

Kako pronaći izlaz iz haosa kontradiktornosti koje su nastale iz traženja odgovora na pitanje čovekovog porekla kojim se bave nauka, filozofija i religija?

Godinama se među verujućim intelektualcima, a verujem i šire, oseća potreba za jednim kreacionistički koncipiranim naučnim delom koje će predstavljati i ovaj pogled na svet, njegov nastanak i postojanje.

Autori knjige »Evolucija ili stvaranje« u ovom sjajnom naučno-filozofskom delu izuzetno zadovoljavaju ovu potrebu koja je još uvek prisutna u životu savremenog čoveka. Naučno-filozofski pristup u ovom delu je veoma tolerantan, pun razumevanja i usmeren da čitaocu pomogne da otkrije sebe, ono što jeste, tokove života i svet koji ga okružuje.

Dovoljan uspeh ovog poduhvata, kako kažu i sami autori, biće potpuno ostvaren ukoliko knjiga uspe da približi čitaocu nova saznanja i pomogne mu da razmišlja na jedan nov i dosada možda neuobičajen način.

Knjiga nema pretenzije da konačno odgovori na svu kompleksnost pitanja kojima se bavi, ali očigledna reputacija autora dodeljuje joj zvanje odličnog udžbenika, kako za čitaoce najšireg obrazovanja tako i za specijaliste najrazličitijih naučnih opredeljenja.

Uveren sam da će ova knjiga pomoći mnogima koji postavljaju pitanja, ali i onima koji možda imaju ili su imali razloge da sumnjaju, da iako ne prihvate Tvorca bogatog u ljubavi, koju je iskazao i iskazuje svojim stvorenjima, makar steknu više razumevanja za one koji ga veruju.

prof. dr Milan Kojić



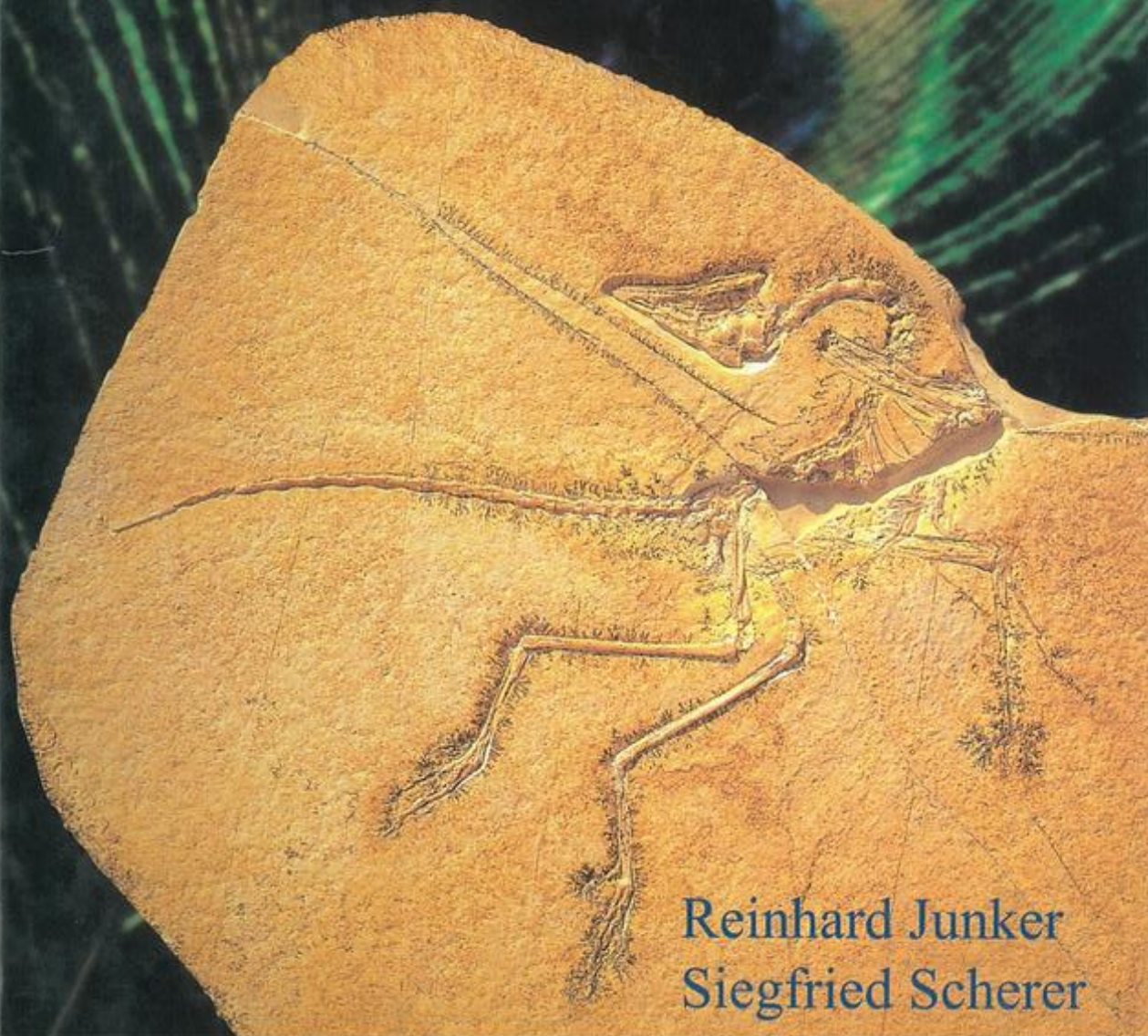
PREPOROD



EVOLUCIJA ili STVARANJE

Reinhard Junker
Siegfried Scherer

EVOLUCIJA *ili* STVARANJE



Reinhard Junker
Siegfried Scherer

U njemu je predloženo objašnjavanje naučnih podataka u svetlu nauke o stvaranju. Ovakav vid tumačenja, čije se slabosti ne prećutkuju, postaje veoma uspešan, kada se njegova predviđanja podvrgnu testu eksperimentalnog istraživanja.

Zbog toga što ova knjiga pokriva široki spektar pitanja, za obradu pojedinih područja angažovali smo saradnike. Harald BINDER je napisao IV.8, Michael BRANDT je uredio VI.13.6 i radio na VI.14 sa Judith FEHRER, doprineo II.3.5 i VII.17.3, Sigrid HARTWIG-SCHERER sastavio je VI.14 a Laurence LOEWE saradivao je na IV.7. Herfried KUTZELNIGG je pisao VI.13.10 i saradivao na II.3, Roland SUESSMUTH je napisao IV.7.2, VI.13.1 i doprineo II.3.5. Henrik ULLRICH je sačinio V.10, iz pera Frieder ZIMBELMANN potiče VI.13.5.

Svesni smo činjenice, da prikazivanje nekih tema, koje smo obrađivali, zaostaje za zahtevima stručnjaka u tim područjima. Kod jedne ovako široko postavljene knjige o nastanku i istoriji života, drugo se i ne može očekivati. Uprkos tome odlučili smo, da prihvatimo ovaj rizik zbog naročitog značaja koji ova tematika ima na oblikovanje pogleda na svet. Zahvaljujemo za ispravke svake vrste.

Ova knjiga, pre svega, razmatra biološku i paleontološku stranu pitanja postanka. Da ne bismo probili već ionako široki okvir, odrekli smo se kontroverznog prikazivanja geoloških aspekata postanka. O njima ćemo raspravljati na drugom mestu. U odnosu na ranija izdanja ove knjige izvršene su dalje, obimne izmene. Poglavlja 7. 8. 10. i 14-17. sa-

svim su nova, svi drugi delovi su detaljno prerađeni i aktuelizovani. Naročito skrećemo pažnju na novu sliku na naslovnoj strani ovog izdanja, na čemu možemo zahvaliti Johanesu Vajsu (Johannesu WEISS). On je delo izvanredno grafički pripremio, strpljivo podnosio naše besкраjne i zakasnele želje za izmenama i uneo mnogobrojne predloge za oblikovanje, koji su knjizi dali sasvim novo »lice«. Pošto se koncepcija dela delimično promenila, odabrali smo novi naslov.

Istraživanje postanka kao **kruna bioloških nauka** dodiruje centralne filozofske i religijske teme. Odgovori na pitanja porekla života definišu sliku sveta i čoveka; iz toga proizilaze dalekosežne konsekvence za razumevanje čovekovih moralnih postupaka. Imajući to na umu, izgleda nezaobilaznom, potreba za otvorenim prikazivanjem preseka reprezentativnih činjenica kao i različitih tumačenja. Jednostrani stavovi su štetni za obrazovanje i razvoj samostalnog razmišljanja. Nasuprot tome, pozitivno sučeljavanje različitih tumačenja proširuje poglede i razvija kreativnost u razmišljanju. Ko pita za postanak sveta, života i čoveka, mora da bira između različitih pogleda na svet: svi odgovori na ovo pitanje sadrže odluke vere. Želimo da ova knjiga doprinese tome da spoznamo nezaobilaznost ovog izbora.

Baiersbronn i Freising, maj 1998.

Reinhard Junker
Siegfried Scherer

SADRŽAJ

Predgovor5

Naučno-teorijski i istorijski uvod

1. Osnove teorije nauke i teorije saznanja.	12
1.1 Šta predstavljaju prirodne nauke?	12
1.2 Rekonstrukcija istorije prirode	16
1.3 Nauka o evoluciji i nauka o stvaranju	17
1.4 Zaključci	19
2. Istorija ideje o evoluciji.	21

Osnovni pojmovi evolucione biologije i biologije osnovnih tipova

3. Definicija vrste i taksonomija	28
3.1 Raznovrsnost i poredak živih bića	28
3.2 Sistem živih bića	28
3.3 Problemi definisanja vrste	28
3.4 Osnovni tipovi	34
3.5 Primeri osnovnih tipova	36
3.6 Osnovni tipovi i klasična taksonomija	43
3.7 Prednosti i mane modela osnovnog tipa	46
3.8 Zaključci	46
4. Mehanizmi evolucije	47
4.1 Istraživanje uzroka evolucije	47
4.2 Empirijski dokazani faktori evolucije	48
4.3 Mikro i makroevolucija	52
4.4 Zaključci	55

Istraživanje uzroka evolucije: Evolucija na nivou organizama

5. Domet faktora evolucije	58
5.1 Obrazovanje vrsta (specijacija)	58
5.2 Mutacije	65
5.3 Rekombinacije	70
5.4 Selekcija	71
6. Makroevolucija	81
6.1 Kompleksne biološke strukture	81
6.2 Evolucija tehničkih sistema	84
6.3 Pretpostavke o makroevoluciji	85
6.4 Zaključci	94



Osnovni pojmovi molekularne evolucije

7. Molekularni mehanizmi mikroevolucije	96
7.1 Osnovni pojmovi molekularne evolucije	96
7.2 Mikroevolucija bakterija	108
7.3 Molekularne osnove skokovite evolucije	114
7.4 Verovatnoća nastanka neke molekularne mašine	126
7.5 Makroevolucija: granice biološkog znanja	135
8. Hemijska evolucija – koraci ka životu?	136
8.1 Pogled unazad	136
8.2 Šta je to život?	137
8.3 Praatmosfera i pračorba	138
8.4 Nastanak proteina	140
8.5 Nastanak nukleinskih kiselina	144
8.6 Hiralnost	146
8.7 RNK-svet	148
8.8 Nastanak prvih ćelija	149
8.9 Putevi izlaska iz krize?	150
8.10 Zaključci	151

Istorijsko istraživanje evolucije:

Uporedna biologija

9. Sličnosti	155
9.1 Uporedna morfologija i anatomija	155
9.2 Istraživanje ponašanja	164
9.3 Biohemija i molekularna biologija	164
9.4 Endosimbiontska-hipoteza	170
9.5 »Istorijski ostaci« kod današnjih živih organizama	172
9.6 Parazitologija	177
10. Embriologija i istorija	179
10.1 Šta je to ontogeneza?	180
10.2 Značaj embriologije za početke nauke o poreklu	181
10.3 Hekelovo razumevanje ontogeneze- biogenetski zakon	182
10.4 Kritika biogenetskog zakona	184
10.5 Rekapitulacije u ljudskoj ontogenezi?	190
10.6 Zaključci	198
11. Biogeografija	200
11.1 Uvod	200
11.2 Darvinove zebe – primer promena na maloj teritoriji	201
11.3 Promene na velikoj teritoriji u modelu evolucije	202
11.4 Problemi tumačenja u modelu evolucije	203
11.5 Zaključci	204

Istorijsko istraživanje evolucije:

Tumačenje fosila

12. Osnovni pojmovi paleontologije	206
12.1 Paleontologija – nauka o poreklu	206
12.2 Geološki sistemi	206



12.3 Fosili	210
12.4 Zaključci	212
13. Fosili kao predačke forme i prelazni oblici?	213
13.1 Fosilni mikroorganizmi	214
13.2 Prekambrijumsko-kambrijuski problem	216
13.3 Od ribe do vodozemca	218
13.4 Od vodozemca do gmizavca	220
13.5 Od gmizavca do ptice	221
13.6 Poreklo sisara	225
13.7 Evolucija konja	234
13.8 Prve kopnene biljke	237
13.9 Karbonski Lepidodendron i Sigilaria (izumrle drvolike paprati)	241
13.10 Nastanak angiospermi (skrivenosemenice)	243
13.11 Zašto su prelazni oblici osporavani i retki?	245
13.12 Zaključci	247
14. Nastanak čovečanstva	248
14.1 Čovekovo porodično stablo prema predstavama teorije evolucije	248
14.2 Ocena obeležja zavisna od teorijske pretkonceptije	249
14.3 Poreklo čovekolikih majmuna	250
14.4 Rani hominidi	252
14.5 Postupnost nastajanja čoveka?	255
14.6 Problemi obeležja prilikom rekonstrukcije porodičnog stabla	259
14.7 Pravi ljudi i njihove anatomske forme	262
14.8 Alat i umetnosti	267
14.9 Hipoteze o postanku čoveka	269
14.10 Zaključci	273

Prekoračenje granice

15. Biologija i pogledi na svet	276
15.1 Uvod	276
15.2 Okviri razmišljanja	276
15.3 Modeli stvaranja	277
16. Biološka iniformacija i duh	279
16.1 Biološka informacija kao duhovna veličina	279
16.2 Mozak i duh	280
16.3 Zaključci	282
17. Život sa stanovišta stvaranja	283
17.1 Tumačenje fosila	283
17.2 Osnovni tipovi kao jedinice stvaranja	288
17.3 Genetski polivalentni izvorni oblici osnovnih tipova	290
17.4 Sličnosti i rudimentarni organi	299
17.5 Tragovi stvaranja?	301
17.6 Da li je život jedna poruka?	311

Dodatak

Zahvalnica	307
Autori i saradnici	307
Rečnik stručnih termina	309
Literatura	313
Indeks i spisak imena	321



1. Osnove teorije nauke i teorije saznanja 12**1.1. Šta predstavljaju prirodne nauke? ... 12**

Granice empirijske nauke • Podaci • Od podataka do teorije • Hipoteza i teorija • Od teorije do podataka • Šta je to dobra teorija? • *Prekoračenje granice: Da li je moguće opovrgnuti ili ne?* • Bez teorija nema nauke • Odbacivanje neke teorije

1.2. Rekonstrukcija istorije prirode 17**1.3. Nauka o evoluciji i nauka o stvaranju 18**

Metodološki ateizam • Širenje metodološkog ateizma na istoriju prirode • Osnove evolucionističkih teorija • Da li evolucionističke teorije mogu propasti? • *Predstave o stvaranju* • Da li predstave o evoluciji i stvaranju imaju jednaku vrednost?

1.4. Zaključci 20**2. Istorija ideje o evoluciji 21**

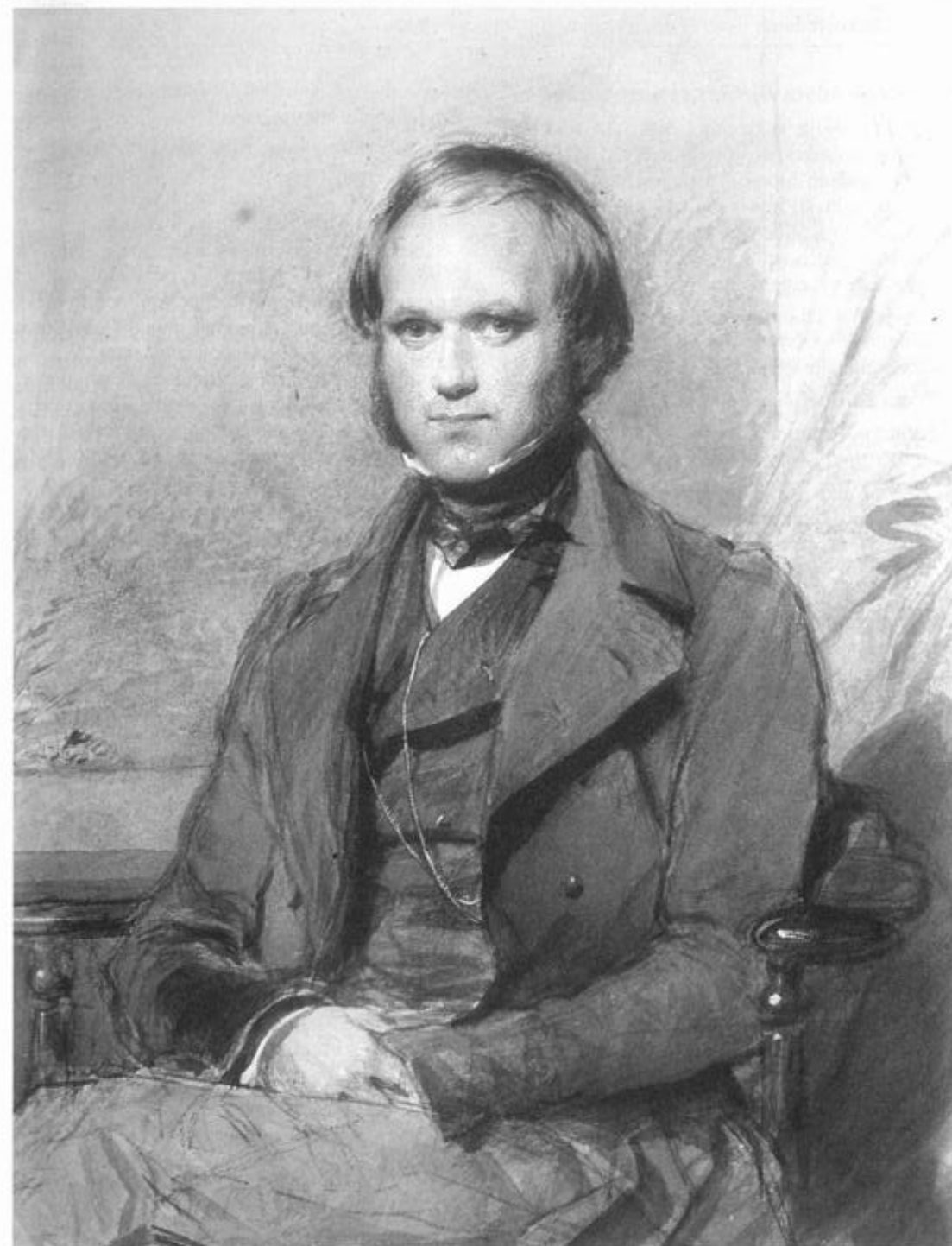
Antika • Predstave o evoluciji od 17. veka (i dalje) • Darvinova unutrašnja borba • Šta

je doprinelo da se ideja o evoluciji probije u naučnu javnost? • Zaključci

Naučno-teorijski i istorijski uvod

Deo

I



1. Osnove teorije nauke i teorije saznanja

Prirodnjaci raspolažu određenim arsenalom metoda za ispitivanje građe i funkcionisanja živih bića. Međutim, nasuprot istraživačkoj »objektivnosti« stoje metodološka ograničenja. Prirodnjak u svojim istraživanjima nailazi na poteškoće, naročito kada se radi o rekonstrukciji istorijskih procesa, koji nisu dostupni neposrednom ispitivanju, jer ne mogu biti ponovljeni.

1.1. Šta predstavljaju prirodne nauke?

Kako biologija, kako prirodne nauke, kako nauka uopšte dolazi do svojih rezultata? Šta su karakteristike naučnih hipoteza i teorija? Koje uslove moraju ispunjavati hipoteze ili teorije da bi mogle biti »naučne«? Koliko su hipoteze i teorije istinite? Kakve su mogućnosti i ograničenja naučne metodologije, istraživanja i saznanja?

Ovo je mali izbor pitanja, koja mora da postavi svaki naučnik pre svog rada i koja se i ovde najpre iz tog razloga obrađuju.

Prva važna definicija glasi:

Istraživači prirode bave se stanjima i zbivanjima (procesima), koja se u svako doba mogu principijelno utvrditi, odnosno ponoviti (reprodukovati) i događaju se nezavisno od posmatrača odnosno eksperimentatora. Posmatranje i eksperiment su osnova svakog istraživačkog rada u prirodnim naukama. Pri tome se moraju tačno navesti uslovi posmatranja i eksperimenata.

Podaci

Rezultati dobijeni posmatranjem u prirodi, ili na osnovu određenih eksperimenata, nazivaju se **podaci** ili **empirijski nalazi**. Dobijeni rezultati moraju biti nezavisni od subjekta koji vrši posmatranje ili koji sprovodi eksperiment (vidi gore). »Empirijski« znači: »zasnivajući se na iskustvu«, ovde se po-

sebno misli na iskustva dobijena posmatranjem i izvođenjem eksperimenata.

Navešćemo nekoliko jednostavnih primera za podatke: »Srne imaju četiri noge«, »Bulka ima crvene cvetove«, »U kamenolomu X na sloju A leži sloj B« i tako dalje. Nasuprot tome emocionalno (subjektivno) doživljavanje prilikom sna ne može se obuhvatiti terminom »naučni podaci«. Međutim, to mogu biti moždane struje, pokreti očiju i ostala objektivna zbivanja za vreme trajanja sna. Šta se može označiti kao »podatak« zavisno, kao što pokazuje ovaj primer, i od metodološke dostupnosti. Osim toga, poslednji primer pokazuje da doživljaji koji se ne mogu obuhvatiti podacima, takođe mogu biti realni kao i podaci koji su metodološki dostupni prirodnim naukama.

Time su već naznačeni domet i granice naučne metode saznanja. Oni obuhvataju područje stvarnosti, koje se može prepoznati (relativno) nezavisno od subjekta (posmatrača ili eksperimentatora). U tom smislu može se govoriti o objektivnosti prirodnih nauka. To istovremeno znači, da se njima mogu obuhvatiti i opisati samo određeni aspekti stvarnosti, a ne celokupna stvarnost.

Od podataka do teorije

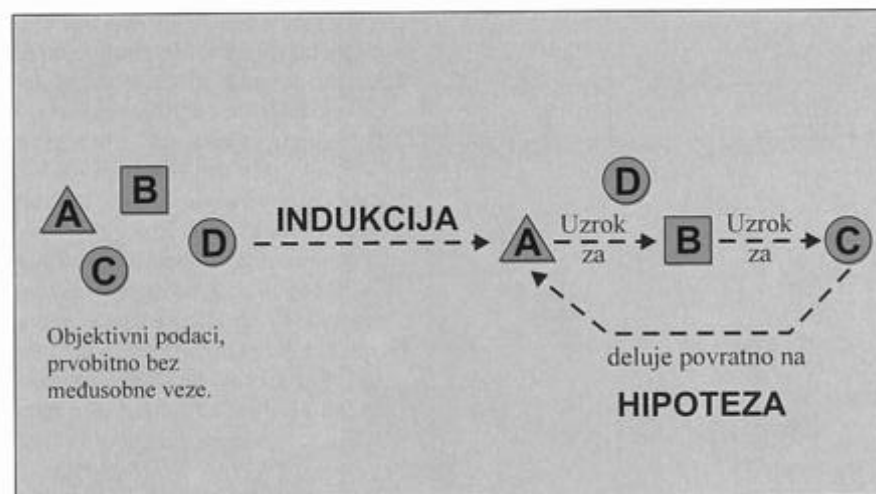
Obično se podaci smatraju polaznom tačkom formiranja naučne teorije. Tako Mor i Šopfer (MOHR & SCHOPFER) (1992, S. 7) u svom udžbeniku za fiziologiju biljaka tvrde: »U principu put dobijanja saznanja polazi od eksperimentalnih podataka ili podataka posmatranja koji su dobijeni pomoću tačno definisanih metoda.« Međutim, kako ćemo kasnije videti, postojanje preplitanja između (date) teorije i dobijanja podataka. Opisuemo najpre idealni put od podataka do teorije. U prirodnim naukama podaci se ne sakupljaju stihijski, već u cilju pronalazjenja objašnjenja za empirijske nalaze i otkrivanja veza. Takve veze ogledaju se u stavu da su određeni

Granice empirijske nauke

Primer sa snovima pomenut u tekstu čini jasnijim granice naučne metode. Sve što se dešava u ličnom (subjektivnom) području stvarnosti ne može se obuhvatiti naučnim metodama; ipak ne može se sumnjati u istinitost ovog aspekta stvarnosti kao ni u onaj koji se može obuhvatiti prirodnim naukama.

Dakle metod saznanja u prirodnim naukama nije jedina mo-

gućnost saznanja. Tačna saznanja mogu se dobiti i ličnim obaveštenjima, na primer rečenicom »volim te«. Prirodne nauke dakle ne mogu držati monopol u procesu pribavljanja saznanja. Mogućnosti iskazivanja prirodnih nauka su u osnovi veoma sužene, jer se moraju ograničiti na događaje koji se mogu reprodukovati. Međutim, i singularni (jednokratni) događaji takođe su bitni aspekti stvarnosti (uporedi i 1.1,2).



Slika 1.1. Od objektivnih podataka do hipoteze. Objašnjenja u tekstu.

događaji uzroci drugih događaja. Često se kaže da su događaji uzročno (kauzalno) povezani (princip kauzalnosti, uzročne veze). Veliki deo nauke bavi se otkrivanjem uzročno-posledične povezanosti, odnosno dokazivanjem postojanja kauzalnog odnosa, ako se takav naslućuje (slika 1.1). Pored toga, primenjuju se i statistički postupci s ciljem da se istraživanjem obuhvate procesi koji podležu slučajnosti, kao što je to na primer kod Mendelovih zakona genetike.

Kauzalne veze ne otkrivaju se automatski ili obavezno putem podataka, već je možda zato značajnija naučnikova dobra ideja o tome na koji način različiti fenomeni mogu biti u vezi. Potreban je misaoni rad, da se materijal nalaza pravilno rasporedi i nađu kauzalne veze. Takvo povezivanje polaznih podataka naziva se **indukcija**: od mnogo nalaza zaključuje se neka veza ili pokušava da pronađe objašnjenje u obliku **hipoteze** ili **teorije**.

Tako na primer, pomenuti Mendel (MENDEL) indukcijom je izveo zaključke, kada je iz mnogo podataka dobijenih u eksperimentima ukrštanja različitih sorti graška došao do univerzalnih zakona nasleđivanja. Na osnovu pojedinačnih posmatranja naslutio je jedan opšti zakon. Zaključak indukcije je zaključak od pojedinačnog prema opštem, odnosno pojedinačni nalazi objašnjavaju se jednom opštom izjavom.

Iz jednog istog pula podataka često je moguće izvesti različite indukcione zaključke i time stići do različitih hipoteza, koje jedna drugoj mogu protivrečiti. Dakle koraci indukcije ne moraju biti jednoznačni (slika 1.2). Razlog se nalazi u tome, što se u hipotezi izlazi iz okvira znanja i unose spekulativni elementi (»ideje«). Kao drugo uvek postoji

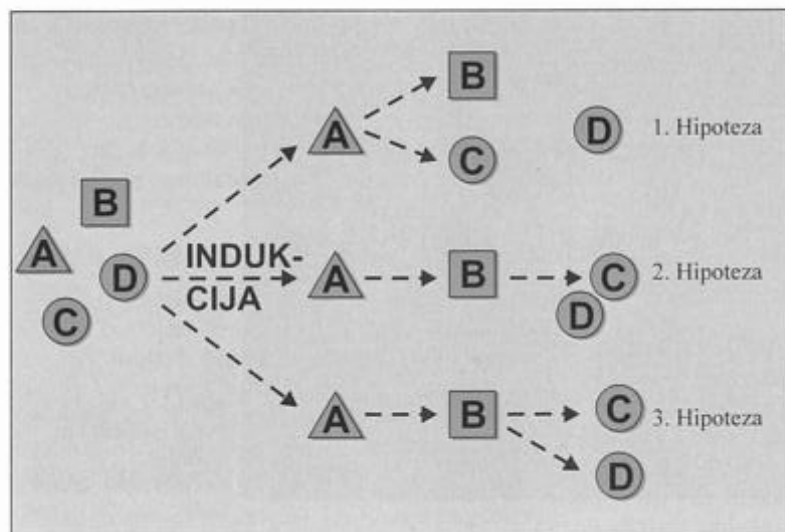
mogućnost, da su nalazi, obrađeni u hipotezi, nepotpuni i zato im je potrebna dopuna. U nastavku istraživanja mogu se dobiti dalji podaci, koji protivreče postavljenoj hipotezi.

Konkretna slučaj: U južnom Pacifiku sve više se događaju masovna nasukavanja živih kitova zuba. U prošlosti je postavljeno mnogo hipoteza o uzroku ovakvih događaja. Ove hipoteze na osnovu daljih saznanja (dodatnih podataka) opovrgnute su ili makar stavljene pod sumnju. Na primer, takozvana »hipoteza parazita«, prema kojoj su uzročnici nasukavanja kitova bili paraziti koji su se nastanjivali u njihovom unutrašnjem uhu, nastala je na osnovu posmatranja: šezdesetih godina naučnici su kod skoro svih primeraka nasukanih kitova u unutrašnjem uhu otkrili parazite. Ovaj čulni organ prihvata ultrazvuk koji su potrebni za orijentaciju. Međutim, kada su naučnici kasnije pregledali unutrašnje uho nasukanih kitova, utvrdili su da su nasukani i kasnije secirani primerci najčešće bili zdravi – hipoteza je time bila opovrgnuta.

Ovaj primer objašnjava jedno opšte pravilo: hipoteze ili teorije nikada se empirijskim istraživanjem ne mogu dokazati kao definitivno istinite. To nije u dometu empirijskog istraživanja. Teorije važe samo do opoziva.

Hipoteza i teorija

Između »hipoteze« i »teorije« često se pravi razlika. Međutim, zapravo nema neke bitne razlike između ovih pojmova. Obično se hipoteza, koja je višestruko potvrđena podiže u rang teorije. Naziv »teorija« moguće je upotrebiti i ako jedna hipoteza obuhvata više, do tada »samostalnih« delimičnih hipoteza. Privremenost važenja određuje se za teorije isto kao i za hipoteze.



Slika 1.2. Polazeći od istih podataka često se mogu formirati različite hipoteze.

Od teorije do podataka

Dosadašnja izlaganja ostavljaju utisak da su podaci uvek polazna tačka naučnog istraživanja. Međutim, put opisan u prethodnom odeljku bio je idealan. Stvarnost naučnog rada izgleda drugačije. Podaci se često dobijaju samo onda, ako se za njima traga. Uobičajeno je da se potraga za podacima usmerava *datom* teorijom (slika 1.3; 1.4). Naučnik u svojim istraživanjima sledi određenu ideju, rukovodi se intuicijom ili želi da preispita neku hipotezu. Ovi ciljevi često upravljaju potragom za podacima. U tom procesu bivaju uočeni određeni podaci koji odgovaraju hipotezi odnosno teoriji, dok drugi, isto tako objektivni podaci promiču. Naučniku tako pretila opasnost da previdi podatke koji za njegovu hipotezu predstavljaju prepreku. Iz toga sledi, da nije uvek moguće dobiti »reprezentativni« presek postojećih podataka. Podaci su, štaviše, zbog datih pitanja filtrirani. Prema tome treba da imamo na umu i činjenice o postojanju puta od teorije do nastajanja podataka.

Primer: u okviru biologije osnovnih tipova (→II.3) veoma su važni



Slika 1.3.

rezultati dobijeni iz eksperimenata ukrštanja. Iz ovakvih eksperimenata treba dobiti što više novih podataka.

Međutim, ti novi podaci mogu zahtevati promenu teorije ili pokrenuti drugačije ideje, koje otvaraju nove teorije. Podaci i teorije stoje dakle u beskonačnoj naizmjeničnoj igri, koja se nikada ne može završiti.

Šta je to dobra teorija?

Koje kriterijume mora da ispuni jedna teorija, da bi mogla da bude prihvaćena kao »naučna«? Na ovo pitanje u teoriji nauke nema jedinstvenog odgovora. Kriterijumi navedeni u daljem tekstu podrazumevaju se dakle kao pragmatični pogledi, koji su uveliko prihvaćeni, ali bez apsolutne licence za »naučnost«.

• *Prvi uslov* koji se mora postaviti jednoj naučnoj teoriji ogleda se u činjenici, po kojoj ona ne sme biti u protivrečnosti sa poznatim podacima; minimum zahteva postoji u saznanju da teorija koja je uzeta u obzir mora bolje da odgovara činjenicama nego konkurentna teorija.

Poslužićemo se sledećim primerom radi ilustracije: hipoteza univerzalnosti genetičkog koda trebalo je u međuvremenu u svom apsolutnom obliku da bude opovrgnuta, pošto su novi nalazi otkrili iznimke u odnosu na najčešće važeći genetički kod (»univerzalni kod«). Na primer, genetički kod mitohondrijalne čovekove DNK razlikuje se u četiri kodona u odnosu na univerzalni kod (→IV.7.1, V.9.4, VII.17.5.2). Time hipoteza o univerzalnosti genetičkog koda stoji u suprotnosti sa podacima i u svojoj apsolutnoj formi više se ne može održati.

• *Drugo*, snaga objašnjenja teorije ima bitnu važnost: »Vrednost i dalekosežnost teorije mere se na osnovu njene sposobnosti objašnjavanja određenih činjenica«, piše P.P. GRASSE (1973, str. 186). Ovaj kriterijum je vrlo subjektivan, jer mogu postojati različita mišljenja o tome koliko neka teorija dobro objašnjava određeni predmet. Cilj ovoga kriterijuma je uspostavljanje veza između podataka i teorije: jedna dobra teorija morala bi da dovede mnogo podataka u kauzalnu vezu ili da ih statistički obuhvati zakonom.

• *Konačno*, teoriji se mora postaviti *treći* važan uslov: upotrebljiva teorija mora dozvoliti zaključke koji se mogu proveriti daljim posmatranjima ili eksperimentima. Ako teorija ne ispunjava ovaj uslov, sa naučne tačke gledišta ona nema vrednosti. Takođe, mora biti ostavljena mogućnost da se naučna hipoteza ili teorija opovrgne. Pod tim se podrazumeva da se iz teorije mogu izvesti zaključci čija se istinitost može ispitati (uporedi tekst: »Da li je moguće opovrgnuti ili ne?«).

Formiranje zaključaka na ovakav način naziva se **dedukcija**. Deduktivni zaključci izvođe se na osnovu logike. Zato se može reći i sledeće: jedna teorija mora da omogućiti predviđanja, koja se, ako je teorija ispravna (ako odgovara stvarnosti), moraju obistiniti.

Ako preispitivanje zaključaka (odnosno predviđanja) u eksperimentu ili posmatranju da poziti-

Da li je moguće opovrgnuti ili ne?

Postoje naučnici koji misle da život na Zemlji nije mogao da nastane u nekoj »pračorbi«, već da je vanzemaljskog porekla, da je Zemlja slobodno govoreći »inficirana« klicama iz svemira. Ova hipoteza je zanimljiva, ali za sada očigledno teška za proveru i zbog tog razloga malo vredna sa naučnog stanovišta.

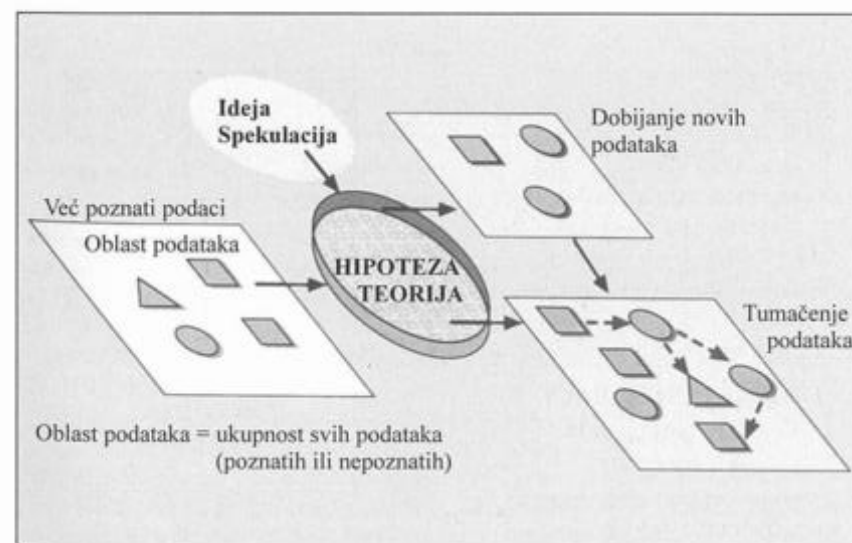
Pretpostavka, da je jedan Stvoritelj stvorio prvu potpuno funkcionalnu ćeliju, u ovoj opštoj formi, takođe empirijski

nije podložna proveru pa prema tome nije naučna teorija. Međutim, ova pretpostavka dostupna je indirektnom istraživanju (slika 1.8; VII.15).

Naprotiv, tvrdnja da bi život mogao da nastane u prirodnim procesima pod uslovima »pračorbe«, empirijski je proverljiva i time ispunjava važan kriterijum za naučnu teoriju. Odeljak IV.8 razmatra u kojoj je meri ova teorija eksperimentalno dokazana.

van rezultat, u tom slučaju teorija je potvrđena. U suprotnom teorija se mora izmeniti ili potpuno odbaciti. Tako su Mendelovi zakoni o nasleđivanju u međuvremenu ispitivani kod mnogih organizama i delimično su morali biti ograničeni. Znači, dalji empirijski podaci odlučuju o tome koliko je dobra jedna teorija.

Međutim, na ovaj način ne može se utvrditi istina. U najboljem slučaju o teoriji se može reći da nije u suprotnosti sa podacima. Međutim, *nikada* ne može biti dokazana kao *neopoziva istina*, jer samo jedan jedini empirijski nalaz, koji protivreči teoriji, čini je nevažećom u dotadašnjem obliku. Postoji mogućnost da jedna teorija, koja je dugo i često bila potvrđivana, zbog daljih nalaza mora da bude izmenjena ili čak odbačena. Dakle razumno je ve-



Slika 1.4. Obično se u naučnom istraživanju ne polazi od objektivnih podataka, već od hipoteze, pomoću koje se čine pokušaji za tumačenje određenih nalaza.

rovati u važenje jedne potvrđene teorije, ali pri tome ne treba je smatrati strogo dokazanom. U vezi sa time Biološki atlas kaže sledeće (1994, str. 1):

»Svaka grana nauke zadržava se na području iz koga može dobiti objektivne podatke... Prirodna nauka, dakle, ne pita da li su njene izjave u metafizičkom smislu 'istinite', već samo, da li ne stoje u suprotnosti sa objektivnim podacima i logikom.«

Bez teorije nema nauke

Dakle, hipoteze i teorije nemaju samo funkciju da dovedu podatke u objašnjivu vezu, već treba da služe i kao izvor ideja, da nam kažu koja pitanja imaju smisla, gde treba tragati za podacima i koje eksperimente treba izvesti (slika 1.3). Hipoteze i teorije treba da pokreću naučni rad i unapređuju dobijanje novih saznanja. Bez formiranja hipoteza u osnovi bilo bi moguće samo besmisleno nepovezano sakupljanje naučnih podataka.

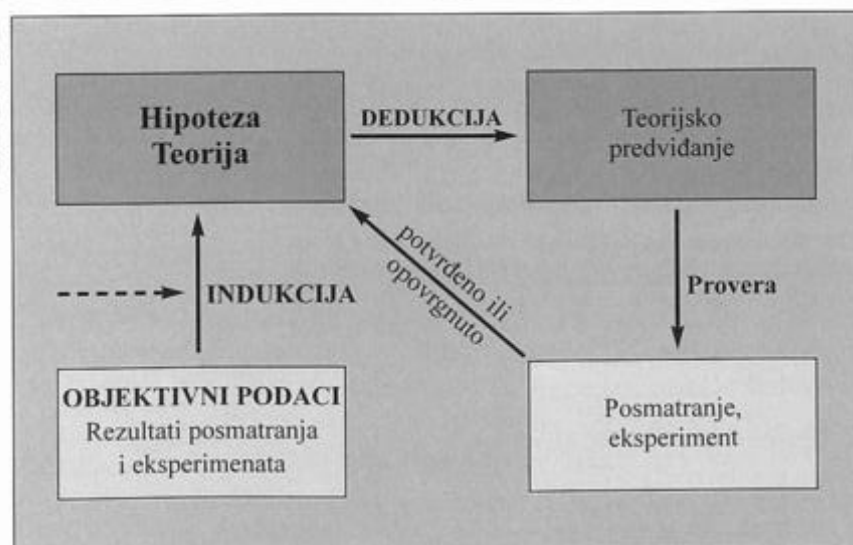
Ajnstajn je rekao sledeće: »Samo nam teorija može reći, koji su eksperimenti zanimljivi.«

Opisani principi sticanja naučnih saznanja sažeti su u slici 1.5 i primenjuju se u poglavljima koja slede.

Odbacivanje neke teorije

Kada jedna teorija mora da bude odbačena i zamenjena? Na ovo pitanje nema jednostavnog odgovora, naročito kada se radi o obimnoj teoriji. Dalje postojanje jedne teorije dovodi se u pitanje, ako joj se suprotstavljaju empirijski nalazi (»opovrgavanje«). Međutim, u naučnoj praksi suprotni podaci često ne dovode do odbacivanja teorije, već do uvođenja pomoćnih hipoteza, koje mogu objasniti

Slika 1.5. Idealna šema saznanog puta prirodnih nauka. Šema je idealizovana, jer je polazna tačka obično hipoteza, odnosno postavka problema koji sa određenim ciljem podstiče istraživanje.



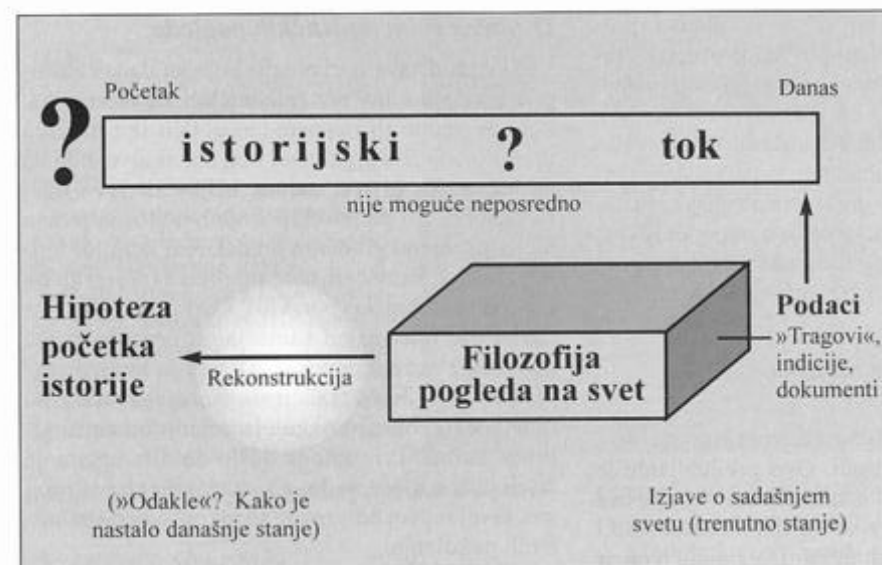
ovakve podatke. U naučnoj teoriji u vezi sa tim razlikuje se čvrsto jezgro teorije od omotača pomoćnih hipoteza.

Teorija može biti zamenjena i u slučaju, kad neka alternativna teorija bolje objašnjava pojavu ili podjednako dobro, ali sa manje dodatnih pretpostavki (dakle, jednostavnije objašnjava). Međutim, i ovde se ne radi o neumitnom pravilu. Jedna naizgled slabija teorija, zbog toga ne mora biti pogrešna. To važi naročito za nove teorije. Alternativne, konkurentne teorije sučeljavanjem i preispitivanjem činjenica vode stalnom napretku saznanja. To je mnogo bolje za saznanja, nego monopolizam teorije. Konačno, praksa naučnog istraživanja često pokazuje da se neki podaci istovremeno mogu različito – pod određenim okolnostima čak suprotno – protumačiti. Podaci često ne omogućavaju definitivnu odluku i izbor među alternativnim teorijama.

1.2. Rekonstrukcija istorije prirode

Prema do sada izrečenom proizilazi da pitanje istorije života, strogo uzeto, nije pitanje na koje se može odgovoriti isključivo naučnim metodama. Postanak i istorija živih vrsta na našoj planeti dogodili su se jedanput i na jedinstven način. Prirodne nauke uspešno se bave sadašnjim procesima i sadašnjim strukturama sveta i metodološki nedostupna im je dimenzija istorije (slika 1.6). Istoriju živih bića nije moguće osvetliti direktnim posmatranjem ili eksperimentalnim analizama.

Informacije o prošlosti mogu dati samo istorijski dokumenti, dakle neposredni ili posredni svedoci i tragovi koji potiču iz prošlosti. Tako gledano, istraživanje postanka je primarno *istorijska nauka*.



Slika 1.6. Uloga pogleda na svet u rekonstrukciji istorije živih bića.

Jedan primer učiniće sve ovo jasnijim: uzmimo hipotetički da se iz jednog gmizavca može odgajati ptica. Kroz to bi u najboljem slučaju moglo biti pokazano, na koji način se gmizavac može razviti u pticu kao i to da se nešto slično moglo desiti u prošlosti (istoriji Zemlje). Time bi, istina, bio dobijen jak argument, ali ne i dokaz da je u istoriji Zemlje zaista bilo takvog razvoja gmizavaca u ptice. Takođe, ne bi bilo dokazano na koji se način razvoj desio. (Trebalo uzeti u obzir da eksperimentalni uslovi razvoja ptice iz gmizavca sigurno nisu identični sa stvarnim uslovima u istoriji Zemlje, jer bi u istorijskom scenariju razvoj usledio slučajno, dok se u laboratoriji radi sa ciljem, uz korišćenje inteligencije eksperimentatora). Očito je da dokazivanje razvoja gmizavaca u ptice mora biti sprovedeno na drugi način. Pre svega korišćenjem istorijskih dokumenata (→VI.13.5).

Pravi dokaz bio bi moguć samo onda, ako bi se vremeplovom moglo putovati u prošlost i neposredno posmatrati razvojni događaji.

Ipak, istraživanje postanka može posegnuti za rezultatima prirodnih nauka: na području istraživanja uzroka postanka može se raditi metodama prirodnih nauka (posmatranjem, eksperimentima i stvaranjem hipoteza). Moguće je empirijski istraživati mehanizme i procese za koje se pretpostavlja da mogu proizvesti evolutivne događaje.

Kako se naučne teorije nikada ne mogu dokazati kao konačno istinite i kako teorija evolucije radi svojih objašnjenja mora posegnuti za metodama istorijskih nauka (usled čega su mogući samo više ili manje izvesni – ali ne konačno dokazani – iska-

zi), u ovoj knjizi se namerno ne govori o evoluciji kao *naučno dokazanoj* činjenici niti se teorija evolucije u svojoj celokupnosti smatra naučnom teorijom. Isto važi i za nauku o stvaranju.

1.3. Nauka o evoluciji i nauka o stvaranju

Metodološki ateizam

Na području eksperimentalnih nauka radi se na bazi »metodološkog ateizma«: eksperimenti ili terenske studije rade se samo pod pretpostavkom da na procese koji se empirijski mogu utvrditi ne utiču natprirodni uzroci. Metodološki ateizam zasniva se na predstavi o pravilnosti (uniformnosti i ponovljivosti) prirodnih procesa. Područje primene metodološkog ateizma je *empirijski (iskustveno) dostupno područje stvarnosti*. Na primer, eksperimentalno se može utvrditi, da li je ugljen-dioksid potreban u procesu fotosinteze. Metodološki ateizam se u ovom konkretnom slučaju ogleda u tome, da se jedan faktor (ovde: prisustvo, odnosno količina ugljen-dioksida) predvidljivo i ponovljivo menja tokom procesa fotosinteze i da se registruju biohemijske reakcije u kojima on učestvuje (*analiza faktora*). Radi razjašnjenja pitanja, dakle nisu potrebni dodatni, natprirodni faktori. Time se metodološki ateizam u prirodnim naukama odnosi u prvoj liniji na *sadašnje* procese, koji omogućavaju analizu faktora učesnika u pojavi.

Metodološki ateizam je bio i jeste uspešan u okvirima prirodnih nauka, jer je omogućio mnoga saznanja. Međutim, on za sobom povlači metodo-

loška ograničenja: obuhvaćena je samo reproducibilna (ponovljiva) i empirijski dostupna strana fenomena. (Mada svaki, i najponovljiviji prirodni fenomen, ima i svoj neponovljiv aspekt koji usled ovog metodološkog ograničenja ostaje nedostupan prirodnim naukama: npr. svitanje je ponovljiv fenomen, ali svako jutro u sebi nosi izvesnu notu neponovljivosti. Umetnost ovu neponovljivost započinje mnogo bolje nego prirodne nauke koje u pojedinačnom traže opšte principe (komentar prevodioca).

Širenje metodološkog ateizma na istoriju prirode

U svetlu metodološkog ateizma tumače se i prošla događanja u prirodi. Ovo produbljeno je pokušaj da se postanak i istorija života objasne bez natprirodnih uzroka. To znači: prilikom rekonstrukcije istorije života principijelno se uzimaju u obzir samo faktori koji se mogu empirijski shvatiti. Naravno, isto se ističe, da nije bilo posebnog čina stvaranja. Međutim, kao što je u 1.1.2. objašnjeno, istorijski procesi ne mogu se ispitati *eksperimentalno* ili neposrednim posmatranjem u prirodi. U pitanju je drugačiji predmet, koji je iz razloga što pripada prošlosti, ujedno i neponovljiv. On se ne može ispitati analizom faktora, jer ovde kao u okviru eksperimenta, nije moguće izvesti dva testiranja u promenljivim uslovima: jednom pod pretpostavkom direktnog stvaranja i jednom bez te pretpostavke. Jedna od ove dve pretpostavke štaviše, mora, biti *data* kao polazno uverenje. U području rekonstrukcije istorije prirode uvek se mora doneti prethodna odluka u kakvu ćemo istoriju verovati.

Na bazi metodološkog ateizma mogu se izvesti i *eksperimenti simulacije*. Oni će u najboljem slučaju pokazati kako su mogli proteći prošli procesi u istoriji Zemlje, ali ne i da li su se tako zaista i odvijali.

Ako se kad je u pitanju postanak sveta i života, uzimaju za osnov samo faktori koji se naučno mogu dokazati, čini se da je logično evolutivno tumačenje istorije života, uzimajući naravno u obzir predloženi metodološki ateizam. Ako se ne polazi od čina natprirodnog stvaranja, tada je svet na početku (ako se uopšte prihvati da je početka bilo) bio vrlo jednostavne strukture. S druge strane, usled prirodnih procesa empirijski su poznate samo neznatne promene kod živih bića (→ delovi III i IV). To vodi do pretpostavke da je postanak i razvoj života tekao *postepeno*, povećavanjem kompleksnosti, korak po korak, čime suštinski iskazi evolucionističkog pogleda na svet ostaju nedorečeni i nejasni. (slika 1.7).

Osnove evolucionističkih pogleda

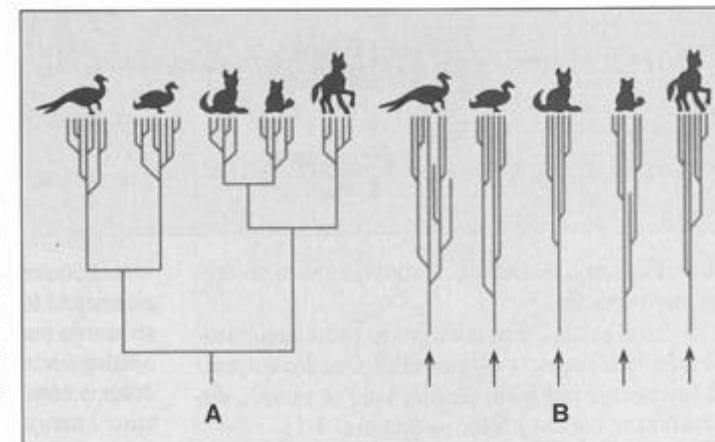
Sve predstave o evoluciji koje su danas zastupljene imaju čitav niz zajedničkih karakteristika, koje posredno ili neposredno potiču iz osnovnih premisa: svi živi organizmi koji danas žive, bilo da su bakterije, gljive, zelene biljke ili životinje, međusobno su po poretku srodni, odnosno potiču od jednostavno građenih predaka i u krajnjoj liniji od jednog jednoćelijskog prapretka (prvog živog bića; monofiletičko poreklo). Ovo prvo živo biće nastalo je opet usled samostalno organizovanih procesa iz nežive materije. Današnja mnogobrojnost vrsta i njihova različita organizacija nastali su razvojem (evolucijom) koji je trajao stotinama miliona godina. Pri tome je došlo do diferenciranja živih bića u klase, redove i vrste, koje danas imamo. Ovaj razvoj odigravao se tokom smene nebrojenih pokolenja.

Da li evolucionističke teorije mogu propasti?

Istraživanje u okviru evolucije predstavlja pokušaj da se postanak i razvoj života isključivo objasni prirodnim procesima. Šta se međutim dešava, ako ovaj pokušaj propadne? Pod kojim uslovima bismo mogli tvrditi da je on propao?

Na primer u IV.8. je pokazano, da i posle 40 godina intenzivnog truda svetske nauke, nema odgovora na pitanje kako je život mogao da nastane iz nežive materije (podrazumeva se abiogenetski, na primer u pračorbi). Ovo priznaju mnogi prirodnjaci, koji su i sami istraživali na tom području. Šta se iz toga može zaključiti? Da li se odustaje od cilja istraživanja pod imenom »prirodno objašnjenje postanka života«? U IV.7. se govori o tome, da se poznatim mehanizmima mikроеvolucije za sada ne može objasniti nastanak kompleksnih bioloških struktura od jednostavnih preteča. Pretpostavimo, kad bi zbog pitanja tih rezultata trebalo doneti jedinstveni zaključak na nivou svetske nauke: Koje bi posledice to donelo? Da li bi teoretičari evolucije bili spremni da dovedu u pitanje osnovnu naturalističku premisu nauke o evoluciji?

Iskustvo pokazuje, da propadanje pojedinih objašnjenja u okviru evolucije po pravilu ne vodi odušastanju od istraživačkog cilja naturalističkog objašnjenja postanka života. Izgleda da za to postoji samo jedno objašnjenje: to je na nivou celog sveta motivisano *osnovno uverenje*, da će uprkos svim dosadašnjim neuspesima, ipak biti moguće objasniti postanak i razvoj života bez natprirodnih uzroka. Ovo osnovno uverenje nije empirijski obrazloženo, već je izraz načelne vere u *ateistički pogled na svet*.



Slika 1.7.

A prema evolucionističkim predstavama sva živa bića povezana su zajedničkim rodoslovnim stablom.

B Modeli stvaranja pozivaju se preokračanjem granice prirodnih nauka na biblijsko otkriće o nastanku živih bića (→ VII.15.3) i pretpostavljaju nezavisni nastanak mnogobrojnih osnovnih tipova Božjim delom stvaranja.

a time je izvršeno **prekoračenje granice domena prirodnih nauka**.

Predstave o stvaranju

Među neuspehe evolucionizma može se uvrstiti (pored ostalih razloga, → VII.17.5) nagla pojava raznovrsnih živih bića (slika 1.7). Iako empirijski podaci u ovom slučaju idu u prilog konceptu o stvaranju, ipak oni su obrazloženi *otkrivenjem*. Pozivanje na otkrivenje je **prekoračenje granice**, koje takođe vodi izvan okvira empirijski objašnjivog. Otkrivenje može samo da se prihvati (veruje) ili odbaci. Mnoga viđenja stvaranja polaze od konkretnih podataka o istoriji živih bića, koji se oslanjaju na biblijske opise. U delu VII to je detaljnije objašnjeno.

U okviru granica tumačenja datih otkrivenjem moguće je empirijsko istraživanje kao i u okviru nauke o evoluciji; na toj osnovi moguće je izvesti pokušaj rekonstrukcije istorije prirode.

Da li predstave o evoluciji i stvaranju imaju jednaku vrednost?

Kao što je već pokazano, oba koncepta istorije prirode (evolucija ili stvaranje) ne mogu bez osnovnih postulata (premise). U tom smislu opšte ideje o evoluciji i stvaranju su uporedive i ni jedna od njih nije »više naučna« od druge. Oba pogleda na kraju sadrže prekoračenje granice prirodnih nauka, jer su njihove *osnove* vannaučne (metafizičke, filozofske, religijske; slika 1.6). U tom smislu na jednoj strani imamo nauku o istorijskom samorazvitku života, evoluciji, a sa druge strane imamo nauku o stvaranju. Pošto se samo nauka o stvaranju poziva na otkrivenje, prekoračenje

granice kod nje je drugačije vrste od onog koje se pojavljuje u evolucionizmu (→ VII.15.3).

Međutim, oba pogleda u velikoj meri sadrže karakteristike nauke, ukoliko se pozivaju na empirijske nalaze. Da bi u tom domenu bili naučni, njihovi iskazi ne smeju biti u suprotnosti sa podacima (→ I.1.1).

Za napredak saznanja važno je postaviti pitanja koja se mogu testirati (slika 1.8). Ovaj zahtev ispunjen je i u okviru nauke o stvaranju: na primer, biološki koncept osnovnih tipova (→ II.3) koji je obrađen u okviru razmatranja biblijskog učenja o stvaranju (uporedi i VII.17.2+3), podložan je naučnoj proverbi.

1.4. Zaključci

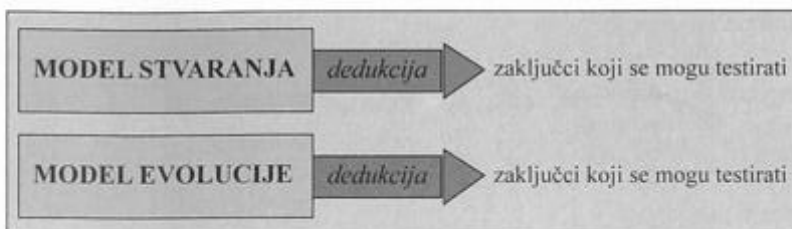
1. Naučne hipoteze i teorije zasnivaju se na empirijskim (dobijenim posmatranjem i eksperimentima) podacima i nikada ne mogu važiti kao »apsolutno istinite«.

2. Naučne metode saznanja mogu se samo ograničeno primeniti na pitanja postanka. Ovde je mo-

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

Glavni deo ove knjige posvećen je naučnoj raspravi o evolucionizmu. Modeli evolucije ocenjuju se na osnovu podataka. Prekoračenjem granice ovi podaci mogu se tumačiti i u okviru modela stvaranja. Na to je ukazano na raznim mestima u ovoj knjizi, koja su posebno istaknuta.

Da bi se olakšalo razlikovanje između empirijski obrazloženih argumenata i tumačenja motivisanih teorijom stvaranja, u VII delu ove knjige sažimaju se objašnjenja predstava o stvaranju.



Slika 1.8. Predstave o evoluciji i stvaranju moraju pružiti zaključke (odnosno predviđanja) koji se empirijski mogu proveriti (testirati).

guće doći samo do indicija, kojima je zaista potrebna interpretacija.

3. Sami podaci nisu dovoljni za prihvatanje jedne određene predstave o postanku. Oni dozvoljavaju formiranje različitih teorija, koje se moraju dokazati kroz naučni proces saznanja (1.1.1).

4. Polazeći sa stanovišta teorije saznanja, evolucionistički koncept ravnopravan je sa konceptom o stvaranju pošto se oba zasnivaju, sa jedne strane na opštim filozofskim ili religijskim premisama, a sa druge strane oba su povezana sa objektivnim podacima i mogu dovesti do uvećanja obima znanja.

Kako su naučnici postavili svoje teorije?

Da li se jedna teorija, koja počiva na biblijskom temelju, može ozbiljno razmatrati u naučnom smislu?

Strogo poštujući zahteve racionalnog i empirijskog preispitivanja nije moguće postaviti nijednu naučnu teoriju. Međutim, *put do teorije* nije moguće uprostiti. Istorija nauke nas uči, da su naučnici crpili pobude za svoj rad iz veoma različitih izvora. Čarls Darwin (Charles DARWIN), govoreći o svojoj teoriji prirodne selekcije, priznaje da je bio podstaknut razmišljanjima Tomasa Maltusa (Thomas Robert Malthus) o uporednom razvoju stanovništva i produkcije životnih namirnica.

Hemičar August Kekule (August KEKULE) mnogo je razmišljao o rasporedu i vezama među atomima u organskim jedinjenjima; nekoliko puta je u polusnu »video« kako se atomi pokreću i povezuju u nove tvorevine. Jednom je »video« zmiju koja guta vlastiti rep i vođen tom vizijom rešio strukturnu formulu prstena benzolovog molekula! Posle takvih vizija provodio je sate razrađujući ideje koje su i za njega lično bile nove.

Oko 1800. godine u Nemačkoj su bile raširene

spekulativne naturalističko-filozofske predstave o jedinstvu snaga prirode i njihovoj istovremenoj polarosti. Ove ideje omogućile su otkrića na polju elektrohemijske Johan Vilhelm Riter (Johann Wilhelm RITTER) i elektromagnetizma Hans Kristijan Ersted (Hans Christian ORSTED).

Nikola Kopernik (Nikolaus KOPERNIKUS) je čitajući antičke filozofe došao na ideju da Zemlja ne miruje, već da se kreće. Ovu misao dalje je široko razradio.

Johan Kepler (Johannes KEPLER) imao je pred očima predstavu o harmoničnoj strukturi kosmosa sastavljenu od muzike, astronomije i geometrije, kada je pokušao da poboljša Kopernikovu teoriju o kretanju planeta. To mu je i uspelo otkrivanjem tri zakona koji su kasnije nazvani po njemu.

Alfred Vegener (Alfred WEGENER) je tvrdnjom koja se nalazi u jednom stihu iz Biblije, da se u određenom vremenu Zemlja razdelila (1. Mojsijeva 10,25), bio pokrenut da postavi svoju, danas slavnu, teoriju pomeranja kontinentalnih ploča.

2. Istorija ideje o evoluciji

Predstave o postanku i istoriji živih bića menjale su se tokom generacija. Sa dolaskom modernog doba uticaj predstave o stvaranju sve više je gubio snagu pred predstavom o evoluciji.

Međutim, učenja o poretku nisu proizvod novog vremena, već su u raznim oblicima poznata još iz starog doba. Ipak, tek je Čarls Darwin (1809-1882) razvio i obrazložio svoju teoriju o poretku vrsta mnogim podacima proisteklim iz posmatranja, kojima je zamenio dotadašnje dosta smeće spekulacije.

Antika

Ideja o poretku živih bića od drugačijih predaka (danas poznata pod nazivom »evolucija«) mnogo je starija od Darwinove teorije. Razmišljanja o poretku pojavljuju se već u starom dobu kod Talesa (THALES), Anaksimandra (ANAXIMANDER), Anaksimena (ANAXIMENES), Empedokla (EMPEDOKLES), Epikura (EPIKUR) i Lukreza (LUKREZ), naravno ne u naučnoj formi. Empedokle iz Agrigenta (492-430. pre Hrista) verovao je da biljke i životinje nisu nastale istovremeno; životinjski svet je prema njegovom shvatanju stupio na Zemlju mnogo kasnije od biljnog, a takođe je imao predstavu o »preživljavanju najpodobnijih«. Anaksimandar iz Mileta (610-547. pre Hrista) »verovao je da su na početku postojanja naše planete vode bile nastanjene životinjama koje su ličile na velike ribe prekrivene krljuštima; ove su se prebacile na kopno, izgubile krljušt i preobrazile se u druge životinje i u ljude«. (GRASSE 1973. str. 2) Ove predstave delimično su nastajale pod uticajem azijskih mitova o nastanku sveta. Tako su već među Vavilonjanima postojali mitovi o razvoju. Razmišljanja o evoluciji očigledno datiraju iz rane čoveke istorije i već tada su se sukobljavala sa idejom o stvaranju.

Predstave o evoluciji posle 17. veka

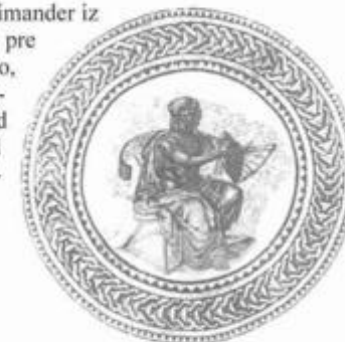
Pojavom moderne nauke u doba renesanse opet su izronile predstave o razvoju koje su, što je značajno naglasiti, najpre bile delo filozofa, a ne biologa. Uveden je koncept o teleološkom (upravljen ka cilju ili svrshodan) razvoju, koji često nije bio ili je samo delimično bio shvaćen kao realna istorijska povezanost među različitim vrstama živih bića. Međutim, takve predstave pripremile su tlo za



Slika 2.1. Uprošćen prikaz razvoja života prema Ernstu Hekelu (Ernst HAECKEL) iz 1867. godine.

dalja razmišljanja o evoluciji. Lajbnic (G.W. LEIBNIZ, 1656-1716) je na primer verovao, da su sve kategorije životinja međusobno povezane prelaznim oblicima. Emanuel Kant (Immanuel KANT, 1724-1804) izneo je misao da postoji mogućnost da su svi viši organizmi razvili iz jednostavnijih oblika. Međutim, označio je ovu pretpostavku kao »odvažnu avanturu razuma«, koja se nije zasnivala na primerima iz iskustva. Predstave o razvoju izneli su i Šelling (F.W. VON SCHELLING, 1775-1854) i Hegel (G.W.F. HEGEL, 1770-1831). Holandski prirodnjak Svamerdam (J. SWAMMERDAM, 1637-1680) smatrao je da je moguće zamisliti da su sve vrste po-

Slika 2.2. Anaksimander iz Mileta (610-547. pre Hrista) je verovao, da su kopnene životinje postale od riba, a kasnije od njih je nastao čovek (AKG Berlin).





Slika 2.3. Emanuel Kant (AKG Berlin)

tekle od jedne jedine stvorene životinje. Didro (D. DIDEROT, 1713-1784) je zastupao princip prirodnog odabiranja, i kao i njegov zemljak i savremenik P.L. MOREAU DE MAUPERTUIS (1698-1759), koji je govorio o »preživljavanju najposposobnijih«, shvatio je evolutivni smisao ukrštanja različitih vrsta i čak postavio jednu teoriju mutacija. Prethodno je Benoit DE MAILLET (1656-1738) već razradio nauku o razvoju koja je veoma podsećala na Lamarkovu teoriju evolucije (vidi dole).

Tabela 2.1. Neki prirodnjaci i filozofi, koji su od 17. do 19. veka zastupali ili naznačili razmišljanja o evoluciji ili aspekte Darvinove teorije, naglasili su čak i neke vidove modernog evolucionizma.

U vezi sa ovakvim shvatanjem zaslužuju da se pomeni i Erazmus Darvin (Erasmus DARWIN, 1731-1804), deda Čarlsa Darvina i Žorž Bifon (Georges BUFFON, 1707-1788). Obojica su izneli, iako oprezno, teorije o poreklu i zastupali razvoj života upravljajući uticajima okoline. Mogli bismo navesti i ostale, manje poznate istraživače, koji su pre Čarlsa Darvina iznosili svoja razmišljanja o poreklu. I sam Darvin u svom glavnom delu (*Poreklo vrsta*, 1859) navodi čitav niz takvih naučnika. Navedeni autori nisu postavili sveobuhvatnu teoriju razvoja, ali su izgradili temelj za kasnija formulisanja biološke teorije evolucije. Prva zaokružena teorija evolucije pripisuje se Žan Batist Lamarku (Jean Baptiste DE LAMARCK, 1744-1829). Prema njegovoj predstavi svi organizmi na osnovu svog unutrašnjeg potencijala usavršavanja, generacijama prolaze kroz proces evolucije, pri čemu razvoj teče od jednostavnog ka složenom. Osim toga promene organizama odgovaraju prilagođavanju na promene u uslovima životne sredine: organizmi se menjaju usled promena u svojoj okolini i u skladu sa novonastalim potrebama. U toku individualnog života stečene osobine se, po Lamarku, prenose na potomke. (Pod *nasleđivanjem stečenih osobina* podrazumeva se prenošenje određenih svojstava ili obeležja koja su stečena tokom života, na primer žuljeva na rukama i nogama, na potomstvo koje bi se rađalo sa sličnim promenama). Međutim, prema La-

marku vrste koje su živlele u različitim vremenima nisu po poreklu međusobno povezane, već nezavisno i razdvojeno stvaraju linije višeg razvoja (evolucija unutar stvorenih tipova; komentar prevodioca). Uglednim naučnim delovanjem Žorža Kivijea (Georges CUVIERS, 1769-1832), uticajnog zastupnika teorije o katastrofama i nauke o stvaranju, Lamarkove evolucionističke ideje su do sredine 19. veka bile potisnute. Kivije je osnivač uporedne anatomije kičmenjaka i paleontologije. Ali u to vreme pojavili su se i drugi radovi o istoriji prirode. Žofroa Sent Iler (E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1772-1844) je zastupao ideju promenljivosti živih vrsta usled neposrednog deovanja okoline. Pomenimo i delo Roberta Čembersa (Robert CHAMBERS, 1802-1871; *Tragovi istorijskih promena u stvaranju*; objavljeno 1844), u kome se stvaranje predstavlja kao proces koji teče na prirodni način.

Termin »evolucija« u današnjem značenju upotrebljen je tek od druge polovine 19. veka. U 18. i 19. veku ovaj termin upotrebljavan je u embriologiji, u kojoj je imao sasvim drugo značenje: (embrionalno razviće živih bića iz ranije umetnutih klica). (→ V.10.2). Iz tog razloga Darvin i Hekel u svojim spisima nikada nisu upotrebljavali termin »evolucija«. Ernst Spenser (Ernst SPENCER) je (1852) uveo pojam »evolucija« u njegovom današnjem značenju.

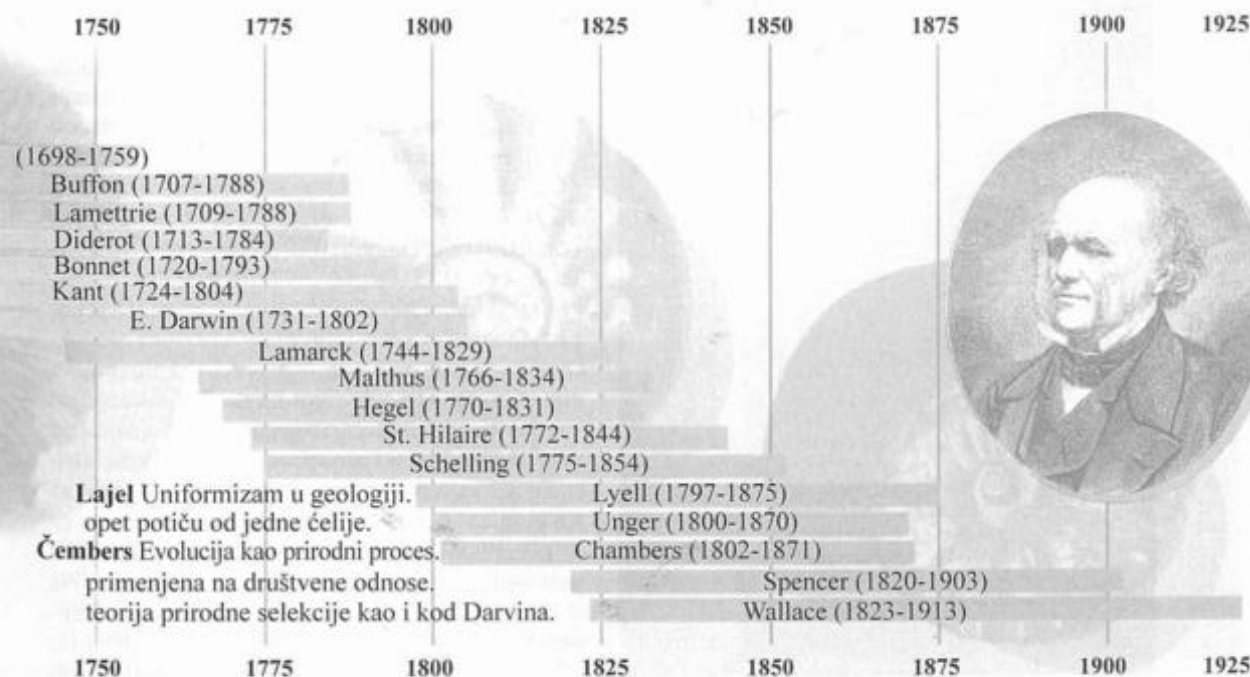
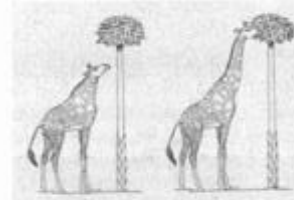
Slika 2.4.: Žan Batist de Lamark (Nemački muzej, Minhen)



Šta je pomoglo ideji o evoluciji da se probije u naučnu javnost?

Proboj ideje o evoluciji u smislu opšteg priznavanja kao naučne teorije povezan je u prvom redu sa imenom Čarlsa Darvina. Godine 1859. posle dvadeset godina bavljenja ovom temom, objavio je svoje znamenito delo »O nastanku vrsta putem prirodnog odabiranja«. Mladi Darvin dobio je važne ideje na petogodišnjem putovanju oko sveta, koje

Lamarkova teorija: Žirafa ima »potrebu« da dohvati lišće akacije koje se visoko nalazi i zbog »pojačanog korišćenja« vrata razvija se sve viši oblik.



Slika 2.5. Za proboj ideje o evoluciji zaslužno je više činilaca. Bez mnogobrojnih naučnih podataka, koje je Darwin izneo, hipoteze o evoluciji ostale bi u domenu spekulacija. Međutim, naučni podaci nisu iznudili prihvatanje evolucionizma. Duhovna klima je sazrela da jedno takvo učenje bude vrlo široko prihvaćeno.

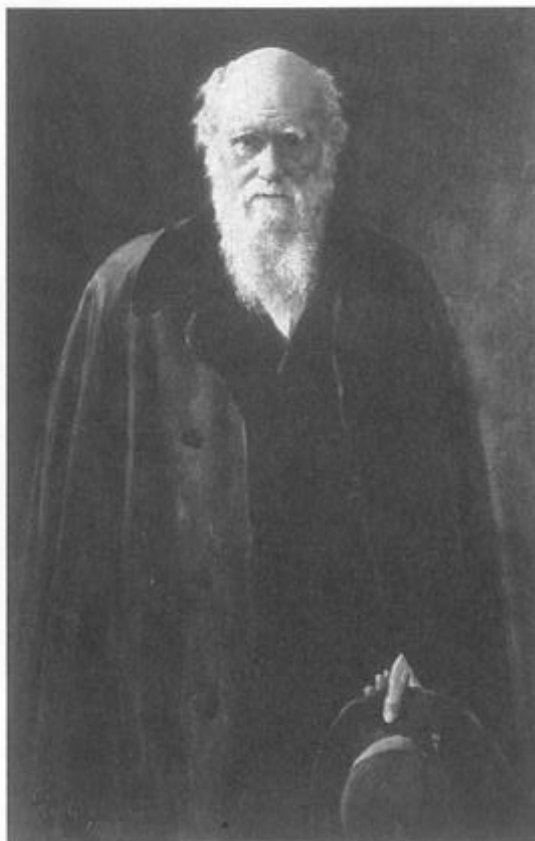
Duhovna klima:
evolucionističke ideje
filozofa
Napredno razmišljanje u
privredi i društvu
Tendencija da se sve pojave
objasne prirodnim procesima

(jednostrano) tumačenje
mnogobrojnih
naučnih podataka

Proboj ideje o
evoluciji

je započeo 1831. godine na brodu Bigl (*H.M.S. Beagle*). Njegovu ubeđenost u činjenicu da se evolucija odigrala, u velikoj meri podstakli su nalazi fosila izumrlih životinja u Južnoj Americi, kao i različita zastupljenost živih vrsta na kontinentima i

Slika 2.6. Čarls Darwin 1881. Godinu dana pre smrti. Ova slika Džona Koliera (John COLLIER) važi za najbolji Darwinov portret (AKG Berlin).



varijacije zapažene kod ostrvskih vrsta. (→II.4.2 i →V.11)

Nezavisno od Darvina i prirodjak Alfred Rasel Volas (A.R. WALLACE, 1823-1913) razvio je teoriju o prirodnoj selekciji, koja je bila vrlo slična Darwinovoj. Godine 1858. napisao je raspravu o *Tendenciji neograničenog variranja od originalnog tipa*. (Međutim, Volasovo delo nije steklo publicitet koji je doživeo Darwinov rad. Komentar prevodioca). Darwinova knjiga je već prvog dana posle izlaska iz štampe, 24. novembra 1859. u potpunosti rasprodana. Ovo jasno pokazuje koliko se knjiga uklopila u duhovnu klimu vremena, iako je u početku bilo mnogo ogorčene kritike, pre svega od strane Crkve. Još pre objavljivanja Darwinove teorije, uticajni filozof Herbert Spenser (Herbert SPENCER, 1820-1903) primenio je ideju evolucije na društvene odnose. (Kasnije je ideje o selekciji radikalno prenosio na sva područja društvenog života: borba za opstanak kao i princip održanja najpodobnijih, po njemu moraju postati glavni princip upravljanja društvom; zato je Spenser bio protiv zbrinjavanja siromašnih i starih, zdravstvene nege itd). Ekonomista Tomas Maltus (Thomas Robert MALTUS, 1766-1834) je još 1798. objavio *Esej o principima populacije*, u kome govori o tome, da je porast stanovništva brži od porasta društvene produktivnosti (stanovništvo raste geometrijskom progresijom, dok produkcija životnih namirnica (resursa) raste aritmetički). Zbog toga čovečanstvo zapada u probleme egzistencijalne prirode i brojčano se smanjuje baš kao i biljne i životinjske vrste u okviru datih granica. Darwin je poznao ovo delo i ono ga je podstaklo. Značajan je i uticaj uniformističke geologije (aktualizma) na Darwinovu misao. Na svoje petogodišnje putovanje brodom poneo je knjigu *Principi geologije* od Čarlsa Lajela (Charles LYELL, 1797-1875). U toj knjizi Lajel zastupa uni-

Darvinova unutrašnja borba

Darvin je bio izložen raznim uticajima: sa jedne strane na njega su uticale slobodoumne očeve ideje, a sa druge strane, zaslugom sestara i supruge poznao je hrišćansko svedočanstvo. U njegovom životu veliku ulogu imali su religiozna, društvena i politička pozadina Engleske. Avangardnim idejama, koje su bile povezane sa Darwinovom teorijom o prirodnoj selekciji, suprotio se tada u Engleskoj tvrdokorni sistem nasleđenih privilegija viših društvenih slojeva, kojima je pripadao i sam Darwin. Na osnovu svoje vlastite teorije, koja je posredno obuhvatala i potrebu za promenama u društvu, upao je u očiglednu unutrašnju borbu: njegova teorija o evoluciji sadržala je »eksploziv«, jer je opravdavala pobunu nižih društvenih slojeva. Iz toga je jasno zašto je Darwin tako dugo oklevao da objavi svoju teoriju (DESMOND & MORE 1991).

formizam u geologiji, prema kome su sile koje danas deluju u prirodi iste kao one koje su delovale i u prošlosti i one su jedini ključ za razumevanje prošlosti. Time je Lajel obuhvatio neophodnost dugih vremenskih perioda za preobličavanje Zemljine površine. Ako se, na primer, na osnovu današnje brzine taloženja sedimenata zaključuje o vremenu potrebnom za nastanak svih slojeva stena, dobija se visoka starost Zemlje (→VI.12.2). Upravo su dugi vremenski periodi bili neophodan uslov za Darwinovu teoriju o evoluciji. Darwin je sledio uniformistički princip, što ga je dovelo do toga da se u traganju za objašnjenjem promenljivosti živih vrsta okrene procesima koji i danas deluju. I Volas je bio pod uticajem Lajelovog učenja.

Jedan od važnih razloga za proboj Darwinove teorije sadržan je u činjenici da je knjiga izašla u susret težnji da se sve pojave objasne na prirodni način. Uticajni pokreti onoga vremena zahtevali su da se nauka mora pozivati na fizičke uzroke, a ne na natprirodne sile. Ta tendencija potiče iz 18. veka, prema kojoj je istorija shvaćena kao organska i prirodna; samo slobodnim nadmetanjem – na bilo kome polju – nastaje najbolji oblici.

Međutim, samo ove okolnosti ne objašnjavaju proboj Darwinove teorije. I pre Darvina bilo je mno-



Slika 2.7. Za vreme petogodišnjeg putovanja oko sveta na brodu Bigl (*Beagle*), mladi Darwin dobio je važnu podršku i podsticaj za razvoj svoje teorije o evoluciji. Međutim, ovo putovanje nije mu dalo samo prirodopisna saznanja. Posada broda se po naređenju kapetana Ficroja (FITZROY) svakodnevno okupljala na čas čitanja Biblije. Međutim, prema istorijskim svedočanstvima, njihov način života malo je odgovarao propovedanoj vesti (nacionalni muzej Maritime Greenwich).

considerations, which have thoroughly convinced me that I have been too much, during a long career of descent, by the preservation of the natural selection of many organic slight favorable variations. I cannot believe that a false theory will explain, as it seems to me that the theory of natural selection does explain, the several large classes of facts above specified. It is a solid conviction that science has got thrown a light on the far higher problems of the origin of species of life, which can explain the origin of variation of groups? he did in the opinion of observation of groups? he was an object to following out the results consequent on the other branch of natural selection; and in the history of the development of the human mind, of interesting "scientific" questions, and in the history of philosophy.

A 514 2 582
of "Origin"

Charles Darwin

Slika 2.8. Jedna strana iz rukom pisanog originala knjige »The Origin of the Species«. (Iz SCHMITZ 1983)

go pokušaja da se popularizuje evolucionistička ideja. Darwin je međutim, za razliku od prethodnika, svoju teoriju mogao da potkrepi mnogim primerima i predložio je jednostavan mehanizam pro-

menljivosti vrsta – teoriju o prirodnoj selekciji. Istina, mnoge važne indicije na koje se Darwin pozivao, bile su već duže vremena poznate, a da nije smatrano potrebnim da se iz toga konstruiše obimna teorija o evoluciji. Već dugo je bilo poznato da ne postoji *apsolutno* konstantna vrsta i da je gajenjem moguće dobiti određene promene unutar vrste. Darwin je izgleda na svoje putovanje oko sveta (1831-1836) otišao sa verom u striktnu nepromenljivost vrsta. Ovo verovanje uskoro je bilo odbačeno. Zapao je u drugu krajnost i počeo da veruje u neograničenu promenljivost vrsta. U to vreme mehanizmi nasleđivanja bili su još potpuno nepoznati, a to je oslobađalo Darwinovu maštu – hipotezu totalne promenljivosti živih bića izveo je iz rezultata posmatranja neznatnih promena. Mendelova otkrića o zakonima nasleđivanja (1865) uglavnom su bila postavljena do početka dvadesetog veka. Kad su mehanizmi nasleđivanja rasvetljeni, Darwinova teorija o prirodnoj selekciji je poljuljana; međutim sama ideja o evoluciji više nije dovođena u pitanje.

Neki istoričari nauke zastupaju mišljenje da je otpor prema Darwinovoj teoriji polazio od toga što je njome eliminisana teleologija (učenje o postojanju

cilja ili svrhe) iz proučavanja prirode. S druge strane, mnogi to smatraju velikim Darwinovim doprinosom nauci. Sam Darwin smatrao je svojom zaslugom doprinos obaranju »dogme zasebnih akata stvaranja«. (DARWIN 1871, str. 153)

Zaključci

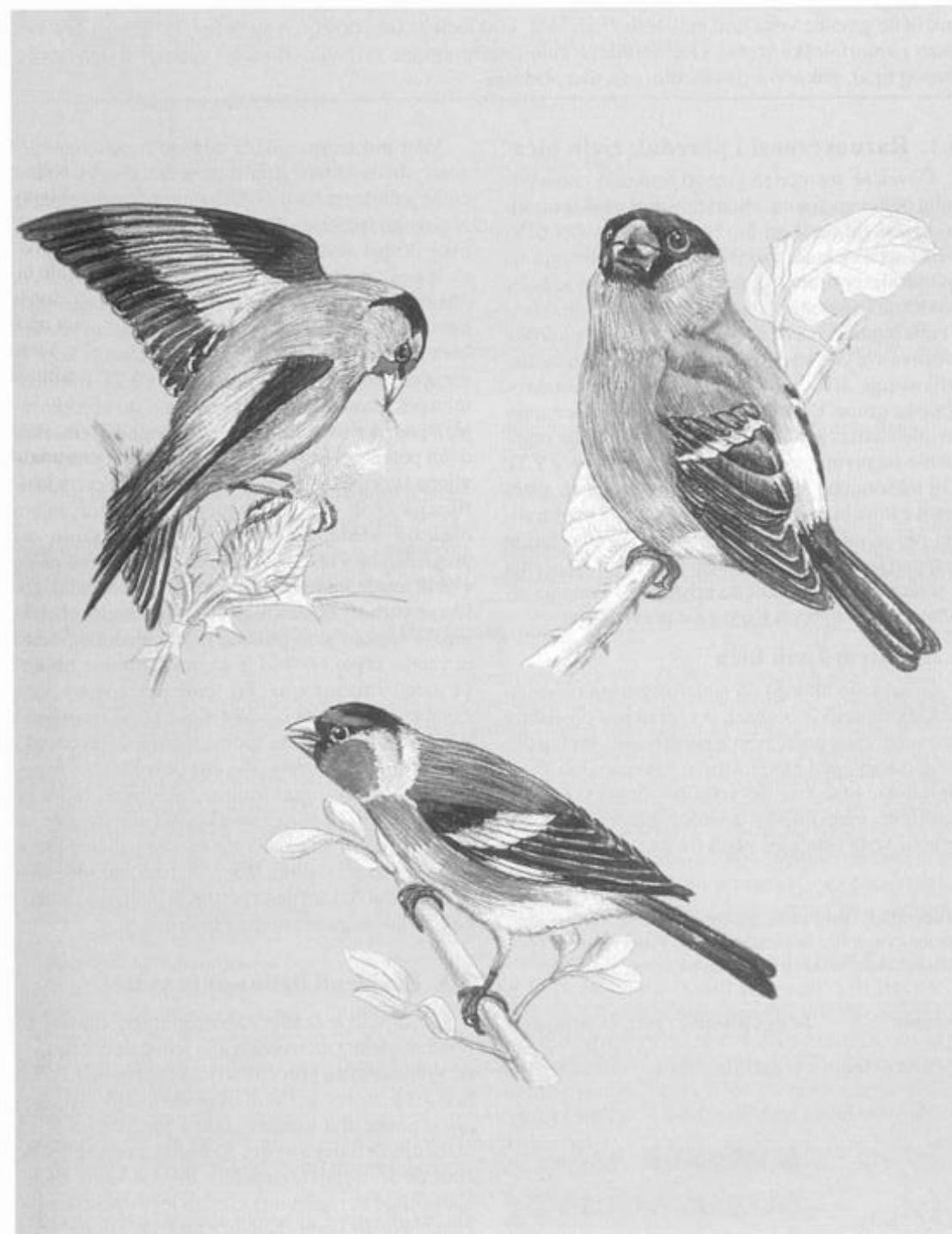
Koreni predstava o evoluciji postojali su još u prethrišćanskoj filozofiji i religiji. Do proboja darvinizma i evolucionizma u biologiju došlo je uzajamnim dejstvom dva glavna faktora (slika 2.5): s jedne strane sazrela je duhovna klima sa obeležjem filozofske prosvetljenosti, a sa druge strane javnosti su pruženi na uvid bogati, ali jednostrano tumačeni Darwinovi podaci. Međutim, pogrešno je tvđenje, da je na osnovu naučnih podataka moralo biti formulisano učenje o makroevoluciji. Pogrešno je i shvatanje da je Darwinovim proučavanjima opovrgnuta nauka o stvaranju. Opovrgnute su samo određene teorijske predstave o stvaranju (zabluda o nepromenljivosti stvorenih vrsta – fiksizam, komentar prevodioca).

U prilog kojem konceptu govore do danas prikupljene činjenice? Odgovor na ovo pitanje prepušteno je kritici čitalaca ove knjige.

3. Definicija vrste i taksonomija	28
3.1. Raznovrsnost i poredak živih bića	28
3.2. Sistem živih bića	28
3.3. Problemi definisanja vrste	28
3.3.1. Morfološke definicije vrste	28
3.3.2. Genetičke definicije vrste	30
3.3.3. Dve genetičke vrste – jedna morfološka vrsta	31
3.3.4. Dve morfološke vrste – jedna genetička vrsta	32
3.3.5. Nepreciznost definicije bioloških vrsta	33
3.3.6. Zaključci	34
3.4. Osnovni tipovi	34
3.5. Primeri osnovnih tipova	36
koke • plovke • ptice zebe • psi • konji • ljudi • žitarice • voće iz familije ruža • Tribus (Geeae) • osnovni tipovi bakterija	
3.6. Osnovni tipovi i klasična taksonomija	43
Osnovni tipovi, vrste i rodovi • Granice između osnovnih tipova • Varijacije u okviru osnovnih tipova	
3.7. Prednosti i mane modela osnovnog tipa	46
3.8. Zaključci	46
4. Mehanizmi evolucije	47
4.1. Istraživanje uzroka evolucije	47
Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju • Istraživanje uzroka evolucije u okviru nauke o stvaranju • Objašnjenje uzroka evolucije u okviru nauke o evoluciji	
4.2. Empirijski dokazani faktori evolucije	48
4.2.1 Od Darvina do sintetičke teorije evolucije	48
4.2.2 Uslovi formiranja novih vrsta	50
4.2.3. Preko kritike sintetičke teorije do novih postavki	51
4.3. Mikro i makroevolucija	52
Primer Darwinovih zeba • Mikro i makroevolutivna radijacija • Makromutacije	
4.4 Zaključci	55

Osnovni pojmovi evolucione biologije i biologije osnovnih tipova

Deo II



3. DEFINICIJA VRSTE I TAKSONOMIJA

Pojam vrste je osnova biologije. Pa ipak, uprkos intenzivnim nastojanjima, do sada nije utvrđena definicija vrste kojom bi podjednako precizno i uspešno bili obuhvaćeni svi organizmi. Već prema važnosti genetičkih (polno razmnožavanje) ili morfoloških obeležja (izgled organizama) često proizilaze različite granice vrste kod različitih živih bića. U skladu sa tim, razvijene su definicije »genetičke vrste« i »morfološke vrste«. Obe definicije imaju mnogobrojne varijante. Koncept osnovnog tipa (stvorjenog tipa), pokušava da objedini ova dva obeležja.

3.1. Raznovrsnost i poredak živih bića

Čovek se susreće sa gotovo beskrajno raznovrsnim oblicima života. »Stari majstori« **taksonomije**, kao na primer Karl fon Line (CARL VON LINE), uglavnom su zasnivali svoja opisivanja na spoljašnjim osobinama živih bića. Kasnije je bolje proučena i anatomija (građa skeleta i mekih tkiva) i embrionalno razviće. Anatomski i embriološki svojstva sve više su prihvatana kao kriterijum za klasifikovanje životinja i biljaka u određene taksonomske grupe. U međuvremenu je biologija napredovala i danas je u mogućnosti da upoređuje organizme na nivou makromolekula i gena (→ V.9.3). Cilj taksonomskih istraživanja je postizanje sistematike koja bi najpribližnije odgovarala međusobnoj prirodnoj srodnosti živih vrsta. (Samim tim je potpuno jasno da evolucionisti i zagovornici učenja o stvaranju imaju različite pristupe i shvatanja sistematike živih bića. Komentar prevodioca)

3.2. Sistem živih bića

Generacije biologa do današnjeg dana radile su na **klasifikaciji** živih bića, pri čemu je u poslednja dva veka, zbog pojačavanja istraživanja, broj naučno opisanih vrsta mnogostruko povećan (tab. 3.1). Opisano je preko milion vrsta životinja i skoro pola miliona vrsta biljaka, a biolozi procenjuju da su milioni vrsta ostali još neotkriveni.

Tabela 3.1. Broj vrsta životinja danas se može samo grubo proceniti i neprestano raste. Procene su da postoji između milion i više miliona vrsta.

Vreme	Broj opisanih vrsta životinja	
335. pre Hrista	otprilike 500	(Aristotel)
1758. posle Hrista	otprilike 5000	(Karl Line)
1898.	otprilike 400 000	(Mobius)
Danas	> 1 300 000	

Vrste pokazuju različite stepene međusobne sličnosti: shodno tome grupišu se u različite klasifikacione jedinice (taksoni). Objasnimo to primerom iz zoologije: labud je sličniji guski nego divljoj patki, ovoj je opet mnogo sličniji nego kokoški. Međutim, sa kokoškom labud deli mnogo više zajedničkih obeležja nego sa psom, sa ovim opet više nego sa ribom, i tako se niz može nastaviti. Ovakvim postupkom uspostavljena je hijerarhija sličnosti koja je označena kao **sistem živih bića** (tab. 3.2). Taksonomija pokušava da sličnosti predstavi što objektivnije, a prema shvatanju mnogih biologa **sistematika** ovim poretkom istovremeno želi da izrazi pretpostavljene istorijske odnose srodnosti i porekla. Klasifikacija živih bića je moguća tek upoređivanjem obeležja. Međutim, živa bića pokazuju skoro nepregledan broj obeležja, tako da se taksonom posle više ili manje subjektivnih procena mora odrediti, kolika se važnost za klasifikaciju pridaje kojim obeležjima. Ponekad je to prilično jasno, međutim, često je veoma teško i povod je za mnogobrojne rasprave među stručnjacima. Pri tome povremeno lična shvatanja autoriteta u određenoj oblasti imaju prećenjen značaj. Nastala sporna pitanja se po pravilu mogu rešiti samo onda, ako ima dovoljno novih podataka o datim organizmima. Međutim, mora se obratiti pažnja na slučajeve u kojima nije moguće jasno rešenje. To važi naročito za niže jedinice klasifikacije (vrste i rodovi; tab. 3.2). Ipak, taksonomija je danas dobro razvijeno područje biologije, i mnoga pitanja mogu se smatrati rešenim.

3.3. Problemi definisanja vrste

U biologiji je često teško razgraničiti tipove. To posebno dolazi do izražaja ako jednu definiciju vrste pokušamo da primenimo na sva živa bića. U tabeli 3.3 je sastavljen mali izbor definicija vrste; samo u poslednjih trideset godina predloženo je 15 različitih definicija vrste. S obzirom na sve to, ne čudi da se u univerzitetskim bibliotekama mogu naći knjige sa naslovima kao što je: *Filozofski problemi teorije vrsta*. Najveći broj definicija vrsta

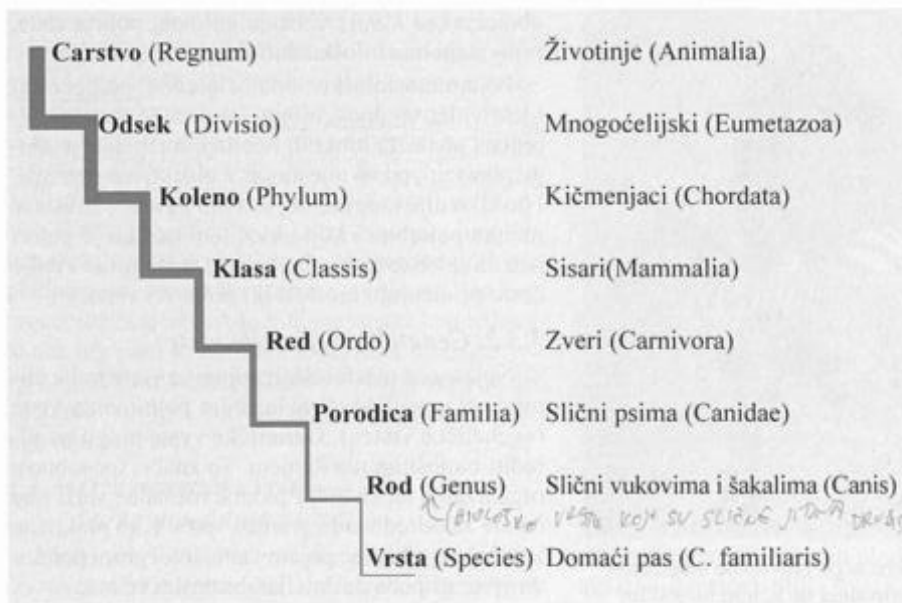


Tabela 3.2. Razni nivoi klasifikacije na primeru klasifikacije psa. U skladu sa autorom mogu se uvesti još i pod- i nadfamilije, potklase itd.

mogu se grupisati u dva tipa; *morfološke* i *genetičke* definicije vrste (vidi dole).

Svim principima uređivanja navedenim u tabeli 3.3 jedno je zajedničko: ne daju precizne, objektivne kriterijume na osnovu kojih bi se organizmi jasno mogli razgraničiti jedni od drugih. Ovo će u

daljem tekstu biti objašnjeno na primeru najčešćih definicija vrste.

3.3.1. Morfološke definicije vrste

Morfološki pojmovi vrste zasnivaju se na obeležjima građe i oblika organizama. Pri tome se mogu uzeti u obzir i fiziološka i molekularnobiološka

Metode taksonomije

Kako se nepregledno mnoštvo živih bića može racionalno urediti? U stručnom svetu mišljenja o tome su različita. Razlikuju se tri glavna pravca: numerička taksonomija, evoluciona klasifikacija i filogenetska sistematika. Kroz postupke taksonomije, samo delimično istovremeno postoji težnja za prikazivanjem hipotetičke istorije date grupe organizama.

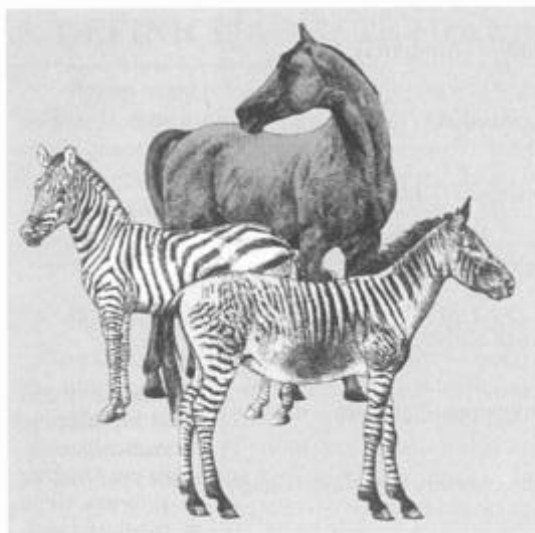
Numerička taksonomija (fenetika) je postupak uređivanja bez zahteva odslikavanja evolucionih nizova. Ovaj postupak zasniva se na upoređivanju što većeg broja obeležja među vrstama ili višim taksonomskim grupama (uporedi tab. 3.2). One se grupišu na osnovu broja zajedničkih obeležja bez obzira na to da li se pri tome radi o »primitivnim« (iz-

vornim), pleziomorfnim (blizu izvornog) ili »naprednim« (»izvedenim«, apomorfnim (daleko od izvornog) obeležjima. (Fenetika ne razmatra evolutivni značaj i status ovih obeležja.) Ona izbegava podelu obeležja u »više ili manje značajna« zbog neizbežne subjektivnosti. Istina, i jednako tretiranje obeležja nije idealno, takođe je subjektivno. Metode koje se primenjuju u molekularnoj sistematici, zasnivaju se na istom principu (→ V.9.3).

Filogenetska sistematika (kladistika) uzima u obzir samo apomorfnu (izvedenu) obeležja za svrstavanje organizama u različite kategorije, što istovremeno treba da odražava i odnose porekla. Za stepen srodstva nije merodavan broj sličnosti, već broj grana-

nja od zajedničkog pretka. Za dobru stranu ove metode smatra se njena objektivnost i time ponovljivost. Istina, ova metoda ima i slabu tačku koja se ogleda u tome što često nije jasno koja su obeležja izvorna, a koja izvedena. Osim toga nema objektivnog merila za razlikovanje apomorfnosti i konvergencije (uporedi V.9.1.4).

Evoluciona klasifikacija je mešoviti postupak različitih elemenata numeričke taksonomije i filogenetske sistematike. Za razliku od poslednje ona uzima u obzir i *intenzitet* promena posle podele jedne vrste u dve nove vrste. Ovaj postupak zbog svoje subjektivnosti, danas se skoro uopšte ne primenjuje.



Slika 3.1. Konji i zebre se po pravilu ne mogu ukrštati i iz tog razloga pripadaju različitim biološkim vrstama.

Konj X zebra
 ↓
 Zebroid
 (neplodan)

Tabela 3.3. Kratak pregled nekih važnih definicija potrebnih taksonomiji. Obratite pažnju na to da definicije nisu precizne, odnosno, sadrže subjektivne kriterijume taksonoma.

Biološke vrste

Biološkoj vrsti pripadaju sve individue jedne ili više populacija među kojima je u prirodi moguća razmena gena. Pri tome su ove populacije izolovane od drugih populacija.

Morfološke vrste

Morfološkoj vrsti pripadaju sve individue čija se morfološka, fiziološka i biohemijska obeležja suštinski podudaraju.

Krug rasa

Jednom krugu rasa pripadaju sve geografske forme jedne vrste, ukoliko pokazuju prelaze ili se bar mogu očekivati plodni hibridi (bastardi).

Krug vrsta

Ako su rase u jednom krugu previše različite, radi se o krugu vrsta (nazvanom i supervrsta).

Osnovni plan

Osnovni plan je morfo-fiziološki sklop svih pripadnika neke monofiletičke grupe (monofiletička grupa je grana evolutivnog stabla, koja se po teoriji evolucije nezavisno razvijala. Komentar prevodioca). Monofiletička grupa sadrži holomorfne vrste koje definišu osnovni plan date grupe. Holomorf ili holotip znači primerak odabran za opis tipičnih odlika građe, fiziologije, ponašanja i razvitka.

obeležja (→ V.9.3). Zastupnici ovog pojma vrste, prihvataju morfološku definiciju iste (tab. 3.3).

Pojam morfološke vrste očigledno podleže subjektivnim vrednovanjima, jer o tome da li su određena obeležja bitna ili nebitna, mišljenja se mogu razilaziti; pošto nije moguće objektivno merenje. Isto tako nije moguće objektivno navesti, koliko je razlika potrebno i koji »kvalitet« razlika je potreban da se vrste razdvoje. Ipak, u biologiji se i dalje često primenjuju morfološki pojmovi vrste.

3.3.2. Genetičke definicije vrste

Nejasnoće morfoloških pojmova vrste treba eliminisati genetički obrazloženim pojmovima vrste (»genetičke vrste«). **Genetičke vrste** mogu se odrediti biološkim ukrštanjem. To znači: sposobnost organizama da stvaraju plodne mešance služi kao osnov za određivanje granica vrsta. Kao praktičan i najčešće prihvaćan pojam vrste, ovoj grupi pojmova vrste pripada definicija »biološke vrste«.

Biološka vrsta je grupa individua ili populacija koje međusobno *pod prirodnim uslovima* mogu dati *plodne potomke*.

Odlučujući kriterijum na kome se zasniva biološka definicija vrste, je *plodno* ukrštanje. Dodatni zahtev je da se ukrštanje obavlja u prirodnim uslovima. Ako se živa bića pare samo u zatočeništvu, odnosno tokom uzgajanja, svrstavaju se u različite biološke vrste.

Na primer, mazge potomci konja i magaraca, skoro su uvek neplodne. Iz tog razloga konj i magarac pripadaju različitim biološkim vrstama.

Na prvi pogled biološki kriterijum izgleda manje subjektivan, nego morfološki obrazloženi pojmovi vrste. Ipak, i definicija biološke vrste u mnogim slučajevima ne dozvoljava jasno razgraničenje. Gde je u stvari granica između prirodnih i neprirodnih uslova? Da li je rezervat za divljač ili park za divljač još uvek prirodno stanje? Kriterijum plodnog ukrštanja takođe je nejasan. Naime, u različitim slučajevima poznati su svi prelazi od potpune plodnosti mešanaca do potpune sterilnosti. Od kog procentualnog udela plodnih mešanaca kod jednog ukrštenog para je ispunjen kriterijum biološke vrste? Granica između »plodan« i »neplodan« je takođe promenljiva. Sledeći konkretni primeri objašnjavaju problem.

3.3.3. Dve genetičke vrste – jedna morfološka vrsta

Među morfološkim vrstama postoji kategorija tzv. »sestrinskih vrsta«. To su dve vrste koje se prema spoljnim karakteristikama neznatno ili uopšte ne razlikuju i time po definiciji pripadaju istoj morfo-



Slika 3.2. Cvet i plod dve vrste zečje stope – *Geum rivale* (levo) i *Geum urbanum* (desno).

loškoj vrsti. Međutim, predstavnici sestrinskih vrsta u prirodi ne produkuju plodne hibride (ili to samo iznimno čine). Slika 3.3. prikazuje kartu rasprostranjenja (areal) para sestrinskih vrsta: zelene i sive žune. Ovaj primer pokazuje da se morfološke



Slika 3.3. Tipičan primer dve genetske vrste, koje su morfološki (po spoljašnjim karakteristikama) veoma slične: »sestrinske vrste« siva žuna (*Picus canus*) i zelena žuna (*Picus viridis*). Moguće je da su obe vrste nastale od jedne vrste rasprostranjene u Evropi i istočnoj Aziji, čiji je areal verovatno podeljen nastupanjem ledenog doba. Izolovane populacije su se tada izgleda razvile u različitim pravcima. Kada su se nakon ledenog doba ponovo rasprostranile i njihovi areali ponovno se preklapili, postale su genetski dovoljno različite da u prirodi više nije dolazilo do ukrštanja.



Slika 3.4. Crvena (levo) i crna (desno) zova u cvetu

vrste ne moraju podudarati sa genetskim vrstama. Poznat je veliki broj sličnih primera.

3.3.4. Dve morfološke vrste – jedna genetička vrsta

Dve vrste zeljastih biljaka iz roda zečja stopa (Grebič - *Geum rivale* i *Geum urbanum*, slika 3.2), su česte evropske biljke koje se u prirodi retko ukrštaju i zato se vode kao različite vrste. Veštačko ukrštanje je, međutim, pokazalo da su one sposobne da daju plodne hibride. Da li ove vrste treba pre smatrati varijetetima iste vrste? Stvaranje hibrida ove dve vrste ne dešava se u prirodi samo zato što imaju različite ekološke zahteve i uspevaju na različitim staništima. *Geum rivale* odgovaraju šanci i vlažne livade, dok *Geum urbanum* raste na suvljim mestima duž šumskih puteva ili u grmlju. Razlikovanje ovih vrsta sledi dakle iz ekoloških (izbor staništa) i morfoloških razloga (različita građa cvetova). Ovde dakle imamo primer: dve morfološke vrste iz

genetskih razloga (plodno ukrštanje) pripadaju istoj genetskoj vrsti.

Slični odnosi susreću se u primerima crvene i crne zove (*Sambucus racemosa* i *Sambucus nigra*; → slika 3.4). Obe ove vrste šibljika (žbunja), koje se vode kao samostalne vrste, u prirodi se ne mešaju, jer cvetaju u različito vreme. Crvena zova cveta već od sredine aprila, crna tek od kraja maja. Međutim, veštačko oprašivanje je moguće i uspešno.

Obrnuto, postoje primeri u kojima se uzgajani oblici, koji ukrštanjem ne daju potomstvo, ipak ubrajaju u istu biološku vrstu. Poznati primer za to su rase pasa (slika 3.5). Ako bi se na njih strogo primenila definicija biološke vrste, pudlica i bernardinac bi na primer morali da budu podeljeni u dve različite vrste, jer kod njih ne dolazi do ukrštanja. Rase pasa često su gajene pod ekstremnom selekcijom i time genetički osiromašene (radi bližeg objašnjenja pogledati → III.5.1).

Slika 3.5. Rase pasa, sa leva na desno: bokser, dalmatinac, čivava, bernardinac, terijer, bigl, jazavčar, ruski hrt



3.3.5. Nepreciznost definicije bioloških vrsta

Iz prethodnog primera može se uočiti da je definicija bioloških vrsta neprecizna. Ova nepreciznost ne može se izbeći ograničenjem koje ističe da se različite biološke vrste u prirodi međusobno ne pare, jer je ovakav kriterijum sasvim subjektivan. Dalji primeri čine problem jasnijim:

U severozapadnoj Evropi, Skandinaviji, Sibiru i Severnoj Americi, dakle u određenom području oko Severnog pola, živi čitav niz rasa dve vrste galebova (*Larus fuscus* i *Larus argentatus*; slika 3.6). Susedne rase međusobno se ukrštaju i donose plodne potomke, ali su delimično geografski razdvojene. Najveći broj biologa svrstava ih sve zajedno, u jednu vrstu na osnovu pojave plodnih hibrida u predelima geografskih preklapanja. Međutim, zbog pomenute geografske razdvojenosti predložena je podela u dve ili tri vrste (uporedi: LONNIG 1993). Veštački proizvedeni bastardi geografski razdvojenih rasa takode su plodni. Da li zbog toga treba prihvatiti da je ipak u pitanju jedna vrsta, očigledno je stvar procene.

Britanski (*L. fuscus*) i britanski (*L. argentatus*) karakterišu se obično kao dve vrste; ipak ako na istim mestima imaju legla, povremeno donose u prirodi plodne hibride. Da li se ipak radi o jednoj vrsti?

Slične odnose nalazimo i kod senice (*Parus major*). Njihove geografske rase stalno prelaze jedna u drugu, a opet, ima područja u kojima se rase preklapaju, ali nikada ne ukrštaju (slika 3.7).

Kod leopard-žabe (*Rana pipiens*) koja je rasprostranjena od Kanade do Meksičkog zaliva, jedinke severne rase posle ukrštanja sa jedinkama određenih južnih rasa donose samo embrione koji rano uginu (slika 3.8). Međutim, moguća su plodna ukrštanja između jedinki susednih rasa. Kada bi ova vrsta žaba u nekim srednjim područjima izumrla, preostale rase bile bi međusobno genetički izolovane (razdvojene) i predstavljale bi dve »dobre vrste«.

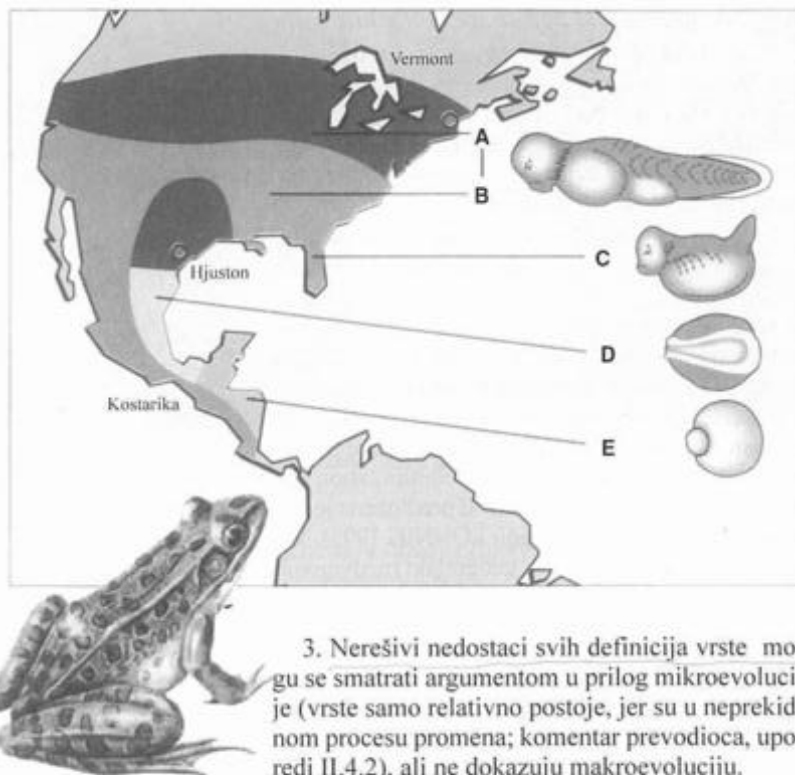
Ako se oslanjamo na biološku definiciju vrste, u pomenutim primerima ne bismo sigurno mogli da odlučimo, da li su u pitanju pojedinačne vrste ili ih je više – odgovor je prepušten slobodnoj proceni taksonoma. Biološka definicija vrste je u vezi sa tim neprecizna. Genetičar Gotšalk (W. GOTTSCHALK) tvrdi: »Uprkos istraživanjima koja su trajala više decenija, definicija vrste kao biološke jedinice ima velike teškoće. Za sada ne postoji nijedna definicija koja bi odgovarala svim zahtevima.« (1194. s. 306)

Navedeni primeri mogu se tumačiti kao zapis jednog trenutka u procesu stvaranja novih rasa i vrsta.

Slika 3.6. Krug rasa galebova *Larus fuscus* i *Larus argentatus*. Da li se na ove rase gleda kao na jednu ili više vrsta, ostaje predmet procene.Slika 3.7. Krugovi rasa senice (*Parus major* = *P.m.*).

Međutim, bilo bi preuranjeno vrednovati ih kao početke dalekosežnih evolucionih procesa (ovim pitanjem bavi se III.5.1). Evolucionisti često pominju da se takvi primeri rase odnosno vrsta, koje se ne mogu jasno razgraničiti, upravo očekuju po teoriji evolucije, jer se sve vrste nalaze u procesu neprekidnih promena. Zato, prema njihovoj teoriji, definicije vrste nikada ne mogu biti potpuno precizne. U toku vremena iz novih rasa nastale bi jasno razgraničene vrste, iz ovih novi rodovi, familije i tako dalje. Pod pretpostavkom da je evolucija (u smislu potpunog transformizma; komentar prevodioca) realni fenomen, zaista bi se mogla i očekivati kontinuirana promenljivost vrsta.

Slika 3.8. U Severnoj i Srednjoj Americi poznate su razne rase leopard-žaba (*Rana pipiens*). Jaja geografske rase iz Vermonta oplodena su spermom različitih drugih rasa. Prilikom nekih ukrštanja razvoj embriona se prekida. Pojedine rase usled mikroevolutivnih procesa genetički su se toliko udaljile jedne od drugih da geni više nisu uskladeni. Nije važna geografska razdaljina, nego trajanje reproduktivne izolacije. Ukrštanja između rasa iz Vermonta i Kostarike (razdaljina otprilike 6.000 km) daju bastarde sposobne za život, dok iz ukrštanja rasa iz Vermonta i Hjustona (razdaljina otprilike 2400 km) embrioni odumiru u toku razvoja (prema WEHNER & GEHRING 1995).



3. Nerešivi nedostaci svih definicija vrste mogu se smatrati argumentom u prilog mikroevolucije (vrste samo relativno postoje, jer su u neprekidnom procesu promena; komentar prevodioca, uporedi II.4.2), ali ne dokazuju makroevoluciju.

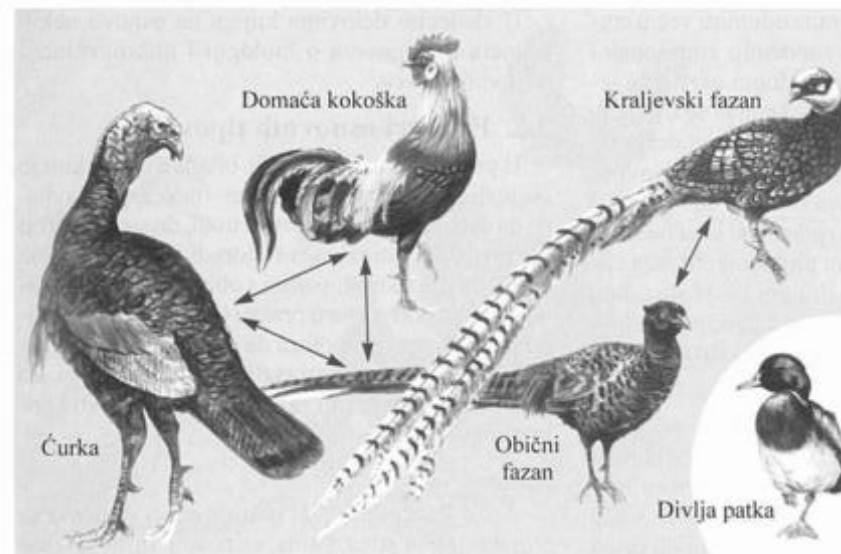
3.4. Osnovni tipovi

Činjenica da se primenom različitih definicija vrste moraju povući i različite granice vrste, postavlja pitanje – da li se može postaviti jedna viša definicija, koja obuhvata kako genetičku tako i morfološku komponentu (slika 3.10). Sveobuhvatni pojam »vrste« trebalo bi da reši i problem nepreciznosti do sada predloženih rešenja. Definicija osnovnog tipa prema Frenku Maršu (Frank L. MARSH) ispunjava ove zahteve. Ona glasi:

»Sve jedinke, koje su neposredno ili posredno povezane ukrštanjem, pripadaju jednom osnovnom tipu«.

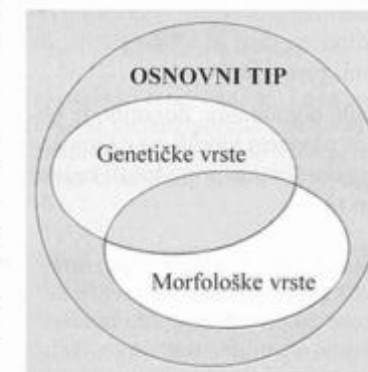
Nasuprot definiciji biološke vrste kod definicije osnovnog tipa ne zahteva se plodnost hibrida. Konj i magarac, dve biološke vrste, pripadaju dakle istom osnovnom tipu, jer mogu dati mazgu kao (najčešće) neplodni hibrid. Osim toga, kod definicije osnovnog tipa nije bitno da li su se ukrštanja dogodila u prirodi ili u zatočeništvu, da li su česta ili retka (bitno je da su moguća, komentar prevodioca).

Na slici 3.9. ova definicija grafički je učinjena jasnijom. Na primer, ako se obični fazan ukršta sa kraljevim fazanom i domaćom kokoškom, ali kokoška ne i sa kraljevim fazanom, ipak su kokoška i



Slika 3.9. Četiri vrste iz porodice fazana (Phasianidae; red koka), međusobno su povezane ukrštanjem. Obični fazan (*Phasianus colchicus*) pripada podfamiliji fazana, isto tako i kraljevski fazan (*Syrnaticus reevesii*) i domaća kokoška (*Gallus domesticus*). Za razliku od njih, čurka (*Meleagris gallopavo*) se svrstava u podfamiliju čurki (*Meleagridinae*). Divlja patka (*Anas platyrhynchos*) pripada drugom redu, guskama (*Anseriformes*).

kraljevski fazan posredno povezani preko običnog fazana. Ove dve biološke vrste pripadaju istom osnovnom tipu. Isto važi za čurku i kraljevskog fazana, pri čemu ostaje otvoreno pitanje nekih ukrštanja koja još nisu posmatrana. Samo pozitivni rezultati, dakle uspešna ukrštanja, mogu dati jasne podatke. Ukrštanja između običnog i kraljevskog fazana daju plodne bastarde, dok su do sada analizirani hibridi nastali iz ukrštanja između običnog fazana i domaće kokoške bili neplodni. Jaje fazana oplodeno semenom čurana samo u nekim slučajevima vodi do odraslog bastarda, dok veštačka ukrštanja iz-



Slika 3.10. Definicija osnovnog tipa obuhvata i genetički i morfološki pojam vrste.

Međutim, kod jedne ovakve argumentacije mora se uzeti u obzir, da se posmatrana stanja (krugovi rasa, postupni geografski prelazi između dve vrste (kline) mogu tumačiti bez usvajanja teorije o nastanku evolucionih novina (koja je u suštini okosnica učenja o totalnom transformizmu odnosno makroevoluciji, komentar prevodioca). U II.4.3 upoznaćemo u vezi sa tim pojam »mikroevolucija«. Problem nastanka novih struktura (makroevolucija), bez čijeg rešenja nema pravog dokaza za teoriju evolucije, pomenutim primerima nije ni dotaknut. Nemamo osnova da prelaz prema novoj biološkoj vrsti smatramo ranom fazom nastanka nove strukture.

3.3.6. Zaključci

1. Najčešće definicije vrste (biološka vrsta, morfološka vrsta i srodni pojmovi) su neprecizne. Nijedna od dosada predloženih definicija ne omogućava jasno i opšte primenljivo utvrđivanje granica među vrstama.

2. Primena različitih definicija vrste vodi do različitih kriterijuma razgraničenja vrsta, a ti kriterijumi su ponekad međusobno protivurečni. Naročito su mnogobrojni primeri nepodudaranja morfoloških i bioloških vrsta.

Detaljnije o definiciji osnovnog tipa

Sterilitet se može proizvesti i u eksperimentu (verovatno usled malog broja mutacija u regulatornim genima). Pri tome organizacija genoma (celokupnog naslednog materijala jedinke), a time i spoljašni oblik živih bića ostaje isti. Prema tome, sterilitet može biti rezultat ukrštanja kako kod veoma različitih (očekivano), tako i kod veoma sličnih genoma. Poučnih primera ima kod mnogih vrsta vinskih mušica (*Drosophila*), kod kojih se dve sestrinske vrste koje se po spoljašnosti ne razlikuju (*D. euzonioides* i *D. willistoni*) ne mogu ukrštati. Ste-

rilitet može nastupiti čak i u okviru jedne vrste. Dakle, srazmerno neznatne izmene u genima mogu proizvesti sterilitet, tako da isti nije podesan za upotrebu kao obeležje klasifikacije. Međutim, uspešno ukrštanje pokazuje da su vrste kod kojih je ono sprovedeno, morfogenetički veoma bliske (odnosno pripadaju istom osnovnom tipu, komentar prevodioca). Što se tiče molekularno-biološkog aspekta, definicija osnovnog tipa je za sada još otvorena. Tu je postavljeno pitanje na koje još nije dat odgovor – koji su geni ili kombinacije gena specifični za

osnovni tip? Ovde postoji otvoreno široko polje istraživanja. (Uporedna genomika – čitanje i upoređivanje kompletnih genoma različitih životinjskih i biljnih vrsta – bi uskoro mogla da pruži značajne informacije u vezi sa ovim pitanjem, komentar prevodioca.)

U najstrožem smislu, definicija osnovnog tipa važi samo za jedinke, jer su samo za njih dostupni eksperimentalni rezultati. Međutim iz praktičnih razloga, u ovom poglavlju se primenjuje na biološke vrste. To je moguće, jer se jedinke biološke vrste po definiciji međusobno mogu ukrštati.

među domaće kokoške i ćurana odumiru već u embrionalnom stadijumu, ali započinju embrionalni razvoj. Postoje podaci i o prirodnom ukrštanju između ove dve vrste. Takva »ukrštanja« se u skladu sa definicijom osnovnog tipa (a nasuprot definiciji biološke vrste) uzimaju u obzir kao pozitivni pokazatelj da je u pitanju jedan osnovni tip. Na slici 3.9. predstavljena je i divlja patka, kod koje nisu poznata ukrštanja sa bilo kojim pripadnikom reda koka, ali mnoga ukrštanja sa drugim plovkama daju hibride. Prema tome divlja patka ne pripada istom osnovnom tipu kome pripadaju četiri navedene vrste iz reda koka.

Kod vodozemaca ili riba, embrionalni razvoj je dostupniji eksperimentu. Na primer, ukrštanjem različitih geografskih rasa severnoameričke leopard-žabe (*Rana pipiens*; slika 3.8; uporedi II.3.3.5) utvrđeno je da se embrionalni razvoj hibrida usled abnormalnosti ranije prekida ako se taj pokušaj izvodi kod geografski međusobno sve udaljenijih rasa. Međutim, pojedinačne rase su toliko slične, da ih klasični taksonomi nisu razlikovali.

Na osnovu do sada pomenutog, dovoljno je objašnjeno zbog čega se plodnost hibrida ne uzima kao kriterijum prilikom određivanja pripadnosti roditelja istom osnovnom tipu.

Taksonomije u tabelama 3.4-3.6. predstavljaju samo jednu od mogućnosti. Taksonomi često pokazuju u detaljima različita shvatanja u koje bi manje taksonomske kategorije pojedini organizmi trebalo da budu svrstani. Prilikom razmatranja osnovnih tipova ove razlike nisu bitne.

Red	koke	(Galliformes)
podred	kokoške	(Galli)
familija	kokoške sa velikim prstima	(Megapodiidae, 9 vrsta)
familija	hokoi	(Cracidae, 18 vrsta)
familija	fazani	(Phasianidae, 235 vrsta)
podfamilija	kokoške sa pernatim nogama	(Tetraoninae)
podfamilija	poljske koke	(Perdicinae)
podfamilija	Tragopani	(Tragopaninae)
podfamilija	ćurke	(Meleagridinae)
podfamilija	fazani pauni	(Argusianinae)
podfamilija	pauni	(Pavoniae)
podfamilija	kongoanski pauni	(Afropavoninae)
podfamilija	biserke	(Numidinae)
podfamilija	fazani	(Phasianinae)
podred	hoacini	(Opisthocomi)
familija	hoacini	(Opisthocomidae, 1 vrsta)
podfamilija	hoacini	(1 vrsta)

U sledećim delovima knjige na osnovu nekih primera biće govora o biologiji i mikroevoluciji osnovnih tipova.

3.5. Primeri osnovnih tipova

U prirodnim naukama nije bitan način na koji je postavljena neka radna hipoteza – neke su postavljene na osnovu posmatranja u prirodi, druge potiču od pretpostavke istraživača (uporedi 1.13). Bitno je samo, da li je radna hipoteza s obzirom na prikupljene podatke potvrđena u praksi. U poslednjem odeljku postavljena je hipoteza da se u carstvu živih bića mogu jasno razaznati različiti osnovni tipovi. To će u daljem tekstu biti razmatrano na osnovu konkretnih primera.

Koke

Pošto je već bilo reči o kokama, počinjemo sa ovom grupom ptica. Istina, ne postoji opšte priznata taksonomija kokoški (razlozi su već ukratko naznačeni), ali za naše potrebe dovoljno je poći od neke novije sistematike. Podfamilije, familije i podredovi koka navedeni su u tabeli 3.4. U redu koka poznate su stotine različitih ukrštanja, a mnoga se pretpostavljaju. S druge strane, postoje i nepotvrđeni izveštaji. Iz mnogobrojnih podataka o ukrštanjima navedeno je samo šest slučajeva, koji prelaze okvire familije. Ti izveštaji datiraju iz prošlog veka i nisu proizvedeni pod kontrolisanim eksperimentalnim uslovima. Literatura ih označava kao krajnje sumnjiva. Do danas dakle nema eksperimentalnih nalaza da su moguća ukrštanja između četiri familije oba podreda koka (slika 3.11). Nasuprot tome, poznata su mnoga ukrštanja u okviru familije. Pošto nikad nije bilo određenih izveštaja o bastar-

Tabela 3.4. Sistematika koka. Prema ovde navedenoj sistematici razlikuju se 263 vrste koje su raspoređene u dva podreda, četiri familije, 94 roda. Velika familija fazana (*Phasianidae*) je podeljena u devet podfamilija.



Slika 3.11. Iz reda koka (Galliformes) prikazani su razni predstavnici četiri familije. Levo gore: Hoacin (podred Hoacina, familija Opisthocomidae); levo dole: Megapoda (koke sa velikim prstima); desno gore na grani: Crveni hoko (Hokoi). Sve druge vrste pripadaju familiji fazana (Phasianidae). Nacrtan je po jedan predstavnik svake podfamilije. Od levo dole prema sredini gore: jarebica, paun, kongoanski paun, ćuran, tetreb; desno, od gore prema dole: zlatni fazan, Argusov fazan, tragopan i biserka. Radi taksonomije koka videti → tabela 3.4.

dima među različitim redovima ptica, može se pretpostaviti, da četiri familije koka istovremeno predstavljaju četiri osnovna tipa.

Plovke

Slično kao i koke i plovke (Anatidae) su poznata grupa ptica koje držimo i kao ukrasne i kao domaće životinje. U tabeli 3.5. navedena je sistema-

tika plovki, a takode i druge familije iz reda gusaka. Tamo, gde čovek iz interesovanja za neku grupu životinja izvodi mnoge eksperimente u odgajanju, često ima dosta podataka o ukrštanju vrsta. Ponekad to ima toliko jednostavnu eksperimentalnu pozadinu kao držanje dve vrste u istom seoskom dvorištu (na primer, guska i plovka). U literaturi je

Red	Guske	(Anseriformes)
familija	pastirke	(Anhimidae, 9 vrsta)
familija	plovke (patke)	(Anatidae, 18 vrsta)
podfamilija	guske sa razdvojenim kožicama	(Anseranatidae, 1 vrsta)
podfamilija	guske	(Anserinae, 31 vrsta)
tribus	zviždarke	(Dendrocygnini)
tribus	guske	(Anserini)
podtfamilija	plovke	(Anatinae, 117 vrsta)
tribus	poluguske	(Tadornini)
tribus	patke plovuše	(Anatini)
tribus	ajderske patke (gavke)	(Somateriini)
tribus	patke ronilice	(Aythyini)
tribus	patuljaste guske	(Cairinini)
tribus	ronci	(Mergini)
tribus	patke veslarice	(Oxyurini)

Tabela 3.5. Moguća sistematika gusaka (Anseriformes). Ovde razlikujemo dve familije (ukupno 151 vrsta), pri čemu se familija (Anatidae) deli u tri podfamilije sa ukupno 9 grupa rodova (tribusa). Jedan drugi istraživač računa sa dve familije i deli familiju (Anatidae) u dve podfamilije sa 13 grupa rodova. Postoji još nekoliko alternativnih sistematika za plovke.



Slika 3.12. Guska sa razdvojenim kožicama (*Anseranas semipalmata*) prema tabeli 3.5. pripada posebnoj podfamiliji, a prema drugim taksonomima posebnoj familiji. Nisu poznata ukrštanja ove australijske ptice, i sudeći prema mnogim drugim obeležjima, ne pripada osnovnom tipu plovki.

zabeleženo preko 400 ukrštanja između različitih vrsta, rodova, grupa rodova i podfamilija gusaka, ali nikada između familija. Ako se postavi šema ukrštanja (na način kako će to kasnije biti bliže objašnjeno za konje), pokazuje se, da su 126 od 149 vrsta plovki direktno ili indirektno povezane ukrštanjem. Prema taksonomiji u tab. 3.5. sve grupe rodova osim guske sa razdvojenim kožicama međusobno su povezane putem ukrštanja. Jedan primer za ukrštanje između dve različite grupe rodova prikazan je na slici 3.13. Pošto 23 vrste plovki još nisu ukrštane sa drugima, ove vrste se prema definiciji osnovnog tipa još ne mogu konačno pridodati osnovnom tipu plovki. Celokupna biologija ovih vrsta dozvoljava međutim, sa iznimkom guske sa razdvojenim kožicama (slika 3.12), kao verovatnu, mogućnost pridruživanja ovih vrsta osnovnom tipu plovki. Podfamilija gusaka sa razdvojenim kožicama, međutim, ne ubraja se u osnovni tip plovki, jer ne samo da nisu poznata ukrštanja, već i morfološki, anatomske, etološki (ponašanje) i molekularno-biološki nalazi, oštro izdvajaju guske sa razdvojenim

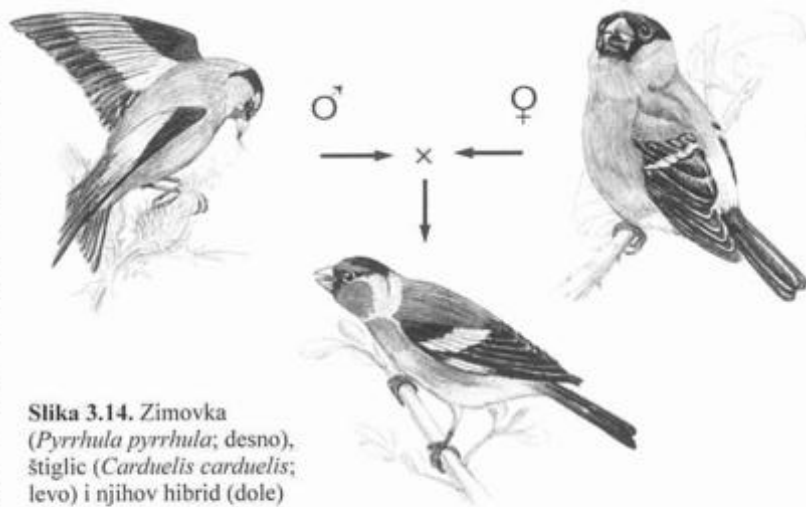


Slika 3.13. Ukrštanje između gavke (*Somateria mollissima*, dole) i utve (*Tadorna tadorna*, sredina). Ove životinje pripadaju različitim tribusima plovki, pa su od nekih taksonoma smatrane samo dalekim srođnicima. Gore prikazani hibrid pojavio se u zoološkom vrtu u Bazelu i tamo je živio više godina na plovčijim jezerima. Nikada nije imao potomaka.

kožicama od svih drugih vrsta plovki. Prema informacijama koje za sada postoje, ptice pastirke (*Anhimidae*; familija ptica iz Južne Amerike slična plovkama, tabela 3.5) mogu se smatrati zasebnim osnovnim tipom, jer do ukrštanja dolazi samo unutar familije. U slučaju gusaka osnovni tip bi dakle bio ispod nivoa familije.

Ptice zebe

Obično se male ptice pevačice, zmojedi, obuhvataju pojmom »zebe«. Ovo nije taksonomski naziv (slično kao što je pojam »drveće« samo glavni naziv za određeni oblik rastinja), već se odnosi na konusni oblik kljuna ovih ptica, koji je u vezi sa njihovim načinom ishrane. Različite familije zebe nisu nužno međusobno srodne. U okviru dve familije zebe spro-



Slika 3.14. Zimovka (*Pyrrhula pyrrhula*; desno), štiglic (*Carduelis carduelis*; levo) i njihov hibrid (dole)

vedena su, zahvaljujući radu odgajivača, mnoga ukrštanja: familija češljugara (*Carduelidae*), kojoj pripadaju pored češljugara (štiglica) i zimovka (vidi sliku 3.14), krstokljun, zelentarka, i kanarinac (familija obuhvata oko 125 vrsta) i familija šarenih zebe (*Estrildidae*), čiji je najpoznatiji zastupnik zebra zeba, i njenih otprilike 130 vrsta koje žive u tropskom i suptropskom regionu starog sveta.

U okviru ove obe familije ima mnogobrojnih ukrštanja i preko granica rodova. Nisu dokazana ukrštanja sa vrstama drugih familija. Istina, s vremena na vreme, nalaze se podaci o ukrštanjima češljugara sa zebom činkavicom (familija *Fringillidae*), ali to nije pouzdan podatak. Da li su dakle (*Carduelidae*) i (*Fringillidae*) isti osnovni tip, (u slučaju da se dokaže ukrštanje među predstavnicima ove dve familije), ostaje još otvoreno pitanje. Češljugari (*Carduelidae*) i šarene zebe (*Estrildidae*) u svakom slučaju predstavljaju dva različita osnovna tipa i pokazuju pored odsustva hibrida i mnogobrojna obeležja koja ih jasno razgraničavaju od drugih grupa ptica pevačica.

Psi

Psi (*Canidae*) su familija iz reda zveri (*Carnivora*). Familija pasa obuhvata preko trideset različitih vrsta kao što su psi, vukovi, kojoti, šakali i različiti oblici lisica – hijene pripadaju drugoj nadfamiliji. U tabeli 3.6. prikazani su različiti rodovi familije pasa. U njihovom slučaju nažalost ne poznajemo ni iz daleka toliko mnogo ukrštanja kao kod koka ili plovki. Ipak, neki od rodova su ukrštanjem međusobno povezani. Kao primeri su navedena ukrštanja domaćeg psa (*Canis*) sa crvenom lisicom (*Vulpes*), ukrštanja crvene lisice sa polarnom lisicom



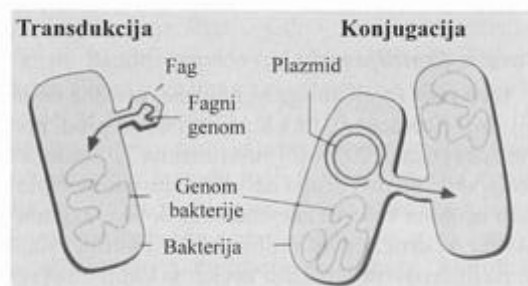
Slika 3.16. Dvostruki hibrid dobijen ukrštanjem između psa, lisice i kojota.

(*Alopex*) ili ukrštanje crvene sa sivom lisicom (*Urocyon*; slika 3.16). Životinje iz druge generacije ukrštanja pudle i vuka prikazane su na sl. 3.15. Pudla se takođe uspešno ukršta sa kojotima i šakalima. Značajno je da su poznata mnoga ukrštanja domaćeg psa sa drugim vrstama, ali ukrštanja drugih vrsta su slabo proučena. S obzirom na probleme koje stvara držanje egzotičnih zveri u zoološkim vrtovima, to i nije neobično. Tako dakle na osnovu definicije osnovnog tipa neke rodove familije pasa možemo obuhvatiti istim osnovnim tipom. Međutim, kod drugih rodova moramo se zadovoljiti pretpostavkama koje se zasnivaju na klasičnoj biologiji, a ukazuju da verovatno pripadaju osnovnom tipu pasa.

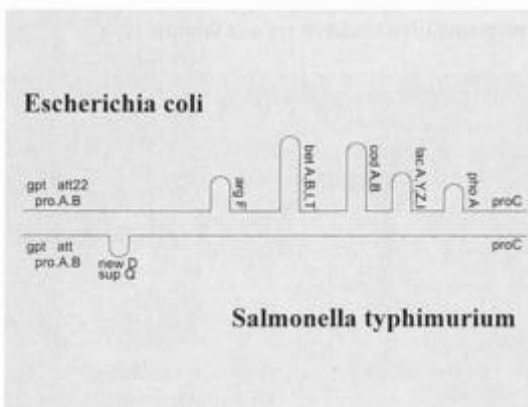
Ovaj primer pokazuje da raspoloživi podaci u nekim slučajevima još nisu dovoljni za ostvarenje jasne slike o osnovnim tipovima, ali radna hipoteza lepo ukazuje u kome pravcu treba pažljivo vršiti dalje eksperimente.



Slika 3.15. »Puvosi« hibridi druge generacije ukrštanja između pudle i vuka. Pokazuju veliku raznolikost osobina. (Univerzitet Kiel)

Slika 3.21. Plod (*Geum reptans*)

Slika 3.22. Među bakterijama je moguća razmena gena putem bakteriofaga (bakterijski virusi) (transdukcija) i putem konjugativnih plazmida (konjugacija).



roda sa preko 200 vrsta su jabuka, kruška, dunja, oskoruša, krševita kruška, mušmula, patuljasta mušmula, (*Pyracantha coccinea*) i beli glog. U poređenju sa drugim podfamilijama ruža, prepoznatljivo jedinstvo podfamilije ove vrste voća je relativno veliko. Sada se povodom molekularno-bioloških rezultata razmatra pitanje, da li neki predstavnici iz grupe sapunskog drveća, koji su zbog morfologije svojih plodova do sada ubrajani u podfamiliju medunika (*Spiraeoideae*), pre pripadaju podfamiliji voća iz familije ruža? Ovdje bi rezultati ukrštanja mogli dati vredna objašnjenja, ali se u literaturi ne navode ni kao moguća zamisao. Južnokineski rod (*Dichotomanthes*) pokazuje gradnju cvetova koja nije karakteristična za (*Maloideae*), za ovaj rod nisu poznata ni ukrštanja sa koštičavim voćem, ali zbog mnogobrojnih drugih obeležja relativno se dobro uklapa u okvir podfamilije (*Maloideae*). Kako su najvažniji rodovi (među njima i oni koji su morfološki i fiziološki najrazličitiji) direktno ili indirektno povezani ukrštanjima, a ukrštanja sa drugim predstavnicima iz familije ruža nisu poznata, ovo voće može se smatrati osnovnim tipom. Do sada poznata ukrštanja između rodova najčešće su slučajna. Još nisu izvršeni sistematski eksperimenti ukrštanja. Hibridi su po pravilu veoma vitalni. Mnogi od njih su čak i rodni. Hibridno seme pri tome obično nastaje kroz Apomixis, dakle bez prethodnog oplodjenja. Potomci bastarda imaju iz tog razloga relativno sličan izgled. Iznenadujuće je da ima više hibridnih rodova koji samostalno nastanjuju vlastite areale.

Tribus (*Geeae*)

Tribus (*Geeae*) pripada takođe familiji ruža (*Rosaceae*) i sastoji se iz rodova (*Geum* 56 vrsta), (*Coluria* 5 vrsta) i (*Waldsteinia* 4 vrste). Dva predstav-

Slika 3.23. Sličnost segmenta genoma između mesta gena *gpt* i *proC* kod bliže srodnih vrsta *Escherichia coli* i *Salmonella typhimurium*. DNK *E. coli* je u ovom segmentu genoma mnogo duža nego DNK *S. typhimurium*. *E. coli* dakle ima čitav niz dodatnih gena, na primer *lac* Operon (omogućava iskorišćavanje laktoze), *bet* Operon (razmena betaina) ili *cod* Operon (citozin deaminaza). Naprotiv kod *E. coli* nedostaju geni *newD* i *supQ* koji su prisutni kod salmonele. Najjednostavnije objašnjenje je, da je predač obe vrste imao ove gene. U toku evolucije vrsta osnovnog tipa enterobakterija potomci su izgubili razne komplekse gena. Alternativno bi se moglo prihvatiti da je *E. coli* dobila ove gene putem horizontalnog transfera gena (uporedi IV.7.3). Ostali detalji u NEIDHARDT (Hg., 1996, s. 1717 i 1956).

nika su već pomenuta u vezi sa pojmom vrste (II.3.3.4; slika 3.2). To su izdržljive biljke sa razli- stanom i najčešće razgranatom stabljikom sa malo cvetova, koja raste po pravilu u visinu od 10-50 cm. Najčešće ima pet cvetnih listića. Najupadljivije obeležje je stubić, koji je dug i obrastao dlačicama (slika 3.21; adaptacija na rasprostiranje vetrom) kukasto povijen (slika 3.2) ili na vrhu sa dlačicama koje formiraju kukice (adaptacija za rasejavanje pomoću životinja). Eksperimenti ukrštanja vršeni između vrsta roda (*Geum*), skoro uvek su uspevali. Na područjima u kojima se pojedine vrste preklapaju, često dolazi i do prirodnih ukrštanja. Iz tog razloga se smatra da su bez iznimke sve vrste roda (*Geum*) bar indirektno povezane ukrštanjem i time pripadaju jednom osnovnom tipu. Ukrštanja sa vrstama rodova (*Coluria*) i (*Waldsteinia*) dala su začetak semena. Međutim, iz do sada vršenih eksperimenata nije precizno utvrđeno da li je pre započetog razvoja embriona bilo pravog oplodjenja. Nepoznata su ukrštanja sa vrstama drugih tribusa iz familije ruža.

Osnovni tipovi kod bakterija

Pojam vrste kod bakterija nije dovoljno jasan. Obično se govori o »sojevima«. Prema Majru (E. MAYR) (tabela 3.3) pod jednom vrstom podrazumevaju se bakterije koje međusobno mogu razmeniti gene. Iako bakterije nemaju pravu seksualnost i zbog toga se izgleda na njih ne može primeniti kriterijum ukrštanja, one raspolazu paraseksualnošću koja se ogleda kroz mogućnost razmene gena putem konjugacije. Iz tog razloga, a po analogiji, definicije osnovnih tipova (→ II.3.4) za prokariote može se predložiti sledeća definicija osnovnog tipa (radi objašnjenja pojmova → IV.7.2, sl. 3.22):

Svi sojevi bakterija, koji su povezani hromozomalnim razmenama gena putem konjugacije i transdukcije, ubrajaju se u jedan osnovni tip.

Prema tome za kriterijum osnovnog tipa nije dovoljna razmena gena sa ekstrahromozomalne DNK. Pod ekstrahromozomalnom DNK se kod prokariota najčešće podrazumevaju plazmidi, male cirkularne DNK na kojima su smešteni geni sposobni da menjaju određena svojstva bakterija koje ih usvajaju. Plazmidi se intenzivno koriste u tehnologiji rekombinantne DNK za različite manipulacije genoma. Do sada ima malo eksperimenata koji podržavaju primenu navedene definicije osnovnog tipa.

Novije analize bakterijskih hromozoma dovele su do saznanja, koja bi se kao dopuna prethodne definicije mogla obuhvatiti sledećom definicijom (slika 3.23; slika 7.28):

Svi sojevi bakterija koji poseduju relativno podudarnu mapu gena na hromozomu, pripadaju jednom osnovnom tipu.

Primere za osnovne tipove kod bakterija daju enterobakterije (crevne bakterije), *Nocardia*, *Streptomyces* vrste (→ slika 7.28) i *Pseudomonas*. Mape gena ovih grupa ne pokazuju međusobno nikakvu sličnost, ali unutar svake grupe pokazuju jasnu sličnost koja seže gotovo do potpune podudarnosti. Kod enterobakterija poređenja genskih mapa *Escherichia coli* K12 i *Salmonella typhimurium* LT2, pokazuju da su razmaci među genima u oba soja uglavnom podudarni (→ slika 7.28).

Položaj gena na hromozomu bakterija tokom generacija izvanredno je stabilan. Evidentno je da postoji mehanizam koji deluje kao stabilizator i odupire se snagama koje teže promeni genoma bakterije. O prirodi tog mehanizma nije takoreći ništa poznato.

Sličnost genskih mapa verovatno olakšava razmenu gena, koja je uslov pripadnosti osnovnom tipu prema prvoj definiciji osnovnog tipa za bakterije (prokariote). Zadatak daljih istraživanja sastoji se u utvrđivanju da li se ove privremene definicije osnovnih tipova kod bakterija mogu održati.

3.6 Osnovni tipovi i klasična taksonomija

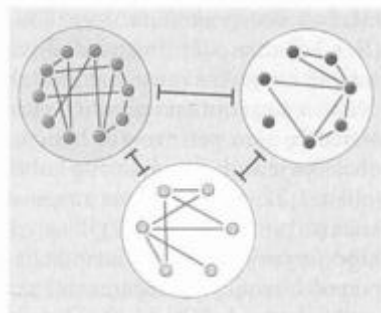
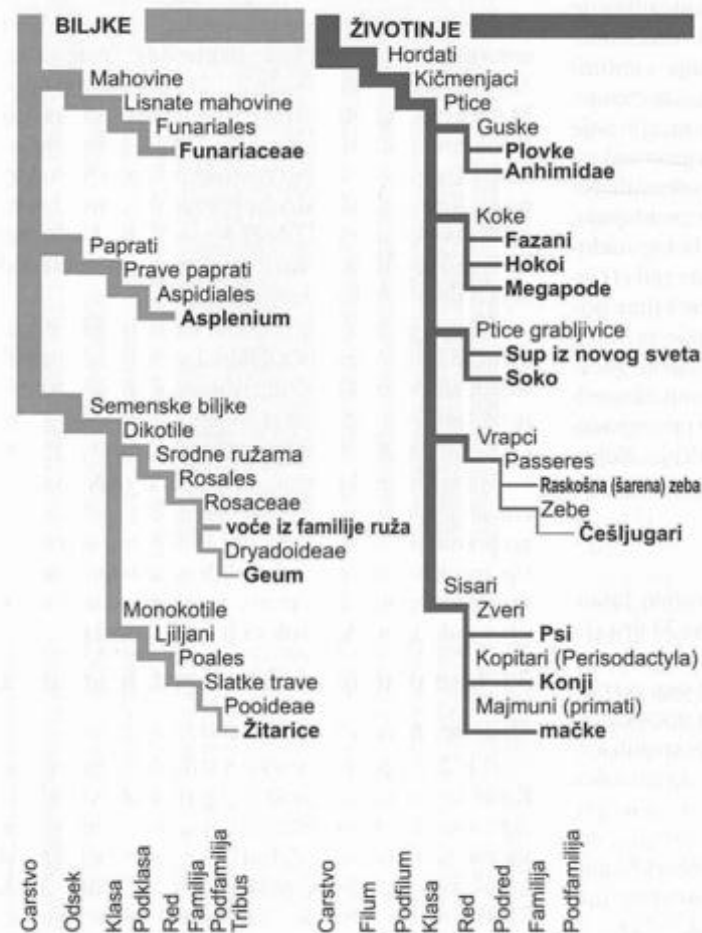
Osnovni tipovi, vrste i rodovi

U II.3.3. upoznali smo različite definicije vrsta. Kako se ponašaju biološke i morfološke vrste prema osnovnim tipovima? Usvojeni i delimično dokazani pojmovi vrste definicijom osnovnog tipa ni u kakvom slučaju ne postaju suvišni (slika 3.10, 3.24). Štaviše, genetski i morfološki utemeljene vrste mogu se koristiti kao *etalon osnovnog tipa*. Biološke vrste mogu i dalje važiti kao osnovna jedinica taksonomije, jer objedinjavaju jedinke koje se međusobno pare i ostavljaju plodno potomstvo (**genetički aspekt**). Nad biološkim vrstama je rod kao grupa vrsta koje su međusobno jasno slične (**morfološki aspekt**). Konačno sve ove vrste svrstavaju se u osnovne tipove, ako imaju istu osnovnu mustru embrionalnog razvoja (**morfogenetički aspekt**).

Granice između osnovnih tipova

Ako se kao parametar uzme analiza ukrštanja, između različitih osnovnih tipova postoje jasne granice (→ slika 3.25). Zbog toga što se osnovni tipovi često podudaraju sa već poznatim taksonomskim grupama, kao što su familija ili podfamilija, granice su u mnogim slučajevima (na primer kod plovki, konja ili pasa) i na morfološkom nivou jasno

Tabela 3.7. Taksonomija nekih do sada istraživanih osnovnih tipova. Osnovni tipovi istaknuti su zadebljanim slovima. Šema prikazuje taksonomsku hijerarhiju i ne predstavlja srodničke veze.



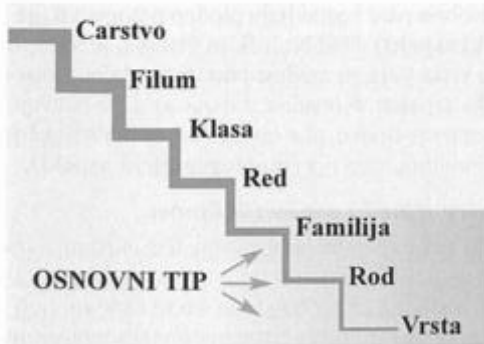
Slika 3.25. Kod do sada istraživanih grupa životinja i biljaka mogle su se utvrditi jasne granice osnovnog tipa. U okviru osnovnih tipova (veliki krugovi) različite biološke vrste (mali popunjeni krugovi) usko su povezane.

prepoznatljive, a analizama ukrštanja se samo objektivno potvrđuju. U drugim slučajevima (na primer kod zeba ili u okviru reda ptica grabljivica) granice osnovnog tipa na morfološkom nivou nisu jasne. Kod ovih grupa je pripadnost osnovnom tipu jasna tek posle analize ukrštanja.

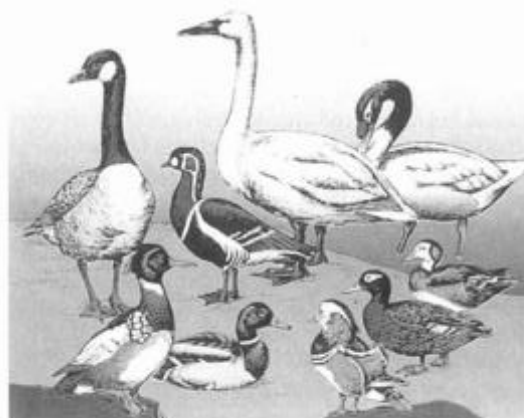
Uporedna analiza neke proteinske ili nukleotidne (DNK) sekvence vodi u pojedinim slučajevima takođe do jasnog prepoznavanja granica između različitih osnovnih tipova. To, na primer, važi za gore pomenute osnovne tipove plovke, konja i pasa. Ali i na tom molekularnom nivou komparativne biologije poznati su slučajevi u kojima upoređivanje proteinskih sekvenci ne odražava razlike između osnovnih tipova. Na primer, ako se sekvence citohroma-b uporede među pticama pevačicama, osnovni tip češljugara može biti razgraničen od drugih osnovnih tipova ptica, ali razlike su najčešće neznatne.

Zašto prilikom upoređivanja različitih osnovnih tipova na morfološkom ili molekularno-biološkom nivou ima toliko oscilacija? Teorija evolucije nudi moguće objašnjenje, po kome je odvajanje različitih osnovnih tipova iz jedne zajedničke predačke vrste u nekim slučajevima nastupilo pre geološki kratkog vremena. Vreme koje je od tada proteklo ne bi bilo dovoljno za uočavanje jasnih razlika. Ova hipoteza mogla bi se proveriti ako bi se razlike između osnovnih tipova generalno uporedile sa pretpostavljenim evolutivnim odvajanjima. Međutim, za

uporede među pticama pevačicama, osnovni tip češljugara može biti razgraničen od drugih osnovnih tipova ptica, ali razlike su najčešće neznatne.



Slika 3.24. Osnovni tipovi mogu se poklapati sa familijama, rodovima ili vrstama



Slika 3.26. Sve vrste pripadaju osnovnom tipu plovuša.

jednu ovakvu analizu još nije opisano dovoljno osnovnih tipova.

Varijacije u okviru osnovnih tipova

Začudujuća je raznovrsnost u okviru osnovnih tipova. Na slici 3.26. prikazani su predstavnici reda plovki. I pored njihovih međusobnih razlika mogu se prepoznati kao plovke, na primer po tipičnoj građi kljuna. Ali sa druge strane, upadljiva je razlika koja postoji među predstavnicima ovog osnovnog tipa po veličini, formi, šarama ili načinu života. Gnjurci se hrane ribama i tome su prilagođeni, dok patke plivačice delom kljuna koji je građen poput cediljke filtriraju iz vode najmanje organizme (uporedi: slika 3.11. i zapazi raznovrsnost u okviru osnovnog tipa koka). I kod biljaka je prisutna izvanredna raznolikost vrsta unutar osnovnih tipova. Na primer vrbe (rod *Salix*) međusobno su povezane indirektnim ukrštanjima: od visokoalpskog patuljastog grma do velikog drveta moćne krošnje koje raste u niziji (slika 3.27).

Dosadašnja istraživanja pokazala su da broj vrsta (računato u broju bioloških vrsta) unutar osnovnih tipova može biti vrlo različit (tabela 3.8). Uopšteno govoreći, izgleda da su osnovni tipovi biljaka bogatiji vrstama nego osnovni tipovi životinja. Još nije jasno da li u okviru brojnosti bioloških vrsta unutar osnovnih tipova kod životinja ima razlika koje koincidiraju sa nekim parametrima iz sistematike. Jedan od faktora koji imaju ekološki smisao, mogla bi biti telesna težina: osnovni tipovi čiji članovi imaju prosečno veću telesnu težinu, pokazuju sklonost prema manjem broju bioloških vrsta u svojim okvirima. Međutim, provera ove hipo-



Slika 3.27. Enormna varijabilnost u okviru jednog osnovnog tipa kod biljaka: jedna patuljasta alpska visoko specijalizovana vrba (*Salix herbacea*) je preko dva ukrštanja posredno povezana u isti osnovni tip sa »prvim drvetom«
bele vrbe (*Salix alba*). Obrazovanje maca i tipičan plod zajedničko su svojstvo svih vrsta ovog osnovnog tipa.

Tabela 3.8. Broj bioloških vrsta po jednom osnovnom tipu (za taksonomiju uporedi: tabela 3.7). Broj vrsta delimično varira i zbog individualnosti kriterijuma na osnovu kojih taksonomi proglašavaju neke populacije zasebnim biološkim vrstama.

Osnovni tip	Broj bioloških vrsta
Plovke	oko 150
Guske sa razdvojenim kožicama	1
Fazani	oko 230
Sokoli	oko 60
Šarene zebe	oko 160
Češljugari	oko 140
Psi	35
Konji	6
Mačke	oko 50
Ljudi	1
Funariaceae	oko 500
Paprati (<i>Asplenium</i>)	oko 700
Žitarice	oko 300
Geum	oko 60
Voće iz familije ruža	više od 200

teze biće moguća tek istraživanjem velikog broja osnovnih tipova.

Na čemu bi se varijacije u okviru osnovnih tipova pojedinačno mogle zasnivati, i kako se u okviru različitih modela postanka interpretiraju, obradićemo u poglavlju VII.17.3.

3.7. Prednosti i mane modela osnovnog tipa

Model osnovnih tipova ima tri glavne slabosti. Kao prvo, tek neznatni broj taksona je do sada zaista temeljno ispitan. Na osnovu toga model osnovnih tipova za sada može se smatrati samo radnom hipotezom. Dalja istraživanja potvrdiće reviziju ili odbaciti ove hipoteze. Nedostaje razrada potpune taksonomije na bazi osnovnih tipova. Druga slabost odnosi se na definiciju osnovnog tipa i leži u praktičnim problemima vezanim za sprovođenje ukrštanja. Različito reproduktivno ponašanje bioloških vrsta za koje se pretpostavlja da pripadaju istom osnovnom tipu, često je velika prepreka ostvarivanju ukrštanja. Sa druge strane veštačka oplodnja je ponekad lako izvodljiva, ali u nekim slučajevima i nije. Na primer, u slučaju retkih životinja ili životinja koje je teško gajiti u zatočeništvu. Treća slabost modela osnovnog tipa leži u definiciji datoj na 34. strani. Pažljiva analiza ukrštanja pokazuje, da embrionalno razviće u nekim slučajevima ne prelazi prve faze deobe ćelija. U drugim slučajevima prekida se u stadijumu formiranja neurule, a u nekim slučajevima do poremećaja u razviću dolazi još kasnije. Imajući to u vidu, šta je kriterijum na osnovu koga se može govoriti o uspešnom ukrštanju? Da bi se taj problem mogao rešiti, neophodno je uvesti još jednu klauzulu u definiciju osnovnog tipa:

PRECIZNIJA
DEFINICIJA
OSNOVNOG
TIPA

»Dve jedinke pripadaju istom osnovnom tipu, ako razvoj embriona iz njihovog ukrštanja pređe maternalnu fazu razvića i pokazuje koordiniranu ekspresiju očevih i majčinih gena.«

Ovim proširenjem definicije isključuju se razni sporni slučajevi. Na primer, jaja određenih beskičmenjaka mogu se ubodom igle podstaći na deobu - tada nastaje, bez učešća očevog genoma, organizam sposoban za život. Indukcija deobe jajne ćelije mogla bi se izazvati i prodorom spermatozoida čija DNK ne učestvuje u daljem razvoju embriona. Tada se govori o prividnoj oplodnji, jer se očevi geni nikada ne aktiviraju, i tokom deobe ćelija nestaju. U tim slučajevima nije moguća nikakva tvrdnja o pripadnosti roditelja osnovnom tipu. Dopunom definicije osnovnog tipa sprečavaju se pogrešni zaključci prilikom određivanja osnovnog tipa.

Međutim, određivanje pripadnosti do sada pomenutim osnovnim tipovima (II. 3.5) zasniva se isključivo na uspešnim ukrštanjima koja daju potomke sposobne za život. Navedena dopuna definicije primenjivaće se verovatno samo u veoma specifičnim slučajevima.

Snaga modela osnovnih tipova ogleda se u mogućnosti naučne provere. Ne sme se zaboraviti da

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

Prema osnovnim kriterijima navedenim na stranama 34. 46. s jedne strane, grupe živih bića jasno se mogu razlikovati jedni od drugih. Sa druge strane, u okviru osnovnih tipova moguća su ukrštanja i obrazovanje hibrida. U celokupnom *eksperimentalno* dostupnom području mikroevolucije (istraživanje veštačke selekcije kao i obrazovanje vrsta, uporedi III.5) sve zapažene promene nesumnjivo su ostale *u okviru granica osnovnog tipa*. Ova činjenica dozvoljava tumačenje osnovnih tipova kao jedinica *Stvaranja* (potomci nastali usled mikroevolucije - prvobitno polivalento stvorenih osnovnih oblika → VII.17.2 i 3).

u literaturi postoje hiljade podataka o ukrštanjima. U kritičnim slučajevima, u naporima za određivanje pripadnosti osnovnom tipu moguće je primeniti i veštačko oplodjenje, i time hipoteza postaje u potpunosti eksperimentalno proverljiva. U slučajevima u kojima je na konkretnim primerima ispitana definicija osnovnog tipa, rezultati su do sada ohrabrujući - čitaocu je ukazano na literaturu datu u prilogu. Napretkom molekularne biologije možda će biti izvodljivo određivanje gena koji definišu osnovni tip, ali to za sada nije izvodljivo.

3.8. Zaključci

1. Raznolikost živih bića nije haotična, već pokazuje gradaciju koja dozvoljava hijerarhijski red.
2. Genetički i morfološki pojmovi vrsta su neprecizni. U mnogim slučajevima ne mogu se jasno primeniti i često dovode do različitih rezultata.
3. Taksonomska kategorija osnovnog tipa, nasuprot pojmovima vrste, može se eksperimentalno utvrditi. Analizama ukrštanja u životinjskom i biljnom carstvu do sada je određeno oko 20 različitih osnovnih tipova. Između osnovnih tipova i njima najbližijih drugih osnovnih tipova postoje jasne razlike.
4. Biologija osnovnih tipova nije u kontradikciji sa taksonomijom i dopunjava je na način koji ima smisla: pripadnici jedne biološke vrste povezani su ukrštanjem u *prirodnim* uslovima (*genetički nivo*), sve biološke vrste koje su veoma slične jedna drugoj, pripadaju jednom rodu (*morfološki nivo*) i svi rodovi koji se generalno mogu ukrštati pripadaju jednom osnovnom tipu (*morfofenetički nivo*).
5. Taksonomija osnovnih tipova je kao biološki koncept empirijski nezavisna od teorija postanka i zbog toga primenljiva u okviru različitih modela postanka.

4. Mehanizmi evolucije

Mnogobrojnim posmatranjima u prirodi i eksperimentima u laboratoriji otkriveni su različiti faktori koji dovode do naslednih promena kod bioloških vrsta. Biolozi, osim toga, zanima pod kojim uslovima je moguće obrazovanje nove vrste, odnosno razdvajanje jedne vrste u dve ili više kćerinskih vrsta. S tim u vezi stoji značajno pitanje, da li se obrazovanje vrste može smatrati prvim korakom u nastanku novih osnovnih tipova. Zbog odgovora na ovo pitanje, moraju se međusobno razgraničiti pojmovi »mikroevolucija« i »makroevolucija«.

4.1. Istraživanje uzroka evolucije

U istraživanju evolucije obično se razlikuju dva glavna područja: istorijsko i istraživanje mehanizama (uzroka) evolucije. Dok se istorijsko istraživanje evolucije trudi da pribavi dokaze o evoluciji i pokušava da rekonstruiše pojedine faze u istoriji života (uporedi deo V i VI), **istraživanje uzroka evolucije** proučava faktore i mehanizme evolucije. Radi se dakle o pitanjima sledeće vrste:

- Zašto se evolucija dešava?
- Koji faktori i mehanizmi pokreću evoluciju?
- Kako ti faktori deluju?

Samo na području istraživanja uzroka evolucije koristimo pojam »teorija evolucije«, dakle, kada se radi o objašnjenjima fenomena evolucije. Inače govorimo o »nauci o evoluciji« ili o »nauci o poreklu«, jer, kao što je obrazloženo u prethodnim poglavljima, predstava o univerzalnoj evoluciji zasniva se na filozofskim osnovama, a ne na empirijskim nalazima.

• Koliko je pronađenim faktorima evolucije zaista razjašnjena promenljivost živih bića, i koliko se uspešno može objasniti?

Odgovor na ovo pitanje je od odlučujućeg značaja za dokazivanje realnosti istorijske evolucije od jednoćelijskih organizama do čoveka. Teorija o evoluciji (u smislu totalnog transformizma, komentar prevodioca) može se smatrati dovoljno obrazloženom samo ako se nađu mehanizmi koji zaista mogu proizvesti totalni transformizam. U protivnom bi verovatnija bila hipoteza da u istoriji Zemlje nije bilo većih promena živih bića. Sumnja u istoričnost evolucije bi u ovom slučaju bila naročito opravdana, jer kao što je obrazloženo u delu V i VI ne postoje čvrsti dokazi za istorijski proces evolucije (opet podvlačimo, u smislu totalnog transformizma, komentar prevodioca).

Napred navedena pitanja su aktuelna bez obzira da li zastupamo učenje o evoluciji ili o stvaranju (→ I.1.3; VII.15.2; VII.17, tekst »Nauka o stvaranju«).

Objašnjenje uzroka evolucije u okviru nauke o evoluciji

Ako pođemo od opšte ideje evolucije kao usavršavanja i uslojnjavanja živih vrsta tokom dugih geoloških perioda, to podrazumeva nastanak sasvim novih i funkcionalno različitih tipova organizacije.

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

Objašnjenje uzroka evolucije u okviru nauke o stvaranju

Ako se pođe od pretpostavke da su osnovni tipovi stvoreni, treba očekivati nepremostive diskontinuitete među njima (→ II.3.4). Takođe, u tom slučaju osnovni tipovi trebalo bi da pokazuju samo ograničenu promenljivost. Ova teorijska predviđanja mogu se ispitati na osnovu empirijskih nalaza. Prema tome, i nauka o stvaranju je, baš kao i teorija evolucije, veoma zainteresovana za odgovor na sledeće pitanje:

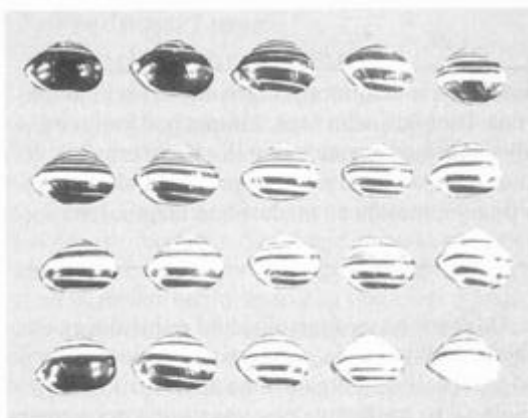
Da li empirijski utvrđene činjenice istraživanja mehanizama evolucije ukazuju na to da je promenljivost organizama ograničena ili neograničena?

Uprkos dobrim delom suprotnih očekivanja u modelu stvaranja i modelu evolucije, mnogi ciljevi istraživanja se poklapaju. U oba modela se očekuje objašnjenje promenljivosti organizama na skali *mikroevolucije*.

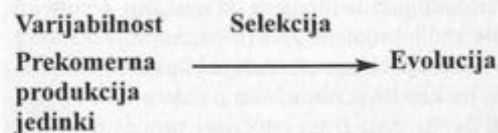
Treba voditi računa i o sledećim činjenicama:

1. Iz različitih pitanja postavljenih o prirodi proističu i različiti odgovori. Rezultati delimično zavise od načina na koji smo postavili pitanja. Zbog toga je za opšti napredak saznanja dobro postavljati pitanja sa stanovišta različitih modela.

2. Rezultati dobijeni u okviru jednog modela, moraju se uzeti u obzir i u suprotstavljenom, konkurentskom modelu.



Slika 4.1. Varijabilnost na primeru puža sa spiralnom kućicom (Helicidae)



Slika 4.2. Šema evolucije prema Darvinu. Organizmi daju više potomaka nego što je potrebno za opstanak (prostu reprodukciju). Svi ne mogu da prežive, jer su resursi životne sredine ograničeni. Pošto se jedinke neke vrste u mnogim obeležjima razlikuju (varijabilnost), različito su i prilagođene okolini. Iz toga sledi prirodno odabiranje (preživljavanje) najprilagođenijih, koje vremenom pokreće promene organizama (evolucija).

Ta pretpostavka nameće sledeća pitanja:

Ima li dokaza za neograničenu promenljivost živih bića? Može li se na osnovu empirijskih podataka pokazati, da je moguć razvoj novih struktura?

Učenje o makroevoluciji pretpostavlja da se granice osnovnog tipa (→ II.3.4-7) prirodnim procesima (empirijski dokazivim faktorima evolucije) mogu prekoračiti. Ovo teorijsko predviđanje treba ispitati na osnovu konkretnih nalaza (→ delovi III i IV).

4.2. Empirijski dokazani faktori evolucije

4.2.1. Od Darvina do sintetičke teorije evolucije

Moderna sintetička teorija evolucije sadrži u svom jezgru Darvinovu teoriju prirodne selekcije; radi se o njegovoj teoriji o procesima evolucije, usaglašenju sa današnjim stepenom znanja.

Darvin je iz:

- varijabilnosti živih bića (slika 4.1),
- produkcije većeg broja potomaka od broja koji objektivno može da preživi, i
- činjenice da, dugoročno gledano, veličine populacija ostaju konstantne,

zaključio da od mnoštva potomaka obično preživljavaju samo oni koji su najbolje prilagođeni (»survival of the fittest« – preživljavanje najpobornijih; ovaj izraz Darwin je preuzeo od svog savremenika Spensera). Najprilagođeniji se odabiru (slika 4.2) kao oni koji će se razmnožiti i preneti svoje gene na sledeću generaciju. Selekcija koju uzgajivači sprovode planski i sa ciljem, u prirodi je izazvana uslovima životne sredine, a tu spadaju biotički i abiotički faktori (živa i neživa okolina). Prirodno odabiranje (selekcija) je neprekidno na delu. Darwin piše (1967 (1859), s.175f): »Krajnji rezultat (prirodne selekcije) je težnja svakog bića sve adekvatnijim promenama u odnosu na uslove života. Ove promene kod većine živih bića neizostavno vode do postepenog napretka organizacije.«

Predstava da je prirodna selekcija glavni pokretač evolucije, u decenijama posle objavljivanja Darvinove knjige *On the Origin of Species* bila je osporavana. Početkom dvadesetog veka njegova teorija o prirodnoj selekciji došla je čak u veoma ozbiljnu krizu. Tada su »ponovo otkriveni« zaboravljeni Mendelovi zakoni o nasleđivanju i shvaćeno da su za evoluciju neophodne trajne izmene u naslednoj materiji – mutacije.

U daljem napredovanju istraživanja 20-tih i 30-tih godina dvadesetog veka, sve je više postajalo jasno da je teorijska sinteza selekcionističkog i mutacionističkog koncepta moguća i potrebna; razvijena je takozvana: »sintetička teorija evolucije«. Naziv joj potiče iz činjenice da prikazuje sintezu saznanja iz svih bioloških disciplina relevantnih za istraživanje evolucije; naročito su saznanja iz genetike (klasična i molekularna genetika, istraživanje gajenja i mutacija), populacione genetike, ekologije i biohemije našla svoje mesto u zdanju sintetičke teorije.

U sintetičkoj teoriji više faktora evolucije kombinuju se u jedno objašnjenje. Najvažniji faktori su: mutacije, selekcija, rekombinacije, izolacija, genetički drift (naročito sa pojavljivanjem Neutralne teorije, → IV.7.1.3), oscilacije brojnosti populacija i transfer gena. U daljem tekstu ćemo se ukratko dotaći uloge pojedinih faktora evolucije.

Sintetička teorija evolucije ne smatra jedinku, već populaciju, jedinicom evolucije; evolucija nastaje

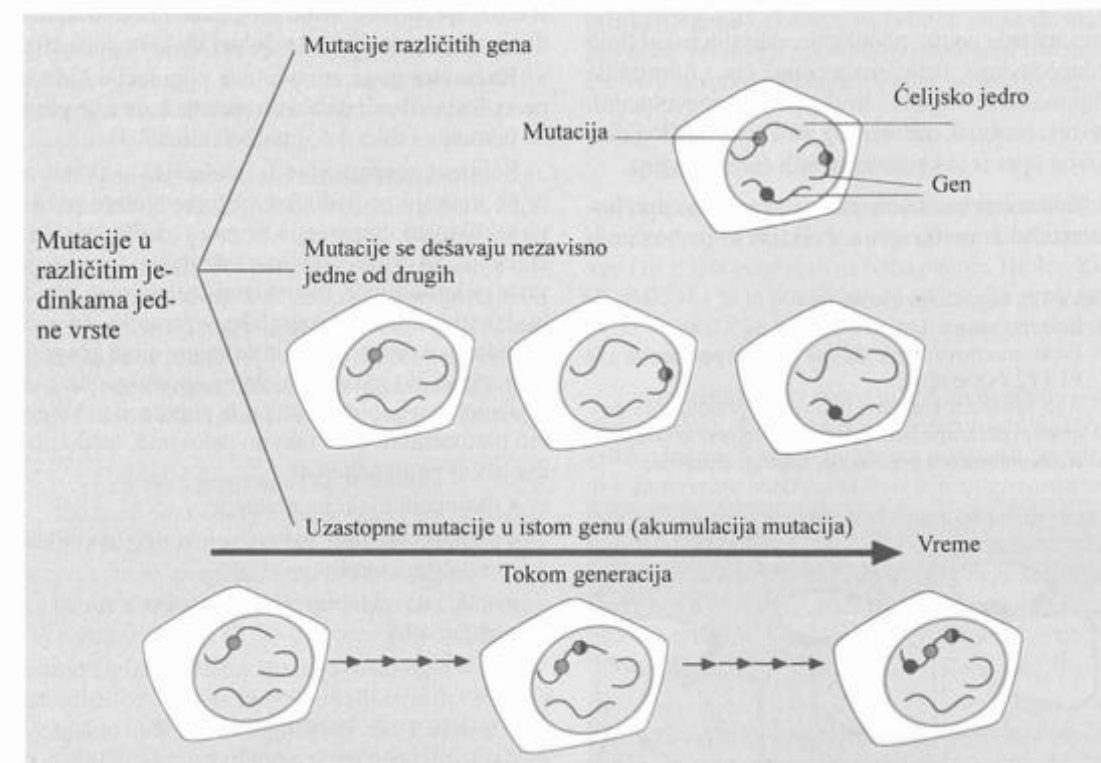
iz promena u ukupnoj količini gena populacije (**Genski pul-pool-engl. bazen**). Pul gena obuhvata sve gene i njihove **alele** (različite varijante jednog gena) unutar jedne populacije, odnosno vrste. Genski pul se neprekidno obogaćuje novim **mutacijama**. Mutacije su skokovite promene naslednog materijala (gena). Skoro sve mutacije su za svoje nosioce štetne ili neutralne. **Rekombinacijom** (kombinovanje roditeljskog genetičkog materijala prilikom oplodjenja i putem *Crossing-over(a)* za vreme mejoze (redukcione ćelijske deobe koja se dešava za vreme formiranja polnih ćelija, komentar prevodioca), uvek iznova dolazi do novih genetičkih kombinacija.

Poširenje genskog pula mutacijama dešava se neusmereno, po principu slučajnosti. Drugim rečima, nastanak mutacija ne stoji u dokazanoj vezi sa potrebama svojih nosilaca: između mutacija različitih gena, mutacija u različitim jedinkama iste vrste i uzastopnim mutacijama u istom genu, po pravilu nema uzročno-posledične veze. Mutacioni događaji su uglavnom nezavisni jedni od drugih (slika 4.3).

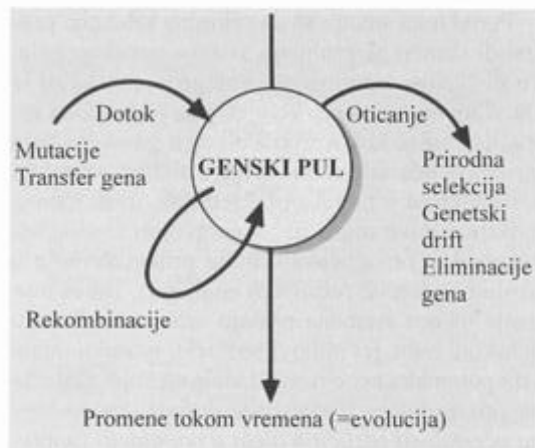
Mutacije i rekombinacije proizvode slučajnu naslednu raznolikost postojećih populacija.

Pored toga smatra se da prirodna selekcija proizvodi usmerene promene sastava genskog pula. To shvatanje, suštinski neizmenjeno, potiče još iz Darvinovog vremena. Veruje se da je prirodna selekcija činilac koji nekim alelima u genskom pulu povećava učestalost, dok drugim alelima smanjuje zastupljenost u populaciji. Međutim, uvek iznova nastaju i nove mutacije, koje svojim nosiocima eventualno omogućavaju bolje prilagođavanje u okolini (*selekcija pozitivnih mutacija*). Takve mutacije tokom vremena postaju vrlo zastupljene u genskom pulu, jer njihovi nosioci u proseku imaju više potomaka nego nosioci alela na koje selekcija negativno deluje. Evolucija se definiše kao *promena učestalosti različitih alela u populaciji* (uporedi primere u III.5.4). **Dinamika populacija** je predmet izučavanja populacione genetike, koja se bavi matematičkom analizom ovih procesa. Putem matematičkog modelovanja predviđa se uticaj poznatih faktora evolucije na promene učestalosti pojedinih alela u populaciji. Okvirno zadatim parametrima uslova sredine, moguće je predvideti dinamiku i sastav genskog pula u funkciji vremena.

Po dogmatskom shvatanju zastupnika sintetičke teorije evolucije ovaj mehanizam ne objašnjava sa-



Slika 4.3. Slučajnost događaja mutacije. Objašnjenja u tekstu.



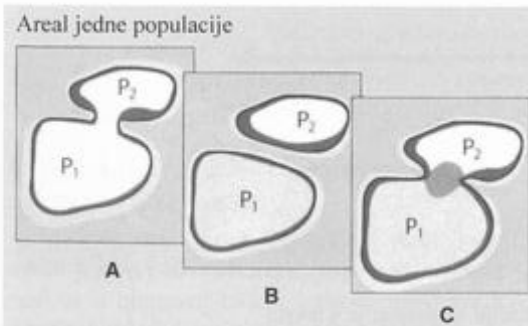
Slika 4.4. Šema objašnjenja sintetičke teorije evolucije. Centar zbivanja je genski pul (zbir svih gena i alela jedne vrste). Promene sastava genskog pula dešavaju se putem mutacija («dotok» novih mutacija obogaćava genski pul). Promene u njegovom sastavu dešavaju se i putem prirodne selekcije (izbacivanjem nepovoljnih varijanti), genetičkim driftom i eliminacijama gena (slučajni gubitak; «oticanje» gena koje izaziva osiromašenje genskog pula). Promene unutar genskog pula povezane su sa promenama jedinki posmatrane vrste («evolucija»).

mo variranja unutar populacije, nastalih usled finih prilagođavanja uslovima sredine, već i formiranje potpuno novih organa i struktura (makroevolucija), kao npr. nastanak mehurastog oka iz jamičastog oka, a ovog opet iz još jednostavnijih čulnih organa.

Neki autori kao faktor evolucije pominju još i **horizontalni transfer gena**. Pod tim se podrazume-

Slika 4.5. Separacija i izolacija

- A Polazno stanje
- B Prostorno razdvajanje dve delimične populacije P1 i P2 (separacija);
- C Ako prilikom kasnijeg ponovnog preklapanja ne nastupi ukrštanje između jedinki prethodno razdvojenih delimičnih populacija, nastupi izolacija.



va prenos gena na nesrodne vrste i promena njihove nasledne strukture koja time nastaje (na primer kod konjugacije bakterija ili transformacije DNK). (Prenos se može obavljati i posredstvom virusa, komentar prevodioca).

Slika 4.4. pruža šematski pregled najvažnijih faktora evolucije navedenih u tekstu i ilustruje njihov doprinos promenama unutar genskog pula.

4.2.2. Uslovi formiranja novih vrsta

Do sada opisani faktori evolucije: mutacije, rekombinacije i prirodna selekcija, donekle objašnjavaju – to će kasnije biti detaljnije razmotreno – promenljivost živih bića. Međutim, smatra se da ovi faktori ne izazivaju razdvajanje jedne vrste u dve ili više kćerinskih vrsta (osim retkih slučajeva disruptivne selekcije i posebnog slučaja formiranja vrste poliploidijom – uporedi III.5.2.2 i III.5.4). Većina biologa smatra da je **formiranje novih vrsta** uslovljeno fenomenima separacije i izolacije. Ovi pojmovi definisani su na sledeći način:

Pod separacijom se podrazumeva *prostorno* razdvajanje populacija.

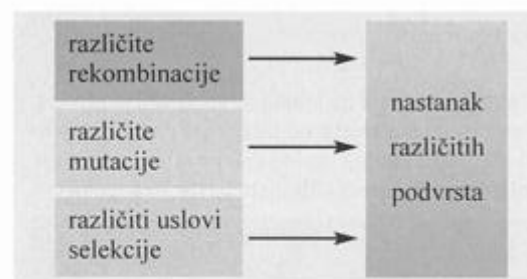
Dve populacije su jedna od druge **genetički izolovane**, ako između njih, (čak i pri pokušaju veštačkog spajanja u slučaju geografski ili ekološki razdvojenih populacija), **ne dolazi do razmene gena**.

Razmena gena između dve populacije kida se onda, kada više ne dolazi do parenja koje daje plodne potomke (slika 4.5; uporedi: slika 3.3).

Pojmovi «separacija» i «izolacija» u literaturi se ne tretiraju podjednako, nego se moraju pažljivo razlikovati. Separacija ne mora ujedno značiti i izolaciju. Sa druge strane, ne računajući formiranje vrste poliploidijom, mehanizmi izolacije po pravilu deluju tek posle geografske separacije. To znači: jedna polazna populacija se najpre mora geografski razdvojiti (separirati), da bi se omogućilo razdvojeno razvijanje delimičnih populacija. Možemo pretpostaviti da u takvim uslovima, među razdvojenim populacijama:

- nastupaju različite mutacije,
- vladaju različiti uslovi selekcije (uslovljeni različitim okolinom) i
- dolazi do različitih rekombinacionih događaja. (Slika. 4.6).

Usled toga razdvojene populacije mogu se specijalizovati u različitim pravcima i eventualno razviti u nove vrste. Pojavljuju se različita uklapanja razdvojenih populacija u njihove nove životne prostore. Ako je dalji razvoj odmakao do te mere, da se razdvojene populacije prilikom kasnijeg ponov-



Slika 4.6. Različito dejstvo faktora evolucije u razdvojenim populacijama.

nog preklapanja ili veštačkog spajanja više ne pare donoseći plodno potomstvo, onda su prema biološkoj definiciji vrste (→ II.3.3) iz *jedne* polazne vrste nastale *dve* nove vrste. U nastavku teksta se, kao i do sada, pod pojmom «vrsta» podrazumeva «biološka vrsta» (→ II.3.3.2).

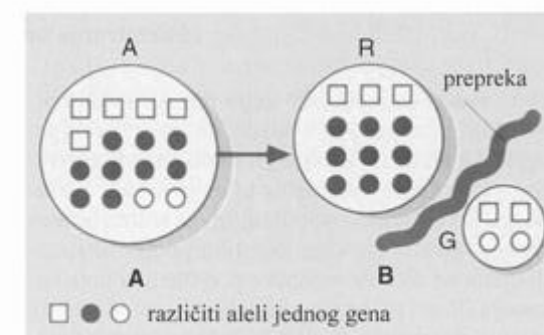
Posle razdvajanja vrste se dalje nezavisno razvijaju. Prostorna izolacija neminovno vodi prema genetičkoj izolaciji. *Mehanizmi genetičke izolacije* mogu biti raznovrsni (npr. različita vremena cvetanja, različito reproduktivno ponašanje, polni organi koji mehanički više ne odgovaraju jedni drugima itd).

Genetički drift ima važnu ulogu u procesima separacije i izolacije. Pod pojmom genetičkog drifta podrazumeva se slučajna, ne putem selekcije izazvana promena učestalosti alela u genskom pulu.

Promena učestalosti alela može se drastično ubrzati usled nekih slučajnih dešavanja u prirodi: npr. ako usled neke prirodne katastrofe preživi samo mali broj jedinki neke populacije, kombinacije njihovih alela ne moraju biti verna slika proporcije tih alela u predašnjoj populaciji; genetički drift se dešava i kada se mali broj jedinki, na primer vetrom, odvoje (odnesene strujom) od svoje osnovne populacije (**efekat osnivača**; slika 4.7); i **oscilacije broj-**

Pre- i postzigotska izolacija

Često razlikujemo pre- i postzigotske mehanizme izolacije. To su razlike između uzroka koji sprečavaju nastanak plodnog potomstva *pre* ili *posle* parenja, odnosno oprašivanja. Prezigotski mehanizmi izolacije su na primer različito reproduktivno ponašanje životinja (npr. razlike za vreme ritualnih igara pre parenja ptica), ili različito vreme cvetanja kod biljaka. Postzigotska izolacija se dešava ako na primer nakon oprašivanja, (ili parenja) nema oplodnje, ili ako oplodnje stvara sterilne potomke.



Slika 4.7. Genetički drift i efekat osnivača.

A Polazna situacija (polazna populacija sa genskim pulom A),
B posle odvajanja nekih jedinki (koje su osnivači nove populacije sa genskim pulom G) može se dogoditi da ti osnivači imaju nereprezentativni sastav alela, u poređenju sa sastavom alela polazne populacije (genetički drift). R je genski pul ostatka populacije posle razdvajanja.

nosti (redovna velika variranja brojnosti jedne populacije, kao na primer kod lisnih vaši ili bubamara), mogu imati za posledicu pojačani drift gena; konačno, neki aleli mogu biti uništeni i slučajno (**eliminacija gena**). (Lisica, na primer, može da ulovi baš onog zeca koji je u svojoj populaciji bio nosilac veoma retkog alela, komentar prevodioca.)

4.2.3. Preko kritike sintetičke teorije do novih postavki

Prema shvatanju nekih naučnika, sintetička teorija evolucije više nije na aktuelnom naučnom nivou i ne pruža odgovore na bitna pitanja. Biolog Ridel (R. RIEDL) ju je poboljšao i proširio. Ta proširena verzija sintetičke teorije evolucije zove se **sistemska teorija evolucije** (→ III.6.3.7).

Jedna frankfurtska radna grupa predvođena Gutmanom (W.F. GUTMANN), formulisala je svoju kritiku još radikalnije i zahteva promenu paradigme: za *proces makroevolucije* nije odgovorna prirodna selekcija, već konstrukcija organizama (uporedi III.6.3.6). Drugi naučnici daju prednost takozvanoj «kibernetičkoj evoluciji», a neki zastupaju «evoluciju bez prilagođavanja» ili evoluciju na osnovu neutralnih mutacija (selektivno nekorisnih).

Uprkos brojnim kritikama sintetičke teorije od strane teoretičara evolucije nju i dalje prihvata velika većina biologa, mada je neutralna teorija (→ IV.7.1.3) poslednjih godina postala popularnija. U daljem prikazu rezultata istraživanja o mehanizmima evolucije, polazimo zato od šeme objašnje-

Formiranje vrste bez separacije

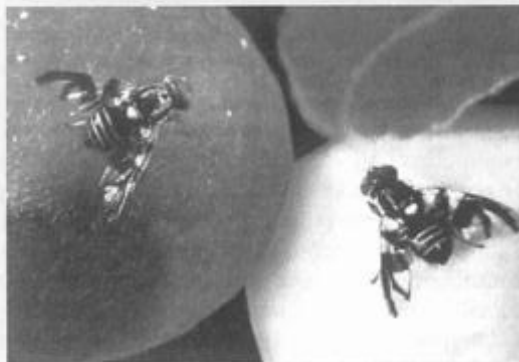
U stručnom svetu već dugo postoji sporno pitanje da li je za nastanak novih vrsta neophodna geografska izolacija (**alopatrički nastanak vrste**)? Sve više nalaza ukazuje na to da je moguć i **sim-patrički** nastanak vrsta. Pod tim se podrazumeva razvoj nove vrste koja nije bila geografski razdvojena od ostatka predačke populacije i koja nastavlja da živi u istom području (istom staništu), uporedo sa populacijom iz koje je proistekla (sim-patrički). Kao primeri navedeni su paraziti koji su specijalizovani za određenu vrstu domaćina i skokovito menjaju domaćine. Promenom domaćina odmah se aktivira mehanizam izolacije i time je utrt put nastanku nove vrste parazita i bez geografske izolacije. Na primer, zapaženo je da su neke jedinke iz jedne vrste voćnih muva roda *Rhagoletis*, u larvenom stadijumu života specijalizovane za ishranu belim glogom. Međutim, neke od njih po-

nja koju pruža sintetička teorija, da bismo se kasnije okrenuli novim postavkama (→ III.6.3).

4.3. Mikro i makroevolucija

U prethodnim poglavljima već je postavljeno pitanje o tome koje se evolutivne promene empirij-

čele su da se hrane na jabuci. Ove su u procesu razmnožavanja izolovane od larvi koje parazitiraju na belom glogu i iz tog razloga su proglašene novom biološkom vrstom. (Gibbons; GIBBONS 1996).

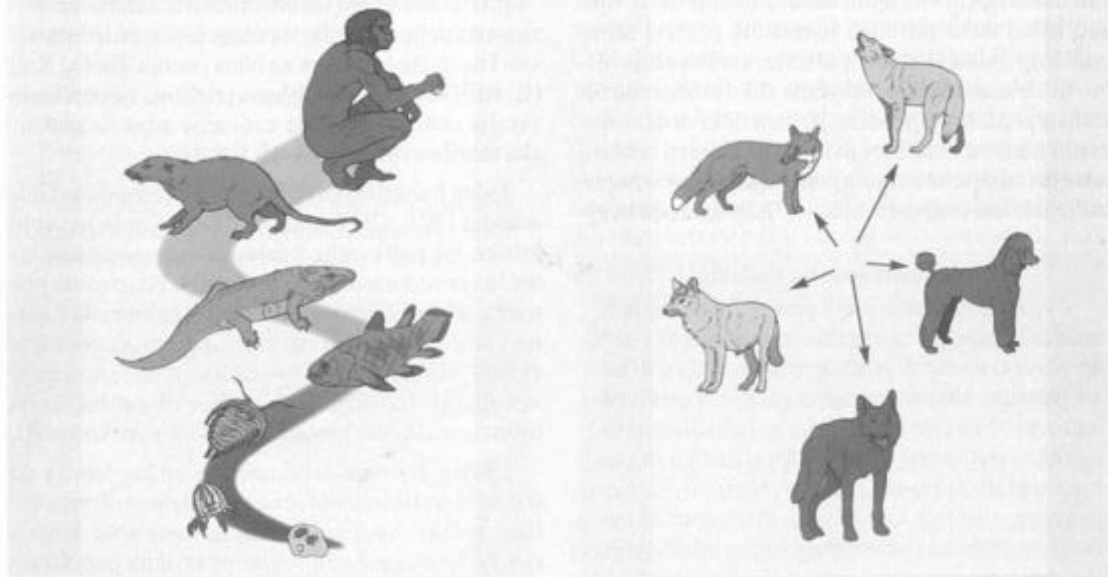


Voćna muva *Rhagoletis* (Guy L. BUSH).

ski mogu utvrditi? Zato je najpre potrebno definisati šta se podrazumeva pod »velikom«, a šta pod »malim« promenama. Takođe se mora razjasniti šta tačno znači termin »evolutivna novina«. Za ova razmatranja od velike pomoći je par pojmova »mikroevolucija« i »makroevolucija«. Ovi pojmovi definišu se na sledeći način:

Makroevolucija prelazi osnovni tip

Mikroevolucija u okviru osnovnog tipa



Slika 4.8. Mikro i makroevolucija

Mikroevolucija je evolucija u okviru zadatih obeležja organizacije; to je kvantitativna promena *već postojećih organa*, struktura ili plana građe. (slika 4.8, desno).

Makroevolucija je nastanak novih, ranije nepostojećih organa, struktura ili plana građe; makroevolucija podrazumeva i nastanak *kvalitativno* novog genetičkog materijala. U tom smislu ovde je upotrebljen pojam »evolutivna novina« (anageneza, slika 4.8 levo).

Za »mikroevoluciju« u upotrebi je i pojam »infraspetsijska evolucija«, a za »makroevoluciju« »transspetsijska evolucija«. »Infraspetsijska« znači »u okviru vrste«, »transspetsijska« znači »preko granica vrste«. U svim ovim razmatranjima je bitno koji je pojam vrste uzet za polazište (upoređi: II.3). Mi polazimo od pojma osnovnog tipa (II.3.4) i definišemo mikroevoluciju kao promene (varijacije) u okviru osnovnih tipova, dok bi preobražaj jednog (eventualno izumrlag) osnovnog tipa u novi osnovni tip, spadao u domen makroevolucije.

Mikro i makroevolucija dakle *kvalitativno* se razlikuju. Objasnimo to primerom: U mikroevoluciju spada, na primer, nastanak različitih rasa pasa iz jednog prvobitnog oblika, verovatno vuka; dok bi nastanak sisara iz oblika reptila bio primer makroevolucije. U prvom slučaju variraju *naime samo već postojeće strukture* (svojstva krzna, dimenzije tela itd), dok se u drugom slučaju moraju formirati potpuno nove strukture: kržno, mlečne žlezde, organi za regulaciju temperature i sve drugo što karakteriše sisare, ali ne i reptile.

Sledeći Volmertov (B. VOLLMERT) navod objašnjava razliku između mikro i makroevolucije i govori o važnosti istraživanja mehanizama makroevolucije (priznajući prećutno da ti mehanizmi ne mogu biti oni isti koji deluju u okvirima mikroevolucije, komentar prevodioca):

»Kod evolucije se ne radi o varijantama boje ili mirisa, ili uopšteno govoreći, o variranju nukleotidnih sekvenci unutar jednog gena, već se radi o prelazu u nove rodove, familije, redove, klase i filume. A tu nekoliko mutacionih promena u nukleotidnoj sekvenci DNK ne može učiniti ništa značajno. Kod ovakvog prelaza radi se o novoj sintezi stotina ili hiljada gena, sekvenci DNK sa prosečno po hiljadu nukleotida.«
(B.VOLLMERT, makromolekul DNK)

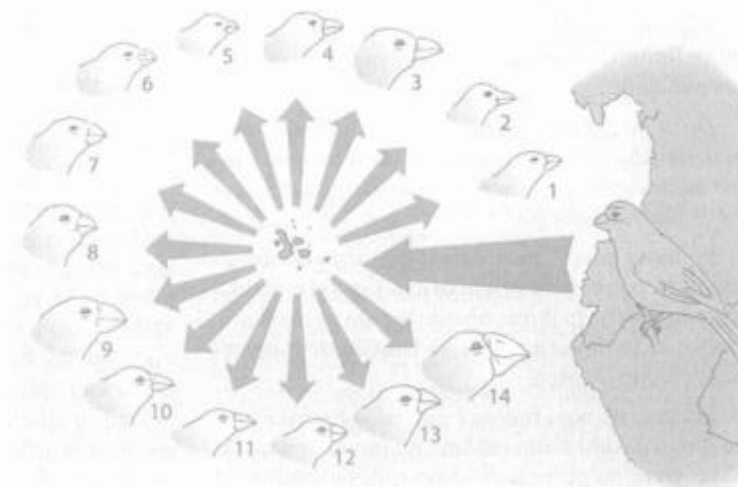
Primer Darwinovih zeba

U mikroevoluciju se ubraja i poznati primer Darwinovih zeba sa ostrva Galapagos (slika 4.9). Na ovom arhipelagu, udaljenom otprilike 1100 km od ekvatora, živi samo mali broj živih bića, a među njima upadljivo mnogo vrsta zeba (Darvinove zebe).

Na Galapagosu ukupno razlikujemo 13 vrsta zeba. Jedna dalja vrsta živi na Kokosovim ostrvima udaljenim 800 km. Darvinove zebe razlikuju se kako među sobom, tako i od oblika sa kopna, od kojeg verovatno potiču. Razlike su u veličini, boji perja, obliku i veličini kljuna. Razlike u morfologiji kljuna tesno su povezane sa različitim načinima ishrane. Bitno je i saznanje da su vrste zeba sa Galapagosa delimično povezane ukrštanjem. To znači: različite vrste zeba mogu međusobno imati potomke i zato pripadaju istom osnovnom tipu. Iz

Slika 4.9. Darvinove zebe:

1. Zeba sa Kokosovih ostrva, 2: Galapagoska zeba pevačica, 3: Detlič-zeba, 4: Zeba mangrovinog drveća, 5: Mala zeba krošnje, 6: Srednja zeba, 7: Velika zeba, 8: Zeba lisnatog drveća, 9: Velika kaktusova zeba, 10: Mala kaktusova zeba, 11: Zeba sa šiljastim kljunom, 12: Obična mala zeba, 13: Obična srednja zeba, 14: Obična zeba debelog kljuna. Smatra se da je polazna vrsta (izvorna vrsta) nespecijalizovana kopnena zeba koja se hrani zrnavljem. Objašnjenja u tekstu. (prema BAUERU 1981)





Mikro i makroevolutivna radijacija

U Linderovoj *Biologiji* je dato poređenje razvoja Darwinovih zeba iz predačke kopnene zebre sa jedne strane, i razvoja različitih redova sisara (→ VI.13.6) iz hipotetičkih praformi sa druge strane. Ovakvo poređenje naučno nije opravdano i može stvoriti zabunu, jer se u slučaju Darwinovih zeba radi o mikroevoluciji, a u slučaju sisara o makroevoluciji. Kod makroevolutivnih promena radi se o potpuno različitim, još uvek hipotetičkim mehanizmima, koji neispitani i nedefinisani ne smeju biti poistovećeni i izjednačeni sa mikroevolucijom.

Ovo naglašavaju i Gutman i Vajngarten (GUTMANN & WEINGARTEN) (1994, s. 192) u sledećem citatu o Darwinovim zebama: »U međuvremenu je dokazano da se radi o varijetetima koji se mogu ukrštati, a ne o različitim vrstama, i da osim toga, populacije u različitim godinama variraju. Osnovna greška je u tome što se vidljive promene u proporciji kljuna smatraju izrazom evolucije. Može se prihvatiti činjenica da osnovna anatomija kljunova ostaje relativno ista i da su svi varijeteti reverzibilni. Time postaje očigledno da darvinizam do danas nije uspeo da objasni promenljivost u smislu reverzibilnih fluktuacija, od evolutivne promene koju nije moguće vratiti u ishodišno stanje.«

toga se može zaključiti da je osnovni plan organizacije njihovih gena zaduženih za embrionalni razvitak veoma sličan (uporedi II.3.4). Ako bi se kod sistematike pasa primenila ista merila koja su primenjena kod Darwinovih zeba, i pse bismo morali posmatrati kao mnoštvo međusobno veoma srodnih vrsta. Međutim, kod pasa se ne postupa tako zato što su poznata neposredna ili posredna ukrštanja različitih rasa i jer su rase bez sumnje u odnosu na oblike predaka genetički osiromašene. »Veličanstveni eksperiment istorije rasa« (EIBL-EIBESFELDT u FLOR 1980), posmatran sa stanovišta biologije osnovnog tipa, lep je primer mikroevolucije.

Pojmovima mikroevolucija/makroevolucija mogu se formulisati odlučujuća pitanja o mehanizmima evolucije:

Da li su poznati mehanizmi koji objašnjavaju makroevoluciju? Ima li indicija da je moguća samo mikroevolucija? Da li je mikroevolucija + vreme = makroevolucija?

Pojmovi mikro i makroevolucija često se ne razlikuju sa potrebnom brižljivošću. Često se razlika između mikro i makroevolucije uopšte ne razmatra. Iznose se tvrdnje da je razlika između ovih procesa evolucije nejasna.

Istina je da novi rodovi i više taksonomske grupe mogu nastati samo nastankom novih vrsta, a da nove vrste mogu nastati samo mikroevolutivnim

promenama. Prema tome odlučujuće pitanje koje se mora razjasniti je: Da li su usled mikroevolutivnih procesa (i kvantitativnog zbrajanja mnogih malih koraka) zaista moguće prave makroevolutivne promene. Odreći se pojma makroevolucija, kao što je povremeno predlagano, bilo bi međutim preuranjeno, sve dok nije sigurno razjašnjeno, šta se može postići mikroevolutivnim promenama. *Samo preciznijom analizom genetičkih i morfogenetičkih svojstava izmenjenih prilikom neke mikroevolutivne promene, moguće je utvrditi da li je zaista nastalo nešto kvalitativno novo* (→ IV.7.4).

Model osnovnog tipa (→ II.3.4) omogućava kvantifikovanje razlike između mikro i makroevolucije: kao mikroevolucija označeni su svi mehanizmi produkcije varijacija, koji se kreću u okviru granica osnovnog tipa, dok bi makroevolucija bila nastajanje osnovnih tipova.

Pre nego što pređemo na precizniju analizu pojedinačnih faktora evolucije, dodajmo dosadašnjim zaključcima jednu osnovnu napomenu: već je naznačeno da je objašnjenje makroevolucije, i time objašnjenje nastanka novih organskih ili biohemijskih struktura, osnovni zadatak istraživanja evolucije. Ako se, kao što se to često čini, evolucija definiše kao »promena učestalosti alela u jednoj populaciji u toku generacija«, treba da nam bude jasno da ova definicija obuhvata *samo mikroevolutivne procese*. Promene učestalosti alela još ne pred-

Makromutacije

Povremeno se pod makroevolucijom podrazumeva evolucija makromutacijama (»sistemske mutacije«). Teorijska pretpostavka je bila da takve mutacije mogu da prouzrokuju šokovite promene u oblikovanju i ustroju organizama. Ovo objašnjenje više se ne razmatra kao mogući mehanizam makroevolucije, jer su se sve do sada opisane mutacije sa većim dejstvima na organizaciju svojih nosilaca, bez iznimka, pokazale kao štetne (a najčešće su smrtonosne, komentar prevodioca).

stavljaju nastanak novih kompleksnih molekularnih i morfoloških struktura.

Ovom definicijom »evolucije« sugerise se da dokaz promene učestalosti alela ide u smeru dokazivanja prave makroevolucije, što nije tačno. Jedna ovakva definicija zamagljuje stvarni zadatak istraživanja evolucije, jer makroevolucija je mnogo više nego promene učestalosti alela u populaciji.

5. Domet faktora evolucije 58

5.1 Obrazovanje vrsta (specijacija)	58
5.1.1. Empirijski provereni načini specijacije	58
5.1.2. Posledice razdvajanja vrsta	59
5.1.3. Brzina obrazovanja vrste	63
<i>Diverzifikacija putem različitih ograničenja potencijala modifikacije</i>	
5.1.4 Zaključci	64
5.2 Mutacije	65
5.2.1. Spontane i veštački prouzrokovane mutacije	66
5.2.2. Pojava poliploidije	66
5.2.3. Mikroevolucija + vreme = makroevolucija?	68
5.2.4. Pravilo povratne varijacije	69
5.2.5. Pozitivne mutacije	69

6. Makroevolucija 81

6.1. Kompleksne biološke strukture	81
Prirodna kantica sa poklopcem azijske biljke mesožderke <i>Nepenthes</i> • Slušne koščiце kod sisara • Žaba čiji se punoglavci izležu u njenom stomaku <i>Rheobatrachus silus</i> • Pejzaž adaptivnih vrednosti (fitnes pejzaž) • Zaključci	
6.2. Evolucija tehničkih sistema	84
6.3. Pretpostavke o makroevoluciji	85
6.3.1. Faktor »vreme«	85
6.3.2. Teorija aditivne tipogeneze	86

4.4. Zaključci

1. Kako u okviru teorije evolucije, tako i u okviru biologije osnovnih tipova, postavlja se pitanje: Na osnovu kojih mehanizama se živa bića mogu promeniti?

2. Mutacije, prirodna selekcija, rekombinacije, separacija, izolacija, genetički drift, transfer gena i neki drugi fenomeni igraju važnu ulogu u evolutivnim zbivanjima. Domet ovih faktora se, međutim, različito ocenjuje (od strane evolucionista često se preceňuje, komentar prevodioca).

3. Koncept o makroevoluciji teži objašnjenju nastanka evolutivnih novina. Međutim, naučno objašnjenje makroevolucije podrazumeva faktore koji se mogu empirijski dokazati, a takvih za sada nema.

4. U okviru biologije osnovnih tipova postoji težnja da se obrazloži ograničenost evolutivnih procesa na osnovu empirijskih podataka.

5. Da bi se dejstvo faktora evolucije objektivno tumačilo, neophodno je razlikovati pojam »mikroevolucija« od pojma »makroevolucija«.

5. Domet faktora evolucije	58
Insekti na ostrvima nesposobni za let • Slepe pećinske ribe	70
5.2.6. Zaključci	70
5.3. Rekombinacije	70
5.4. Selekcija	71
5.4.1. Procesi selekcije pod prirodnim uslovima	71
Neznatno štetne mutacije • Brezova grbica (<i>Biston betularia</i>) • Maskirna obojenost i mimikrija (imitiranje) • Anemija srpastih ćelija • Otpornost insekata na DDT • Koevolucija • Seksualna selekcija • Prilagođavanje i evolutivni napredak • Zaključci	
5.4.2. Veštačka selekcija: uzgajanje.	76
Rezultati uzgajanja • Veštačko izazivanje mutacija • Gajene žitarice • Zaključci	

6.3.3. Brza evolucija u kratkim vremenskim periodima	87
6.3.4. Preadaptacije	88
Dvostruke funkcije	89
6.3.5. Neutralna makroevolucija	90
6.3.6. Kritička teorija evolucije	90
6.3.7. Teorija sistemske evolucije	92
Definicija i glavne tvrdnje • Kritičke napomene i prigovori	
6.4. Zaključci	94

**Istraživanje mehanizama evolucije:
Evolucija na nivou organizama**

Deo
III



5. Domet faktora evolucije

Istraživanje proizvodne sposobnosti poznatih faktora evolucije. Kakve efekte ispoljavaju mutacije, prirodna selekcija, rekombinacije, izolacija, obrazovanje vrsta (specijacija) i ostali faktori, mereni empirijskim rezultatima eksperimentalne biologije i na osnovu posmatranja u prirodi? Do kakvih zaključaka se može doći na osnovu istraživanja u gajenju domaćih životinja i poljoprivrednih kultura?

Da li sintetička teorija evolucije na osnovu dometa svojih objašnjenja ima pravo da tumači makroevoluciju? Da li utvrđene činjenice ukazuju na mogućnost nastanka novih organa i struktura putem evolucije?



Slika 5.1. Obrazovanje novih bioloških vrsta: miš pušten na Farska ostrva u razdoblju od 300 godina razvio se u novu biološku vrstu. Sličan slučaj dogodio se sa kunićem na ostrvu Porto Santo. U 15. veku na ostrvu Porto Santo, severno od Madere, ostavljeno je nekoliko domaćih kunića. Životinje su postale divlje i više se u normalnim okolnostima ne ukrštaju sa domaćim kunićima od kojih potiču; zato se smatraju novom biološkom vrstom.

5.1. Obrazovanje vrsta (specijacija)

5.1.1. Empirijski provereni načini specijacije

Ispitivanje faktora evolucije počinjemo procesom obrazovanja vrsta, koje je opisano u II.4.2.2. Specijacija, koja je tamo teorijski opisana, u dobroj meri je potvrđena nizom primera u prirodi. Tako se kućni miš donesen na Farska ostrva (samo nekoliko jedinki) u razdoblju od 300 godina razvio u jednu novu biološku vrstu (slika 5.1). Sličan slučaj pokrenuo je kunić sa ostrva Porto Santo (slika 5.1). U 15. veku pušteno je nekoliko domaćih kunića na ostrvo Porto Santo severno od Madere. Životinje su postale divlje, promenile su boju prilagođavajući se boji tamnog bazaltnog tla, i više se u normalnim okolnostima zbog razlika u ponašanju ne ukrštaju sa domaćim kunićima, od kojih potiču. Zato se smatraju novom biološkom vrstom. (Ovde je dakle u pitanju prezigotski mehanizam izolacije.) U nastanku ovih vrsta genetički drift verovatno je odigrao bitnu ulogu.

Naročito poučan primer je obrazovanje novih vrsta na zemlji zatrovanoj teškim metalima na jalovištima rudnika u južnoj Engleskoj. Slika 5.2. ilustruje, šta se tamo dogodilo. Jalovišta rudnika zatrovana su teškim metalima do te mere, da seme preneseno vetrom, u normalnom slučaju ne može da isklja ili vrlo brzo odumre. Međutim, retka semena (vidi tabelu 5.1) izrastaju u biljke koje mogu donositi plodove (efekat osnivača). Njihovi potomci su sposobni da se nastane na zatrovanom zemljištu. Genetička ispitivanja su pokazala da se biljke sa jalovišta retko ili uopšte više ne ukrštaju sa srodnicima sa okolnih nezatrovanih mesta, od kojih potiču (genetička izolacija). To prema definiciji biološke vrste znači da je nastala nova biološka vrsta. Biološke vrste nastaju dakle i danas. Da li u navedenim primerima postoji bilo kakva indicija početka makroevolucije?

5.1.2. Posledice razdvajanja vrsta

Šta se dešava prilikom procesa specijacije? Kakve posledice razdvajanje neke populacije na delove, ostavlja na te pojedinačne delimične populacije? Konkretnije: kako se menja genski pul jedne populacije tokom njene višestruke fragmentacije?

Pomenute biljke sa rudničkog jalovišta genetički su ispitane. Ovaj slučaj odgovara na postavljeno pitanje. Iz tabele 5.1. može se uočiti suština odgovora. Pokazalo se da biljke, koje rastu na zatrovanom tlu, nisu stekle nova svojstva posle prispeća u tu sredinu, već da je sposobnost podnošenja otrova postojala pre nego što su se nastanile na zatrovanom tlu u populacijama vrsta iz kojih su proistekle (levi stubac). Ovo se vidi iz srednjeg stupca u kome je navedeno koliki procenat jedinki različitih vrsta, među stanovnicima nezatrovanog tla, ima sposobnost tolerancije otrova. Na primer: u populacijama biljke zečja trava (*Holcus lanatus*) nalazi se 0,16% biljaka, koje su već na nezatrovanom tlu posedovale otpornost na otrove. U desnom stubcu su označene vrste koje se sreću na zatrovanom tlu (+). Na zatrovanom tlu nalaze se samo predstavnici onih vr-



Holcus lanatus
(Zečja trava)

Dactylis glomerata
(Ježevica)

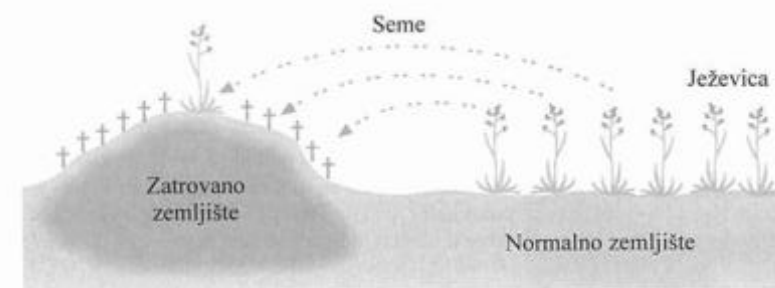
sta kod kojih je i na normalnim mestima deo biljaka otporan na otrove (u srednjem stubcu stoji vrednost veća od nule). Deo populacije koji je otporan na otrov na »normalnim« staništima (na kojima ne postoji selektivni pritisak za favorizovanje tog svojstva u populaciji, komentar prevodioca) mnogo je veći od stepena mutiranja (→II.5.2, IV.7.1), tako da se ova tolerancija na otrove može smatrati posledicom prirodne varijabilnosti dotičnih biljaka, a ne proizvodom mutacija.

Vrsta	A	B
Zečja trava (<i>Holcus lanatus</i>)	0,16	+
Rosulja (<i>Agrostis capillaris</i>)	0,13	+
Zečji brk (<i>Festuca ovina</i>)	0,07	-
Ježevica (<i>Dactylis glomerata</i>)	0,05	+
Srebrenika (<i>Deschampsia flexuosa</i>)	0,03	+
Mirisavka (<i>Anthoxanthum odoratum</i>)	0,02	-
Vlasulja crvena (<i>Festuca rubra</i>)	0,01	+
Utrina (<i>Lolium perenne</i>)	0,005	-
Livadarka (<i>Poa pratensis</i>)	0,0	-
Rudača (<i>Poa trivialis</i>)	0,0	-
Popino prase (<i>Phleum pratense</i>)	0,0	-
Grebenica (<i>Cynosurus cristatus</i>)	0,0	-
Lisičji rep (<i>Alopecurus pratensis</i>)	0,0	-
Ovsik (<i>Bromus mollis</i>)	0,0	-
Ovsenica (<i>Arrhenatherum elatius</i>)	0,0	-

Tabela 5.1. Procenat biljaka otpornih na teške metale u populacijama koje nastanjuju nezatrovana tla (A), kao i prisutnost, odnosno, odsutnost tih vrsta na zatrovanom tlu (B) (prema MACNAIL, 1987)

A. Procenat otpornih biljaka u normalnim populacijama na nezatrovanom tlu;

B. Prisutnost (+) ili odsutnost (-) otpornih vrsta na zatrovanom tlu. Dve otporne vrste prikazane su na gornjim fotografijama.

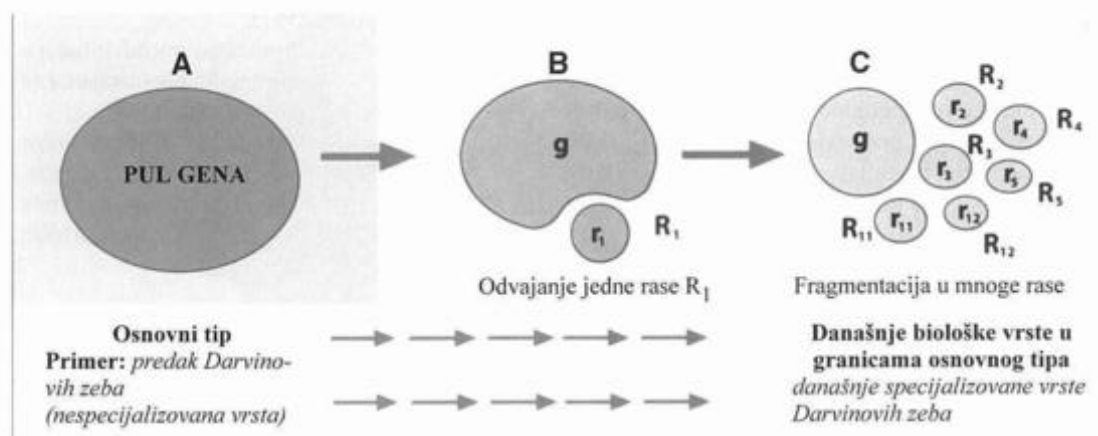


Slika 5.2. Biljke sa rudničkog jalovišta. Najveći broj semena, koje padne na zatrovano tlo jalovišta, ne klija ili ubrzo uginu (krst). Samo neke, već prethodno otporne biljke, mogu dati seme koje će izrasti na zatrovanom tlu. Ovim tipom selekcije u nekim slučajevima nastale su nove biološke vrste.



Slika 5.3. Model nastanka biljaka specijalizovanih za život na zatrovanom tlu. Iz jednog bogatog genskog pula (uporedi sliku 4.4) odabire se samo jedna (ili mali broj) varijanti (selekcija)

Sticanje otpornosti na otrove i sa time povezano drastično smanjenje ukrštanja sa srodnim formama koje rastu na nezagađenom tlu, vodi nastanku populacije koja je ekstremno prilagođena preživljavanju na zatrovanom tlu. Slika 5.3. pokazuje da u okviru velikog broja različitih genetičkih varijanti, koje imaju različito izraženu sposobnost tolerancije otrova, samo jedna varijanta (ili možda samo nekoliko) preživljavaju na zatrovanom tlu. Na normalnim staništima varijetet otporan na otrove ima manju vitalnost, i zato je malobrojan u ukupnoj populaciji (maksimalno 0,16% kod zečje trave, vidi: tabelu 5.1) Na zatrovanom tlu, upravo ovaj varijetet preživljava.



Slika 5.4. Odvajanje manjih populacija jedne za drugom (R_1 , R_2 itd. sa pulovima gena r_1 , r_2 itd. od polazne populacije sa pulom gena g).

A. Polazna populacija;

B. Populacija R_1 koja se odvojila od polazne populacije i postala samostalna rasa, sa pulom gena r_1 ;

C. Dalje fragmentisanje polazne populacije, iz koje su nastale rase R_2 , R_3 i R_4 sa genskim pulovima r_2 , r_3 i r_4 . Rasa R_1 podelila se u dve populacije R_{11} i R_{12} sa genskim pulovima r_{11} i r_{12} . Darvinove zebe (uporedi sliku 4.9) su primer stadijuma C, pri čemu ima 14 različitih vrsta, koje u ukrštanju nisu potpuno izolovane, uporedi II.4.3.

Otpornost na otrove potiče verovatno odatle, zato što je kod ovih biljaka uzimanje mineralnih soli iz tla ograničeno. Ne radi se dakle o evolutivnoj novini, već o fiziološkom ograničenju, koje se u specijalnim okolnostima, na zatrovanom tlu, pokazuje kao prednost (uporedi: III.5.2.5).

Ova, kao i druge slične pojave, pokazuju da se obrazovanje vrsta ne može smatrati početkom evolutivnog napretka u smislu makroevolucije, već je često spojeno sa specijalizovanjem i time sa osiromašanjem genskog pula.

Slika 5.4. šematski ilustruje šta se prilikom ovakvih zbivanja dešava sa populacijom i njenim genskim pulom.

Ako se od populacije A otcepi jedan deo R_1 (slika 5.4), genski pul (r_1) te odvojene populacije R_1 po pravilu sadrži samo deo asortimana alela izvornog genskog pula. Postoji velika verovatnoća da će mala odvojena populacija izgubiti retke alele. U najboljem slučaju odvojena populacija poseduje isti broj različitih alela kao i polazna populacija.

Na osnovu delovanja genetičkog drifta, odvojena populacija može se razviti u novu rasu ili varijetet. Ova tendencija može, kao i kod biljaka sa rudničkih jalovišta, da dovede do nastanka neke nove biološke vrste. Ako se od većinske populacije odvoji i populacija R_2 , njen genski pul r_2 imaće po pravilu drugačiji sastav nego pul gena r_1 . Usled različite mikroevolucije rasa R_2 može toliko da se

udalji od rase R_1 , da one u slučaju ukrštanja često više ne mogu da daju plodne hibride. Pri tome je moguće da preko polazne populacije ostane sačuvan most ukrštanja (uporedi primer *Rana pipiens* u II.3.3).

Odvojena populacija, odnosno rasa ili vrsta R_1 može se ponovo fragmentisati u populacije R_{11} i R_{12} sa pulovima gena r_{11} i r_{12} itd, sa odgovarajućim posledicama sličnim kao kod prvog razdvajanja. Pulovi gena odvojenih populacija u odnosu na polazni genski pul sve više i više osiromašuju, odnosno imaju sve manji broj različitih alela. Usled toga se smanjuje broj mogućih kombinacija alela u odvojenim populacijama u poređenju sa polaznom populacijom. Mogućnosti rekombinacija su time značajno ograničene. To znači da novonastale rase ili vrste poseduju manji potencijal varijabilnosti (jer on zavisi od broja različitih alela i njihovih mogućih kombinacija). Iz toga opet sledi, da se na izmenjene uslove životne sredine može reagovati manjom fleksibilnošću u odnosu na polaznu populaciju: prilagodljivost je smanjena. (Ona se tokom vremena, kroz procese formiranja novih varijeteta, rasa i bioloških vrsta iscrpljuje; komentar prevodioca.) Rase sa osiromašenim genskim pulovima slabije su dorasle promenama uslova životne sredine nego polazna vrsta bogata različitim alelima. Zato su vrste sa osiromašenim sadržajem gena podložnije izumiranju.

Holandski zoolog DUYVENE DE WIT je odlično opisao ove procese (cit. u KAHLE 1984, str. 87; slika 5.6):

»Ako neka rubna populacija krči put za novi životni prostor, ona ne može poneti sve alele svoje ishodišne populacije, već samo deo toga. Svaka nova rasa ili vrsta, koja proizilazi iz neke ranije, poseduje dakle siromašniji genski pul.«

Iz toga sledi da je gubitak dela sadržaja informacija genskog pula cena koju mora da plati svaka ra-



Slika 5.5. Veza između stepena prilagodljivosti (adaptabilnosti) i varijabilnosti:

Sukcesivna (jedna za drugom) odvajanja od prvobitne populacije.

Osiromašenje genskog pula.

Smanjenje varijabilnosti

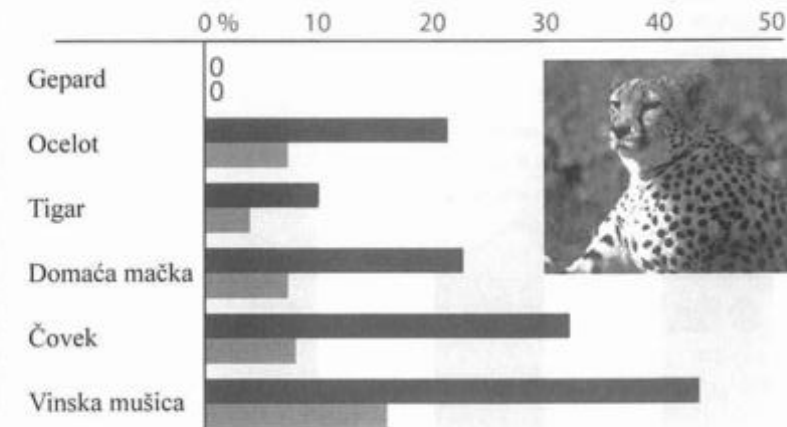
Smanjena prilagodljivost na promene životne sredine.

Povećana opasnost od izumiranja

Slika 5.6. Česta veza između sukcesivnih razdvajanja populacija i opasnosti od izumiranja.

sa ili vrsta za pravo da se pojavi na licu Zemlje. Ako se proces obrazovanja vrste sukcesivno ponavlja, kao krajnji produkt nastaju vrste čiji su genski pulovi toliko osiromašeni, da već i neznatne promene uslova u životnoj sredini mogu biti dovoljne da prouzrokuju izumiranje. Stalna prilagođavanja pro-

Slika 5.7. Relativno nepostojeća varijabilnost kod geparda u poređenju sa drugim mačkama, čovekom i vinskom mušicom. Gornji horizontalni stubac kod svake vrste navedene u dijagramu, pokazuje prosečnu heterozigotnost, odnosno u kome procentu od ukupnog broja svojih gena neka životinja ima više od jednog alela; donji stubac pokazuje učestalost polimorfničnih gena (gena sa dva ili više alela) u procentima. (Prema O'BRIEN et al. 1986)





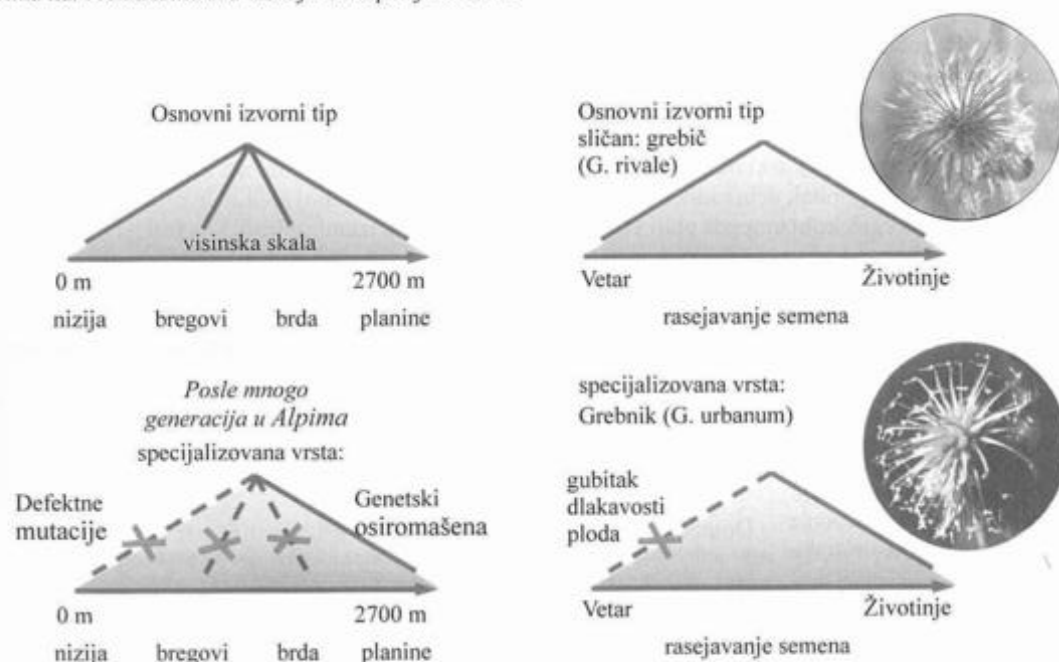
Slika 5.8. Bikaliks-mutantna klarkija sa duplim krugom čašičnih listića na uštrb kruničnih listića (latice) Leslie D. GOTTLIEB)

menama u okolini na kraju dovode populaciju do stanja minimalnog genetičkog sadržaja. To se prilikom prve sledeće promene uslova u životnoj sredini završava izumiranjem. Uzrok tragične sudbine ekstremno prilagođenih, specijalizovanih vrsta ili rasa je zapravo genetička smrt.

Novonastale rase delovanjem prirodne selekcije mogu biti bolje prilagođene svojoj specijalnoj oko-

Slika 5.9. Levo: potencijal promenljivosti unutar osnovnih tipova (gore), na primeru vertikalne rasprostranjenosti i ograničenog potencijala promenljivosti kod alpskih biljaka (dole).

Desno: primer za ovaj model daju vrste iz roda zečja stopa (*Geum*). Grebič (*Geum rivale*), desno gore, poseduje plodove koji se mogu rasprostraniti na različite načine: putem vetra (zbog dlakavosti), preko životinja (uz pomoć kukica kojima se hvata za životinjsko krzno) i putem vodenog toka zahvaljujući sposobnosti plutanja na vodi. U skladu sa time postoji i široka rasprostranjenost ove vrste, od nizija pa do preko 2000 m visine na planinskim livadama. Nasuprot ovoj vrsti, kod vrste Grebnik (*Geum urbanum*) kukičasti plod ima malo dlačica što dozvoljava rasprostranjivanje samo pomoću životinja. Zbog toga je ova vrsta rasprostranjena samo u nižim predelima, rubovima šuma, u vrhovima itd. Prema tome ova vrsta je više specijalizovana.



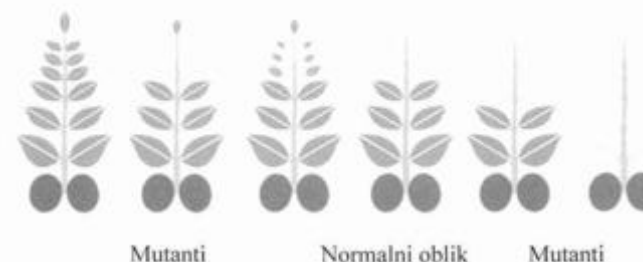
kih i lovačkih sposobnosti, ugrožen i u opasnosti je od izumiranja. Simptomi izumiranja su izražena podložnost bolestima i veliki deo spermatozoida sa anomalijama. Značajno je takođe, da je gepard posle lova često toliko slab, da nije u stanju da svoj ulov odbrani od konkurenata (lavova, leoparda, hijena). Obimna istraživanja otkrila su najverovatniji razlog za ugroženost geparda: populacija geparda skoro da ne pokazuje varijabilnost, odnosno jedan gepard je skoro identičan sa drugim (slika 5.7). Mala varijabilnost ukazuje na genetičku uniformnost. Upravo to je potvrđeno upoređivanjem krvnih grupa i putem imunoloških ispitivanja. Opasnost od izumiranja kod geparda, koji je izgubio veliki deo svog prvobitnog areala, očigledno proishodi iz genetičke uniformnosti, koja je povezana sa nesposobnošću prilagođavanja.

Kako je gepard izgubio svoju genetičku varijabilnost? Najverljivija hipoteza polazi od toga, da je ukupna populacija u svojoj istoriji više puta bila ekstremno smanjena («efekat uskog grla»). Usled toga geni su izgubili mnogo alela. Mala populacija, koja je po svemu sudeći jedva izbegla izumiranje, bila je primorana da se pari u srodstvu i tako je došlo do genetičke uniformnosti. O mogućim uzrocima genetičke uniformnosti geparda, za sada se može samo spekulirati, jer nisu naučno utvrđeni.

I kod raznih gajenih vrsta zapaža se isti fenomen koji je uočen kod geparda. Time se teorijske pretpostavke potvrđuju: ekstremno prilagođavanje povezano je sa ekstremnim osiromašenjem genskog pula i veoma ograničenom sposobnošću preživljavanja (bliže u III.5.4.2).

Šta ovi primeri govore o problemu makroevolucije? Mehanizam izolacije je potreban uslov za nastanak vrste, ali nije dovoljan uzrok za makroevoluciju. Usled izolacije postojeći genetički potencijali (genski pulovi) sami se dele. Time se na nivou genoma ništa suštinski ne menja. Nastajanje novih bioloških vrsta je mikroevolutivni proces.

Slika 5.10. Mutanti lista graška. Listovi normalnog oblika sastoje se iz tri para perastih listova, izdanka (loze) i palista (nacrtano tamnozele-no). Mutanti pokazuju veći ili manji broj perastih listića, u ekstremnim slučajevima poseduju samo peraste listiće ili samo izdanke (loze) (prema GOTTSCHALK 1994)



U IV 7. je pokazano da ni slučajne promene učestalosti alela u populaciji (genetički drift) ni duplikacije gena (vidi: IV. 7.1) nisu dovoljni za stvaranje novih struktura, odnosno gena (makroevolucija).

5.1.3. Brzina obrazovanja vrste

Mnogi argumenti govore u prilog tome da je brzina obrazovanja vrste obrnuto proporcionalna veličini izolovane populacije (što je manja populacija to je brzina specijacije veća, komentar prevodioca). Genski pul neke male populacije najlakše može da pretrpi trajne promene. Tvrdnja o ovoj povezanosti zasnovana je na mnogobrojnim posmatranjima. U vezi sa tim podsećamo na primer biljaka sa rudničkih jalovišta (III 5.1.1). Nastanak novih bioloških vrsta na staništu zagađenom teškim metalima, očigledno se dogodilo u toku malog broja generacija. Ovde je zbog drastično promenjene životne sredine, veliki deo populacije postao žrtva prirodne selekcije. Drugi primeri specijacije pokazuju da su nove vrste u malim rubnim populacijama često proizvod hromozomalnih rearanžmana. Posledica toga je ograničena plodnost, pa čak i potpuna sterilnost prilikom hibridizacije sa pripadnicima ishodišne populacije, usled nejednake segregacije hromozoma u mejozi.

Sledeći primer pokazuje da i morfološke promene u najkraćem vremenu mogu dovesti do novih bioloških vrsta: kod klarkije je posmatran *bicalyx* (bikaliks) mutant bez krunice, kod koga su cvetovi (latice) preobraženi u tvorevine slične čašičnim listićima (slika 5.8; radi se o takozvanoj homeotičkoj mutaciji). Ovaj mutant je stabilan i redovno se pojavljuje u prirodi. U okviru ovog osnovnog tipa ustanovljene su i druge mutacije koje jasno smanjuju plodnost hibrida nastalih povratnim ukrštanjem između mutanata i roditelja – korak ka razdvajanju vrsta. U kombinaciji sa *bicalyx*-mutantom to bi lako moglo dovesti do nove biološke vrste, koja bi se po spoljašnjem izgledu jasno razlikovala od roditeljske vrste.

Diverzifikacija različitim ograničenjima potencijala modifikacije

Ovaj model specijacije, na koji se malo obraća pažnja, takođe ukazuje na mogućnost brzog obrazovanja nove vrste. Polazi se od pretpostavke da su polazni oblici današnjih bioloških vrsta posedovali relativno veliki potencijal promenljivosti (sposobnost prilagođavanja promenama u životnoj sredini). Ovaj potencijal je vremenom ograničen, zbog štetnih mutacija i zbog efekta osnivača (slika 5.9). Sužavanjem prvobitnog potencijala promenljivosti nastaju specijalizovane biološke vrste. Preci su imali sposobnost naseljavanja širokog spektra mogućih staništa (Eurioekie), dok potomačke vrste mogu nastanjivati samo relativno specijalna staništa (Stenoekie). Ova postavka, koju je razvio Lening (LOENNIG; 1993), zanimljiva je pre svega u okviru koncepta osnovnog tipa. Kako se u ovom slučaju obrazovanje vrste zasniva na gubicima naslednog potencijala, a ne na razvoju novih svojstava, to se može dogoditi u kratkom vremenu. (Drugim rečima, za evoluciju u okviru osnovnih tipova dovoljni su vekovi, a ne milioni godina, komentar prevodioca.)

5.1.4. Zaključci

1. Prema modelu makroevolucije, razdvajanje vrsta je prvi korak ka pretpostavljenom evolutivnom

Slika 5.11. Vinska mušica (*Drosophila*), velika 2-3 mm: divlji tip (normalni oblik, gore), kao i tri mutanta sa defektnim krilima. Sredina »vestigial« sa zakrčljivim krilima i »upturned« sa krilima povijenim nagore. Dole: takođe za letenje nesposoban četvorokrili mutant »tetraaptera«. Skoro sve poznate mutacije kod *Drosophila* su štetne. (Prema DEMEREC & KAUFMANN 1978. i LINDSLEY & GRELL 1972)



Slika 5.12. Mutanti papagaja (tigrice): kod levog primerka je došlo do mutacijom izazvanog, gubitka sinteze žutog pigmenta, kod desnog papagaja nedostaje plavi pigment. U sredini: normalan oblik (Vestfalski prirodjački muzej Minster)

Slika 5.13. Albinosi (ovde jež), nastaju usled gubitka sposobnosti za sintezu određenog pigmenta. Albino mutanti su široko rasprostranjeni u biljnom i životinjskom svetu. Ova pojava se sreće i kod ljudi. (Vestfalski prirodjački muzej Minster).



Slika 5.14. Mutant velebij (Paris quadrifolia) ima po pet listova, pet čašičnih listića i pet latica, kao i deset muških cvetova sa petodelnim plodnikom (dole). Nemutirani, normalni, oblik (gore) ima četiri lista (i na osnovu toga ukupno osam muških cvetova). Potrebno je zapaziti da mutacija nije dovela do pojave nove strukture, već samo do dupliranja već postojećih elemenata.



napretku. Međutim, mogu se dokazati samo mikroevolutivni procesi.

2. Empirijski nalazi ukazuju na to, da razdvajanje vrsta dovodi do genetičkog osiromašavanja, do specijalizovanja i čorsokaka u razvoju i ne predstavljaju početak zamašnih preinačivanja (VII.17.3).

3. Faktori evolucije: izolacija i genetički drift, ne doprinose novom saznanju u vezi sa pitanjem makroevolucije.

Napred je postavljeno pitanje: Da li mutacije mogu neutralisati ili prevazići proces genetičkog osiromašavanja usled fragmentacije prvobitne populacije? Ovom pitanju je posvećen sledeći deo.

5.2. Mutacije

U II.4.2. pregledno su predstavljeni najvažniji, empirijski dokazani, faktori evolucije. Na osnovu Slike 4.4. jasno je da su među tim faktorima, mutacije jedini izvor naslednih promena u smislu nečeg genetički novog. Rekombinacijama se istina postojeće novo kombinuje, ali njima se ne proizvode novi geni ili aleli; prirodnom selekcijom iz postojećeg bira se ono što odgovara životnim uslovima; transferom gena postojeći nasledni materijal organizma strane vrste prenosi se u drugu vrstu. I genetički drift i procesi izolacije sami za sebe ne prouzrokuju nastajanje novih struktura ili gena. Domet evolutivnih promena zavisi pre svega od vrste mogućih mutacija. U ovom delu biće raspravljano o dva pitanja:



Slika 5.15 Ruža sa zelenim cvetovima, primer nestajanja razlike: razlike između latica i čašičnih listova su delimično nestale. Obrnuti proces (nastajanje različitih struktura od prethodno istih) do sada nije nigde viđen.



Tabela 5.2. Primeri mutacija:

Primeri mutacija a) u životinjskom carstvu:

- *Drosophila*: promene krila (povijena nagore, patrljci krila; slika 5.11),
- Otpornost na ekstremne temperature (belooki varijetet)
- povećana plodnost,
- promenjena boja tela ili očiju
- promenjen položaj čekinja homeotički mutanti: mutanti sa njihalicama umesto krila ili obrnuto (slika 5.11 dole); mutanti sa nogama umesto antena ili obrnuto itd.
- albinomutanti (slika 5.13, 5.16),
- kratkonoge ovce,
- šareno krzno kod zlatnog hrčka,
- mutanti boje kod papagaja (slika 5.12),
- otpornost insekata na otrov-DDT,
- gubitak spoljnjih delova oka kod pečinskih riba (Astyanaks),

b) u biljnom carstvu:

- crvenolisne forme kod drveća i žbunja,
- forme sa razdeljenim listovima,
- vitičaste forme (slika 5.41),

- skraćeni muški cvetovi kod žalfije,
- promenjene boje cveta,
- mutanti ječma sa 8-10% više prinosa,
- lišće graška (*Pisum*) bez zaperaka (loze) odnosno bez delova za penjanje (slika 5.10),
- laticice cvetova preinačene u čašične listove (sl. 5.15 i 17),
- radijalno simetrični (umesto bilateralno simetrični) cvetovi kod zevalice (*Antirrhinum*).

c) kod bakterija:

- otpornost na antibiotike (→IV.7.2),
- metabolički mutanti (potrebno im je više materija za rast nego divljim sojevima),
- mutanti pigmentata,
- gubitak sposobnosti svetljenja kod svetlećih bakterija (*Photobacterium*).

d) kod čoveka:

- nasledne bolesti (npr. trizomija 21 hromozoma, anemija srpastih ćelija, daltonizam, fenilketonurija, patuljasti rast, anomalni broj prstiju)

Slika 5.16. Albino orhideja pored biljke sa normalnim cvetovima.

Slika 5.17. Dvostruki i trostruki mutanti cveta uročnjak (*Arabidopsis thaliana*).

A Cvet se sastoji samo od čašičnih listova, drugi delovi cveta su odgovarajuće preinačeni (gubitak razlika);

B Cvet sa lisnatim laticama i intermedijalnim umetanjem između latica i prašnika,

C Cvet se sastoji samo od plodnika (tučka),

D Svi delovi cveta su preinačeni u nešto poput lišća (potpuni nestanak razlika). (Iz COEN & MEYEROWITZ 1991, preuzeto uz odobrenje iz *Nature* 353, 1991. Macmillan Magazines Limited).

• Kakva se saznanja mogu dobiti na osnovu empirijskih rezultata istraživanja mutacija?

• Da li je sabiranjem mnogih mutacija moguće makroevolutivni korak?

Odgovor na drugo pitanje postoji u zajedničkom pregledu sa drugim faktorima evolucije, uzimajući u obzir i saznanja o molekularnim procesima evolucije (IV.7).

5.2.1. Spontane i veštački prouzrokovane mutacije

Do mutacija dolazi spontano (odnosno bez vidljivog razloga) u prirodi. Osim toga, one mogu biti i veštački izazvane (indukovane): hemijskim agensima, zračenjem kao i toplotom i hladnoćom.

Kao odgovor na prvo od postavljenih pitanja tvrdimo sledeće:

Mutacije pripadaju – koliko je to empirijski moguće utvrditi – domenu mikroevolucije.

Ovu tvrdnju obrazlažemo i ilustrujemo pre svega na osnovu niza mutacija (tabela 5.2; slika 5.10-17). Čak i ako se posmatranjem ograničimo samo na vinske mušice (*Drosophila*), »domaću životinju« za istraživače mutacija, poznat je ogroman broj mutacija (slika 5.11). Lista prikazanih primera, u najboljem slučaju, može da predstavlja reprezentativni uzorak od sada nađenih tipova mutacija, a ne može da polaže pravo na celovitost prikaza.

Na ovom mestu potrebno je pomenuti i mutacije promene prouzrokovane dejstvom čoveka sa određenim ciljem (indukovanje mutacija). Međutim, o saznanjima dobijenim iz ovih istraživanja biće govora u III.5.4.2.

Primeri u tabeli 5.2. (vidi i tabelu 5.4. u III.5.4.2) bez izuzetka pokazuju da putem mutacija dolazi samo do promena već postojećih struktura. To važi i za selektivno pozitivne mutacije (III.5.2.5). »Promena« može značiti:

• Povećanje količine nekog sastojka (npr. količina šećera u šećernoj repi, količina pigmenta kod cvetova);

• Deformacija (na primer, mutanti krila kod *Drosophila*);

• Povećanje nekog organa (na primer, cveta ili ploda);

• Promena broja delova tela (na primer dodatna rebra kod svinja).

Čak i ekstremni slučajevi mutacija, kao na primer četvorokrlna forma vinske mušice (*Tetraptera*-mutant; slika 5.11), pripada već pomenutom principu promene već postojeće strukture, u ovom slučaju dupli »par krila« (ovaj mutant je nesposoban za let, jer mu nedostaju njihalice; organ za održavanje ravnoteže kod muva i komaraca, komentar prevodioca). Mnogo puta (kao u ovom primeru) uzroci promene leže u mutaciji regulatornog gena. Tada se kao rezultat mutacije razvija atipična morfološka struktura. Pri tome se pojam »atipična struktura« ne sme zameniti pojmom »nova struktura«. O pravom evolutivnom stvaranju novog (makroevolucija) može se govoriti samo ako nastaju sasvim novi »delovi«. Međutim, to se ne dešava ni kod jedne među desetinama hiljada do sada posmatranih mutacija.

Mutacije koje izazivaju krupne defekte ne moramo uzeti u razmatranje, jer takve promene ne ulaze trajno u genski pul neke vrste; nosioci takvih mutacija se po pravilu vrlo brzo eliminišu iz populacije, jer su nesposobni za opstanak (ako to možemo nazvati prirodnom selekcijom; komentar prevodioca).

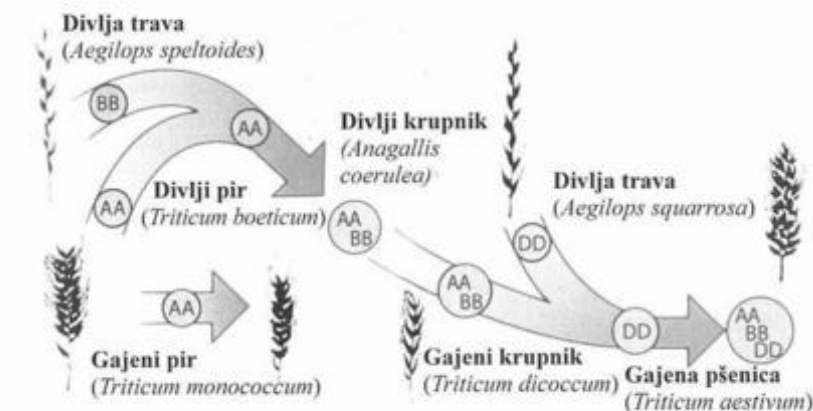
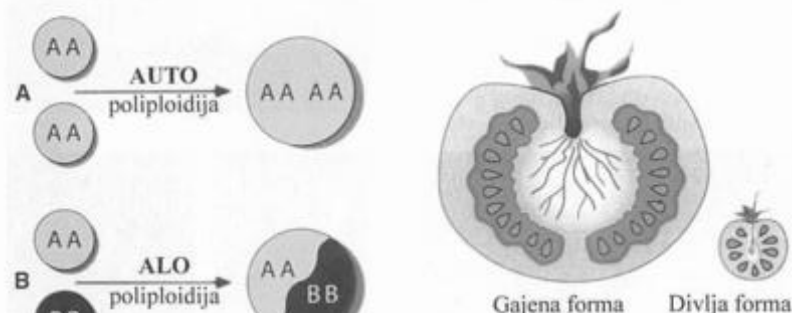
5.2.2. Pojava poliploidije

Poliploidija je duplikacija, (ponekad višestruka), kompletne haploidne garniture hromozoma (genoma). Kad imamo tri, četiri, pet, šest ili osam puta umnoženu garnituru hromozoma, govorimo o triploidiji, tetraploidiji, pentaploidiji, heksaploidiji, oktoploidiji itd. Poliploidija je zajednički termin

Slika 5.18. Auto- (A) i alopoliploidija (B).

A Genomi dve jedinke iste vrste;
B Genomi dve jedinke različitih vrsta.

Slika 5.19. Džinovski rast kod paradajza (prema OSCHÉ 1972)



Slika 5.20. Pretpostavljeno poreklo gajene pšenice. Dogodilo se dvostruko ukrštanje vrsta ($AA+BB \rightarrow AB$; $AABB+DD \rightarrow AABBDD$). A, B i D označavaju haploidne garniture hromozoma predačkih vrsta. Sporno je da li je divlja trava *Aegilops speltoides* donor B-genoma. (prema DIEHL 1980)

kojim su obuhvaćeni svi umnošci genoma veći od dvostrukog (jer je diploidno stanje normalno u somatskim ćelijama svih organizama koji se polno razmnožavaju; komentar prevodioca). U životinjskom carstvu po pravilu imamo diploidiju (dvostruka garnitura hromozoma), ali ni haploidija (jedna garnitura hromozoma) nije retka. U biljnom carstvu, međutim, poliploidija je česta, naročito kod gajenih biljaka. Na primer, postoje tetra-, hekso- i oktoploidne sorte jagoda. Kod trešnje postoje forme do 16 stepena ploidije, kod nekih vrsta su čak utvrđeni stepeni ploidije od 64 i više.

Pretpostavlja se da su ove forme nastale poliploidizacijom u prirodi. Nastanak poliploidije je moguće eksperimentalno izazvati tretmanom biljke kolhicinom. (Kolhicin je otrov protiv mrazovca).

Razlikujemo **autopoliploidiju** i **alopoliploidiju** (slika 5.18). Autopoliploidija (skraćeno: autopoliploidija) je pojava umnožavanja hromozoma iste vrste. Ako na primer jedna diploidna biljka ima parove hromozoma AA, onda autotetraploidna ima AAAA.

Između stepena ploidije sa jedne strane i zapremine ćelijskog jedra i celih organa, odnosno organizma sa druge strane, često postoji povezanost: što je veći stepen ploidije, to je veća zapremina jedra, zapremina ćelija i organa, na primer plod, list ili latic. Tu se nalazi objašnjenje za džinovski rast i povećanje organa (na primer, povećanje ploda kod uzgajane jagode u odnosu na šumsku jagodu; v. tabelu 5.4; slika 5.19. i 5.21).

Alopoliploidija je slučaj umnožavanja garniture hromozoma različitih vrsta, međusobno spojeni ukrštanjem. Bastard između jedne vrste sa garniturom hromozoma AA i druge sa garniturom BB poseduje garnituru AB. Međutim, bastardi su najčešće sterilni. Poliploidiziranjem uz pomoć kolhicina može se međutim proizvesti plodni alotetraploidni bastard AABB.



Slika 5.21. Divlja i gajena jagoda. Veliko povećanje plodova kod gajenog oblika najčešće ide na uštrb ukusa.

Najpoznatiji primer za aloploidnu biljku je heksaploidno kultivisana semenska pšenica (*Triticum aestivum*). Njen verovatni nastanak u prirodi mogao bi se u suštini eksperimentalno ponoviti. Pojednostavljeno prikazano put nastanka tekao je na sledeći način (slika 5.20):

Ukrštanje (*Triticum monococcum*) (AA) sa nekim nepoznatim donatorom B haplotipa (divlja trava *Aegilops speltoides*). Nakon toga je poliploidijom nastala tetraploidna žitarica krupnik (*Triticum dicoccoides*: AABB). Ukrštanje krupnika sa (*Aegilops squarrosa*) (DD) dalo je semensko žito (AABBDD).

Dalji primeri su američki uzgajani pamuk (aloploidni hibrid između američke i azijske divlje forme), uzgajani duvan i (*Raphanobrassica*), alotetraploidni hibrid, nastao ukrštanjem predstavnika različitih rodova: rotkvice (*Raphanus*) i vrste kupusa (*Brassica*).

Poliploidija i evolucija

Autopoliploidne biljke, sa svojim diploidnim polaznim oblicima, ne mogu se fertilno ukrštati, jer kod

bastarda postoje smetnje u mejozi. Time su poliploidi genetički izolovani od svojih polaznih formi. Prema tome kod poliploidije prema biološkoj definiciji vrste (vidi: II.3.3) nastaju nove biološke vrste.

Međutim, ovo obrazovanje vrsta nije povezano sa nastankom novog genetičkog materijala. Štaviše, namisice se sabira postojeći genetički materijal raznih vrsta. Vrste nastale tom prilikom poseduju u odnosu na izvorne vrste često promenjena svojstva i obeležja, ali ne principijelno nove organe. Tako obrazovanje vrsta putem poliploidije nalazi se u domenu mikroevolucije. O »evoluciji uzgajane pšenice« (slika 5.20) može biti govora samo u smislu mikroevolucije.

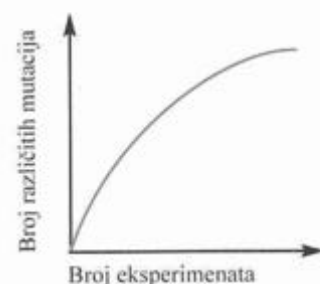
5.2.3. Mikroevolucija + vreme = makroevolucija?

Dolazimo do drugog pitanja postavljenog na početku ovog odeljka: *Da li sabiranjem mnogih mikroevolutivnih promena dolazi do makroevolucije* (slika 5.22)? Do sada razmatrani rezultati proistekli iz istraživanja mutacija u najmanju ruku ukazuju da je negativan odgovor verovatniji od pozitivnog. Ovo naročito jasno pokazuju istraživanja sprovedena na vinskoj mušci *Drosophila*, jer se zasnivaju na eksperimentima sa preko hiljadu generacija i milionima jedinki. Svi mutanti *Drosophila* su i dalje mušice, koje pripadaju odgovarajućoj vrsti *Drosophila*; pojavljuju se promene samo postojećih organa ili obeležja. Mutacioni događaji ostaju u području mikroevolucije, ovde čak i u okviru granica vrste. Indukovano dobijene mutante ne bismo smeli da poistovetimo sa novim sestrinskim vrstama, jer se kod sestrinskih vrsta ne zapažaju morfološke razlike koje su često očigledne kod mutanata. Sestrinske vrste su samo reproduktivno izolovane, odnosno ne stvaraju hibride, vidi slike 3.3. u II.3.3.

Genetičar Gotšalk (W. GOTTSCHALK) je rezultate svojih istraživanja formulisao na sledeći način: »Nove vrste ne mogu se proizvesti eksperimentalno ni putem postepene akumulacije genskih muta-



Slika 5.22. Sabiranje mnogih koraka mikroevolucije i makroevolucije: Da li usled sabiranja mnogih mikroevolutivnih koraka dolazi do makroevolucije?



Slika 5.23. Sa povećanjem broja mutacionih eksperimenata drastično opada broj različitih novih mutacija. (Drugi rečima, kroz eksperimente moguće je iscrpiti potencijal mutacionih promena. S obzirom da pri tome ne nastaju novi taksoni, očigledno je da oni ni u prirodi nisu nastali putem mutacija; komentar prevodioca)

cija ni putem indukcije pojedinih progresivnih mutacija.« (1994, S. 309) REMANE, STORCH i WELSCH pišu u delu *Evolucija* (1980, S. 175):

»Poznajemo ... mnoge slučajeve mutacija koje ukidaju diferencijaciju, na primer grašak sa listovima bez vitica; cvetovi, čija je čašica preinačena u drugi krug latica, (uklonjena je razlika između krunice i čašice) ... Ali ne poznajemo mutacije koje bi dovele do diferencijacije.« Tvrdnja koju su ovi istraživači izrekli, i dalje stoji.

Međutim, da bi mogla da nastupi makroevolucija, bile bi potrebne upravo mutacije koje bi izazvale diferencijaciju tkiva u neko novo i drugačije tkivo. (slika 5.17. prikazuje obrnut slučaj, dediferencijaciju). Ako se dakle usled mutacija menjaju uvek

Mutanti	Obeležje	pojavi se ponovo	Broj genskih lokusa
Erectoides	gusto klasje	205 puta	26
Praematurum	rano sazrevanje	110 puta	9
Eceriferum	patuljasta	1527 puta	76
Breviaristatum	kratko osje	140 puta	17
Exrubrum	bez antocijanina	61 put	18
Macrolepis	pleva ljuske izmenjena	40 puta	1
Hexastichon	(šestoredna) ili intermedijalna	144 puta	11
Powdery mildew	otporno na rosu brašna	77 puta	8

Tabela 5.3. Primeri ponavljanja određenih tipova mutacija kod ječma praćeni su u Švedskoj, u razdoblju od 50 godina. U stupcu »broj genskih lokusa« naveden je broj različitih genskih mesta sa istim mutacionim efektom (iz LONNIG 1995, prema LUNDQUIST).

samo već postojeće strukture, onda je u najmanju ruku neizvesno da li sabiranje mnogih mutacija može prouzrokovati nastanak evolutivno nove strukture.

U IV.7. ovo pitanje opet je razmatrano na osnovu podataka molekularne genetike. Tamo se razmatra i pitanje da li je ranije možda bilo više mutacija.

5.2.4. Pravilo povratne varijacije

Već decenijama je na različitim organizmima uvek iznova zapažano, da se spektar različitih mutanata nakon višekratno ponovljenih, veštački izazvanih mutacija samo još neznatno povećava, odnosno uvek iznova dolazi do već viđenih mutacija (uporedi: tabelu 5.3). Genetičar Gotšalk je tim povodom napisao (1994, s. 180): »Što je veći asortiman mutanata, to je teže da se proširi putem novih tipova mutacija. Pri tome nastaju prevashodno mutanti koji su već dobijeni.« Odgajivači su ustanovili, da veštački izazvanim mutacijama (uz pomoć vazduha ili hemikalija) nastaju uglavnom ista obeležja i svojstva, koja nastaju i posle spontanijih mutacija. Broj novih tipova mutacija tokom daljih eksperimenata se smanjuje. Zato je uzgajanje mutanata u međuvremenu izgubilo značaj. Lonig (LONNIG) (1993; 1995) je definisao fenomen čestog recidiva već viđenih mutacija kao »Pravilo povratne varijacije«. I kod ljudi je poznat ovaj fenomen; do sada je opisano preko 5000 povratno nastalih naslednih odstupanja.

Kao uzrok i objašnjenje za pravilo povratne varijacije, LONNIG (1995, s. 154) pretpostavlja da »postoji ograničeni broj gena koji mogu da mutiraju, a da pri tome organizam bude sposoban za život, mada je i tada u većini slučajeva oštećen«.

Pravilnost pojave mutacija ukazuje na dat, istina bogat, ali konačno ograničen potencijal varijacija živih bića. Prema svim dosadašnjim podacima možemo zaključiti da se spektar mutacija kreće u okviru osnovnih tipova.

5.2.5. Pozitivne mutacije

Evolutivnom napretku mogu doprineti samo mutacije koje svom nosiocu neposredno ili posredno pružaju neku prednost. Mutacije su uglavnom štetne, ali one brzo nestaju iz populacije. Tako se profiliraju i dolaze do izražaja retke povoljne mutacije (za teoriju neutralne evolucije uporedi IV.7.1.3). Kakav doprinos razumevanju evolucije pružaju pozitivne mutacije?

Insekti na ostrvima nesposobni za let

Na nekim ostrvima, koja su izložena jakim vetrovima, žive insekti čija su krila zakržljala ili koji su

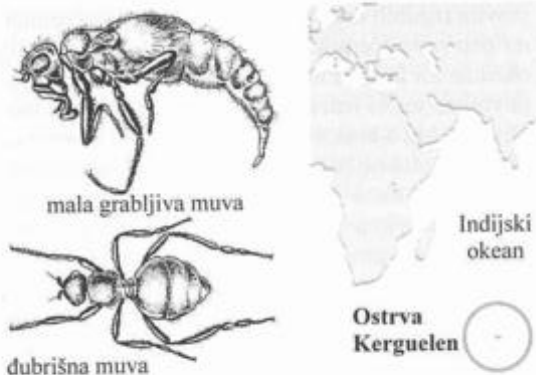
sasvim izgubili krila (slika 5.23). Tako je na primer, na ostrvima Kerguelen u južnom delu Indijskog okeana. Za insekte koji tamo žive, ova promena je povoljna, jer bi usled dejstva snažnih vetrova mogli u letu biti odneseni daleko na otvoreno more. Ako se smer vetra ne bi menjao, vlastitom snagom više ne bi mogli da se vrate i uginuli bi. Za insekte je u takvim uslovima bolje da se uopšte ne mogu podići u vazdušni prostor. Pošto na ostrvima obično živi manje neprijatelja nego na kopnu, gubitak pokretljivosti je prihvatljiv; to se na kraju vidi i po tome, što su ovi insekti preživeli. Sveukupno gledano, gubitak krila je za ostrvske vrste insekata povoljan. Međutim, time nije dobijeno ništa čime bi se mogla razumeti makroevolucija, jer se ova povoljnost zasniva na gubitku organa, a ne na progresivnom razvoju novog organa. Osim toga, gubitak sposobnosti letenja povoljan je za preživljavanje samo na specifičnim staništima; u normalnim uslovima je štetan. Slični beskrilni mutanti su u kontinentalnim oblastima redovno eliminisani prirodnom selekcijom.

Slepe pećinske ribe

U nekim pećinama otkrivene su blede (bez pigmentata), slepe ribe iz porodice pastrmki. Spolja im se ne mogu razaznati delovi oka (slika 5.24); u unutrašnjosti glave i dalje postoje zakržljali delovi oka. Genetičkim eksperimentima kod ovih riba ustanovljen je niz mutacija sa gubitkom funkcije, koje su se »nakupile«, dok ribe na kraju nisu potpuno oslepele. Međutim, to za ove životinje, u njihovoj specifičnoj životnoj sredini, nije važno. U pećinama i onako ne bi mogle da vide. Gubitak vida je i u ovom slučaju povoljno svojstvo, inače ribe bez očiju ne bi opstale. U susednim osvetljenim vodama žive njihovi srodnici koji normalno vide i sa kojima se mogu plodno ukrštati. Ove ih međutim ne poti-



Sl. 5.24. Slepa pećinska pastrmka *Astyanax* živi u mračnim pećinama.



Sl. 5.25. Dva primera insekata nesposobnih za let koje nalazimo na vetrovitim ostrvima (na primer ostrva Kerguelen u Južnom polarnom moru). (Prema BAYRHUBER & KULL 1995)

skuju, jer ne zalaze na njihovo mračno stanište. Prednost gubitka spoljnih delova oka verovatno je u uštedi materijala i energije potrebnih za izgradnju očiju, a isključena je i opasnost od zapaljenja ili parazitskog oboljenja očiju. U svakom slučaju i na ovom primeru je očigledno sledeće: Povoljnost promene zasnovana je na nekom gubitku. Takve »pozitivne« mutacije ne objašnjavaju makroevoluciju.

Ovi primeri jasno pokazuju, da pitanje relevantno za dokazivanje makroevolucije nije pitanje da li postoje povoljne mutacije, već pitanje da li nastaje kvalitativno novi nasledni materijal i nove strukture. Da li je neka mutacija povoljna, zavisi od uslova u životnoj sredini. Slična je situacija i kod otpornosti insekata na otrove ili sposobnosti bakterija da rastu na hranljivoj podlozi koja sadrži antibiotike (vidi: IV.7.2). Otrav koji je u normalnom slučaju smrtonosan rezistentnim formama ne može naškoditi. Otporni sojevi najčešće imaju neku metaboličku mutaciju koja blokira put dejstva otrova. Često takvi mutanti plaćaju danak otpornosti na agense, jer im je metabolizam izmenjen i preživljavaju samo pod posebnim uslovima.

5.2.6. Zaključci

1. Empirijski rezultati istraživanja mutacija ne ukazuju na makroevoluciju. Do sada poznate činjenice o mutacijama dozvoljavaju zaključak da se one događaju u uskom opsegu, izazivajući promene organizama u domenu mikroevolucije. Makroevoluciju nije moguće objasniti dejstvom do sada poznatih mutacija.

2. U gajenju biljaka javlja se fenomen »povratne varijacije«, tj. ponovnog nezavisnog pojavljivanja istih mutanata. To govori da mutacije izazivaju principijelno ograničenu promenljivost živih bića.

3. Povoljne mutacije moraju se istražiti na njihovim genetičkim osnovama, da bi se mogla utvrditi snaga argumenata u prilog makroevolutivnim promenama. Poznati primeri povoljnih mutacija samo su relativno povoljni: prednost važi samo u specifičnim okolnostima, ne svuda, i često se zasniva na gubitku strukture ili funkcije.

5.3. Rekombinacije

Važnu ulogu u procesima mikroevolucije igraju **rekombinacije**. Taj pojam označava novo kombinovanje, mešanje naslednih osobina tokom seksualnog razmnožavanja. Takva mešanja se dešavaju:

- za vreme mejoze, tzv. *Crossing-over* između homolognih hromozoma (intra-hromozomalna rekombinacija),

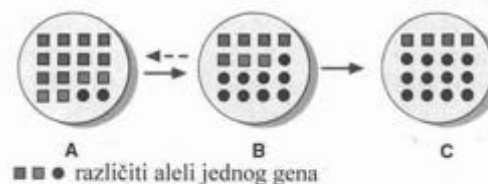
• očevi i majčini hromozomi takođe se u vreme mejoze različito razdele prilikom formiranja polnih ćelija (interhromozomalna rekombinacija).

- slobodno kombinovanje polnih ćelija pri spanju u zigot.

Usled rekombinacija ne nastaju novi aleli, osim kod *Crossing-overa* u okviru gena. Ono što se dobija rekombinacijama je skoro neograničeni broj novih kombinacija postojećih alela, iako nema novih mutacija. Zahvaljujući rekombinacijama i u populaciji u kojoj nema novih mutacija, tokom mnogih generacija nastajale bi nove kombinacije već postojećih alela, čiji bi nosioci uvek iznova morali da se potvrđuju u svojoj životnoj sredini. Ovaj faktor prouzrokuje enormnu genetičku fleksibilnost i tako dobija važnu ulogu u događanjima mikroevolucije (vidi definiciju mikroevolucije u II.4.3). Biološko objašnjenje seksualnosti zasniva se na ovoj mogućnosti kombinovanja roditeljskih gena. (Poznato je, da jedna populacija sa samo 7 individua može sačuvati otprilike 95% svoje genetičke raznovrsnosti, pod uslovom da se životinje brzo razmnožavaju i »mešaju«, dakle ako postoji visoka učestalost rekombinacija.)

Kako se putem rekombinacija u populaciju ne uvodi ništa principijelno novo, ovaj faktor evolucije ne donosi bitni doprinos pitanju mehanizma makroevolucije. Rekombinacijom ne nastaje novi genetički materijal, nego se već postojeći materijal kombinuje i postojeći aleli »mešaju«.

Pojasnimo to jednim poređenjem: u igri karata mešanjem i deljenjem postižu se uvek iznova nove kombinacije; tom prilikom, međutim, ne nastaju nove karte.



Slika. 5.26. Delovanje selekcije na genski pul.

A. Aleli određenog gena u životnoj sredini X; B. promenjena učestalost alela posle promene sredinskih faktora (životna sredina Y) nakon životnog razdoblja nekoliko generacija; C. dalje promene sredinskih faktora u narednim generacijama. Isprekidana strelica označava, da se promene u genskom pulu pod određenim uslovima mogu ponovo vratiti u prvobitno stanje, ako se sredinski uslovi ponovo vrate na predašnje (sredina X) i pod uslovom da nije došlo do gubitka alela.

5.4. Selekcija

5.4.1. Procesi selekcije pod prirodnim uslovima

Pored izolovanih posmatranja pojedinačnih faktora evolucije potrebno je, takođe, da se uverimo da li se zaključci menjaju ako faktore posmatramo u njihovom prirodnom sadejstvu. Među faktorima evolucije, upravo mutacije i prirodna selekcija ne mogu da se izolovano posmatraju. Delovanjem prirodne selekcije u genskom pulu neke populacije preostaje samo mali deo mutacija novonastalih alela (o dejstvu selekcije vidi: slika 5.26). Ako bi (delimično štetne) mutacije ostale u populaciji nefiltrirane, to bi dovelo do degeneracije svake biološke vrste. Selekcija tako brine o stabilnosti vrsta.

Razlikujemo tri različita dejstva selekcije: stabilizirajuće, transformirajuće (dinamičke) i disruptivne. **Stabilizirajuća** selekcija forsira zadržavanje nekog određenog stanja i eliminiše mutante koji menjaju to stanje. Ako je na primer u nekoj populaciji pti-

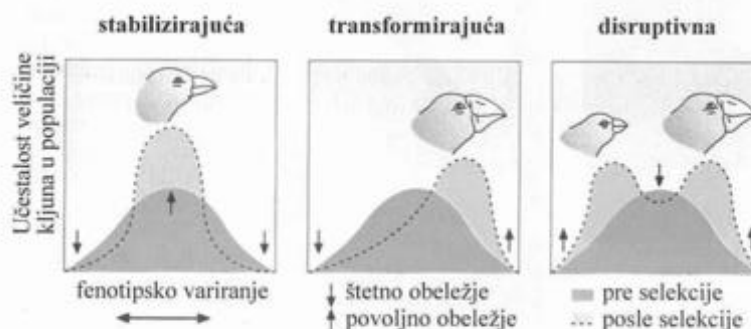
ca optimalna dužina kljuna 15 mm, onda stabilizirajuća selekcija održava ovu dužinu kljuna (slika 5.27). Stabilizirajuća selekcija postoji ako su sredinski faktori konstantni. Stabilizirajuća selekcija može delovati i ako je neka struktura veoma složena pa je na njoj moguće malo promena koje nisu štetne.

Transformirajuća selekcija deluje onda, kada vrši usmereni pritisak koji »cilja« na promenu nekog obeležja. U već pomenutom primeru sa dužinom kljuna kod ptica, transformirajuća selekcija bi delovala ako bi na osnovu promenjenih sredinskih faktora za populaciju ptica bilo povoljno kada bi imale duže ili kraće kljunove (slika 5.27. sredina). Promena obeležja je moguća samo ako su nastupile promene životnih uslova u staništu.

Retka **disruptivna** selekcija deluje kada se forsira preživljavanje ekstremnih varijacija nekog obeležja, odnosno u našem primeru, kada bi najveće šanse za preživljavanje imale individue sa najkraćim i najdužim kljunovima. (slika 5.27. desno).

Jedna od posledica dejstva prirodne selekcije ogleda se u činjenici da sve mutacije koje bi učestvovala u nastanku evolutivne novine (korak makroevolucije), moraju imati isto usmerenje. To drugim rečima znači da je svaka pojedinačna mutacija u nizu nastanka novog svojstva korisna ili barem neutralna, pa je selekcijom zadržana u genskom pulu kroz sve vreme nastajanja tog hipotetičnog novog svojstva. Evolutivno nastajanje neke nove strukture ili nekog novog organa nije moguće kroz međustadijume negativne selekcije (selekcije koja eliminiše dato svojstvo iz populacije). Oš (G. OSCHER) to slikovito objašnjava kada kaže da organizmi ne bi mogli prekinuti svoj svakodnevni posao zbog prepravki na objektu. Svaki pojedinačni korak evolucije mora biti sposoban da preživi (uporedi: III.6.1).

Dejstvo selekcije sa jedne strane održava genski pul u optimalnom sastavu, a sa druge strane sprečava začetak razvoja novih svojstava, čim to posta-



Slika 5.27. Stabilizirajuća, transformirajuća i disruptivna selekcija. Kao primer za fenotipsko variranje uzeli smo veličinu kljuna. Stabilizirajuća selekcija čini, da se spektar veličina kljunova trajno drži u određenom uskom području. Transformirajuća selekcija doprinosi pomeranju prosečne veličine kljuna. Disruptivna selekcija ima za posledicu favorizovanje ekstrema (ptice sa najvećim i najmanjim kljunovima), dok eliminiše srednju varijantu.

Neznatno štetne mutacije

Mutacije i selekcija mogu u mnogim slučajevima dovesti do optimizacije već postojećih funkcionalnih struktura. Međutim, postoje dva procesa koji mogu narušiti funkcionalnost postojećih struktura. To su: genetička opterećenja i genetički drift.

Genetička opterećenja pre svega dolaze do izražaja kod organizama koji ne poseduju mehanizme rekombinacija (III.5.3). Umereno štetne mutacije tokom generacija nakupljaju se u genima. Kada nema rekombinacija, ne mogu se proizvesti potomci, koji poseduju manje štetnih mutacija nego njihovi roditelji (povratne mutacije su malo verovatne). Znatnije štetne mutacije za razliku od umereno štetnih ne zadržavaju se u populaciji, jer njihovi nosioci teško preživljavaju i najčešće ne ostavljaju potomke. (Međutim, kod organizama koji poseduju mehanizme rekombinacija, čak se i znatnije štetne mutacije mogu dugo zadržati u populaciji ukoliko je za preživljavanje dovoljan jedan »zdrav« roditeljski gen. Tako je sposobnost rekombinacija zapravo »mač sa dve oštrice«. Pove-

je štetno za populaciju. Ovoj važnoj konsekvenci iz sintetičke teorije evolucije posvećen je jedan ceo odeljak (III.6.1).

Ovde je potrebna jedna kratka napomena o načinu izražavanja kada govorimo o dejstvu prirodne selekcije. Prilikom upotrebe termina kao što su: da selekcija »čini«, »forsira nešto«, »stara se za nešto« itd., onda to ne smemo shvatiti u smislu kao da je selekcija svesni subjekt kojim se može trgovati! Radi se o slikovitom načinu izražavanja za procese koji bezlično i besciljno deluju.



Slika 5.28. Svetla i tamna forma noćnog leptira brezova grbice (*Biston betularia*).

ćava sposobnost preživljavanja jedinke, ali populaciju opterećuje štetnim mutacijama koje se teško eliminišu; komentar prevodioca.)

Genetički drift (→II.4.2.2) deluje pre svega u malim populacijama pri čemu je on utoliko jače izražen ukoliko je populacija manja. U meri u kojoj drift određuje učestalost alela, selekcija slabi usled slučajnih procesa. Ima mutacija, čiji su koeficijenti selekcije tako mali, da se u određenim populacijama efektivno šire kao neutralne mutacije, dakle kao da nema selekcije. (Treba imati u vidu da je jedini kriterijum za ocenjivanje mutacija broj neplodnih potomaka u jedinici vremena!) Pošto se u jednoj populaciji mnoge neznatno štetne mutacije rašire putem genetičkog drifta, one se mogu u svome dejstvu sabirati. Tako nastale štetne mutacije mogu dovesti do izumiranja populacije.

Procesi narušavanja genoma (genetička opterećenja) ne sprečavaju prirodnu selekciju da populaciju dovede na najvišu tačku prilagođenosti uslovima sredine (→ slika 6.5), ali smanjuju apsolutni nivo preživljavanja.

U nastavku teksta na osnovu niza primera biće obrađeno pitanje, do koje mere je zapažena evolucija u prirodi ili u laboratoriji. *Šta dokazuju posmatranja dejstva prirodne selekcije?* U kakvoj vezi stoje procesi prilagođavanja i evolutivnog napretka?

Razvijanje tamnih (melanizam) formi brezove grbice na štetu belih formi važi kao školski primer delovanja prirodne selekcije. Može se čak sresti mišljenje, da se ovde odigrao »veličanstveni čin evolucije«, da se u ovom slučaju mogla »posmatrati evolucija na delu«. Posmatranja populacije brezo-



Slika 5.29. Mimikrija (prilagođavanje izgleda životinje okolini) kod leptira suvi list (*Kallima*). Donje strane prednjih i zadnjih krila dopunjavaju se u jedinstvenu imitaciju suvog lista, iako oba krila nastaju potpuno razdvojeno. (Vestfalski prirodjački muzej u Minsteru)



Slika 5.30. Mimikrija bezopasnog staklokrillog leptira (*Trochilium apiforme*; levo), koji oponaša stršljenove (desno).

ve grbice u Engleskoj opisuje Dajel (DIEHL) (1980, s. 93f) (vidi: sliku 5.28):

»Godine 1848. prvi put je uhvaćen crno obojeni primerak, i to u srednjoengleskom okrugu Mančester. U toku sledećih decenija tamo su sve više hvatani tamni primerci. Godine 1895. sprovedeno je istraživanje brojnosti svetle i tamne forme i otkriveno da su u području oko Mančestera sve brezove grbice bile tamne. Danas postoji samo još na krajnjem severu, zapadu i jugozapadu britanskih ostrva populacije sa 100% svetlo obojenim brezovim grbicama. Ista tendencija pojave melanizma u međuvremenu je otkrivena u Engleskoj i drugim industrijskim državama kod još 70 vrsta leptira. Fenomen je utvrđen isključivo kod vrsta, koje imaju naviku mirovanja na eksponiranim (izloženim) površinama vegetacije.«

Iz ovog opisa ne može se izvesti zaključak, da se zaista odigrala evolucija u smislu evolutivnog napretka. Kao prvo, tamnih formi oduvek je bilo. Kao drugo i kod prihvatanja mutacionog nastanka tamnih formi, može se govoriti samo o mikroevoluciji, jer i svetli oblici poseduju smeđi pigment melanin, koji je odgovoran za boju kod melanističkih formi (svetle jedinke imaju smeđe fleke ili rubove na krilima), tako da je melanizam mogao da se ustali bez obrazovanja nove strukture. Zapravo, ovde se radi o promeni regulacije sinteze i raspodele melanina u krilima.

Razvoj tamnih i potiskivanje svetlih formi nema ništa sa makroevolucijom, jer jedina promena (koja je nastupila na osnovu promenjenog pritiska selekcije) dotiče učestalost alela, koji su odgovorni za obojenost leptira. Radi se dakle samo o promeni učestalosti alela. Primer brezove grbice pokazuje, da dejstvo prirodne selekcije zavisi od uslova životne sredine i da je prilagođenost relativan kvalitet (zavisan od okolilne), ali ovde opisani mehanizam, često uzdizan od strane zastupnika sintetičke teorije ne pruža nikakav dokaz evolutivnog nastanka novih struktura.

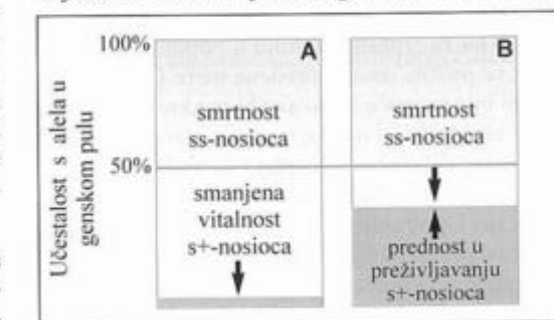
Maskirna obojenost i mimikrija (imitiranje)

Fenomeni maskirne obojenosti i mimikrije (maskiranje oponašanjem; slika 5.29) direktno se nadovezuju na primer brezove grbice. Ovde treba – kao i u nekim primerima o kojima će još biti reči – prepoznati razliku između održavanja i nastajanja dotične strukture. Na osnovu stabilizujuće selekcije, loše zamaskirane jedinke bivaju eliminisane čime se sprečava gubitak zaštitne obojenosti. Međutim, kako su ova svojstva nastala to je sasvim drugo pitanje, koje ostaje otvoreno, dok se eksperimentalno ne postigne da se kod nemaskiranih oblika proizvede maskirna obojenost. (Pri tome ovi ne smeju da potiču od nekadašnjih maskiranih oblika, jer mogu imati recesivno prikrivene »maskirne gene«). Sličan argument važi i za mimikriju (oponašanje, vidi sliku 5.30).

Tvrdimo: Održavanje nekog obeležja ili neke strukture s jedne strane, i njihov nastanak sa druge strane, zasnivaju se na sasvim različitim mehanizmima i faktorima. Održavanje je objašnjivo prirodnom selekcijom (mikroevolucija), dok tumačenje nastanka često zalazi u nedokazani domen makroevolucije.

Anemija srpastih ćelija

Anemija srpastih ćelija je oboljenje krvi. Homozigotni nosioci recesivnog gena za srpaste eritrocite umiru u ranoj mladosti. Životni vek heterozigotnih nosilaca gena (s+) prema homozigotnih kod zdravih osoba (++) samo je malo smanjen. Kako se, međutim, u eritrocitima heterozigota za srpastu anemiju uzročnici malarije ne mogu razmnožavati, kom-



Slika 5.31. Šema anemije srpastih ćelija

A. Situacija u područjima bez opasnosti od malarije: alel za srpaste ćelije je redak;

B. Situacija u područjima zaraženim malarijom: alel za srpaste ćelije je relativno čest (vidi tekst). Učestalost, međutim, ne može da prekorači jedan određeni prag (teoretski maksimalno 50%). Alel za srpaste eritrocite tako nikada ne može da preovlada u genskom pulu neke populacije.

Koevolucija

Koevolucija je uporedno prilagođavanje dvaju organizama. Na primer, međusobna prilagođenost cveta i insekta koji ga oprašuje, smatra se rezultatom koevolucije. Poznate su orhideje (slika 5.32), koje oponašaju muve, pčele ili bumbara. Donje usne cvetova ovih orhideja do detalja su slične ovim insektima po formi, boji, mirisu i dlakavosti, usled čega insekti smatraju cvetove za polne partnere i pokušavaju da se sa njima pare. Kod ovih pokušaja polen se prenosi na insekte, i tako dospeva na žig sledećeg cveta na koji insekt sleti.

U teorijskom modelu evolucije smatra se da su se cvet i insekt razvili u međusobnoj zavisnosti, da su dakle cvetovi »reagovali« na promene svojih posetilaca i posetioči na promene cvetova pomoću mehanizma mutacija – selekcije – i tako su postepeno ostvarene zapanjujuće sličnosti. Kod ovakvog objašnjenja radi se, međutim, o idejnoj konstrukciji, koja se ne zasniva ni na jednom rezultatu posmatranja kojim bi se to moglo dokazati. Vrste orhideja istina pokazuju dosta veliku varijabilnost; ali time nije objašnjen način nastanka međusobnog prilagođavanja cveta i insekta. Sintetička teorija evolucije ovde nije poduprta objektivnim činjenicama, već od početka nastupa kao pretkoncepta u razmišljanjima. Činjenica dostupna posma-

tranju je samo prisutna prilagođenost, ne i način nastanka te prilagođenosti.

Pojam koevolucije je tendenciozna složenica, koja umesto da objašnjava, obmanjuje.

Za sada ne postoji neko genetičko ili populacionističko objašnjenje mehanizama nastajanja takvih međusobnih zavisnosti. Upravo to bi bio zadatak nauke koja se zasniva na objektivnom saznanju (uporedi: I.1.1). Uz to je na osnovu molekularno-bioloških istraživanja (upoređivanje sekvenci; videti: V.9.3) dovedena u pitanje zajednička evolucija, jer sličnosti proteina kooperativnih partnera često na osnovu hipotetički pretpostavljenog molekularno-biološkog časovnika nisu usklađene.



Slika 5.32. Orhideje imitatori insekata *Ophrys insectifera* (desno) i *O. bertolonii* (levo) kao mamak za parenje.

binacija s+ daje zaštitu protiv malarije i time prednost opstanka u područjima u kojima vlada malarija.

Selektivna prednost postoji samo u heterozigotnom stanju i to samo pod sasvim specifičnim uslovima životne sredine (područja zaražena malarijom). Alel za srpastu anemiju u populaciji ne može da se proširi iznad određene mere (slika 5.31). Ovo bi bilo moguće samo ako bi prednost preživljavanja postojala i u homozigotnom stanju, što ovde nije slučaj. Zato ni ovaj primer nije podesan kao dokaz evolutivnog napretka usled dejstva prirodne selekcije. Upotrebljiv je, međutim, kao dokaz da je prednost preživljavanja zavisna od sredinskih faktora i da prirodna selekcija može uspostaviti ravnotežu brojnosti određenih alela u populacijama.

Otpornost insekata na DDT

Poslednji primer posmatranog dejstva prirodne selekcije, o kojem će biti reči, je sticanje rezistencije na insekticide kod insekata štetočina.

Na primer, muve su postale neosetljive na insekticid DDT. Između rezistentnih i nerezistentnih muva utvrđene su genetičke razlike. Neke od promena kod rezistentnih sojeva su: slabija propustljivost

kutikule (spoljnog zida ćelija epidermisa) kao i drugih tkiva, za DDT; brža enzimska razgradnja DDT-a u telu; sposobnost da se u masnim rezervama u telu odlaže više DDT-a; manja osetljivost nervnog sistema na DDT i promenjen način ponašanja, usled čega su smanjene mogućnosti kontakta sa otrovom.

Čumi (P.A. TSCHUMI; 1975, s. 185) ukazuje na jednu činjenicu koja je veoma bitna za ocenu ovog dejstva selekcije:

»Sva istraživanja govore u prilog činjenici, da je intenzivna selekcija izvorno retkih genetičkih varijacija drastično povećala učestalost istih u populacijama. Sve rezistentne muve su, drugačije rečeno, potomci ovih retkih genotipova, koji su izmakli početnom masovnom izumiranju. U odsustvu ovakvih retkih varijanti ne bi došlo do rezistencije. Poznato je da neke populacije muva i skakavaca, do danas nisu razvile otpornost.«

Prema tome, u poznatim slučajevima otpornosti na DDT, osobine rezistentnih formi postojale bi već u početku procesa selekcije i prilagođavanja, i uopšte ne bi nastupilo stvaranje novih alela; usle-

Seksualna selekcija

Seksualna selekcija treba da objasni nastanak izraženih sekundarnih polnih karakteristika kod muških jedinki mnogih vrsta. Konkurencija za polnog partnera (seksualna selekcija) se pri tome smatra kao naročiti oblik prirodne selekcije unutar vrste. Tako je već Darvin smatrao, da jedinke sa upadljivim polnim obeležjima pre nade partnera za parenje i time pre uspeju da prenesu svoje osobine na narednu generaciju nego neupadljivije jedinke. Putem seksualne selekcije trebalo bi da nastane i složeno ponašanje prilikom parenja (rituali), kao i telesna sekundarna obeležja pola (na primer rogovi, raskošno perje). Takva obeležja odnosno takvo ponašanje mužjaka izaziva pažnju ženki. Darvin piše (1967 [1859], s. 131): »Jelen bez rogova i petao bez mamuza imaju malo izgleda, da će ostaviti mnogobrojno potomstvo.«

Do sada navedeni prigovori protiv sposobnosti učinka prirodne selekcije kao faktora evolucije, važe i za način dejstva seksualne selekcije (promene izazvane selekcijom uočljive su samo u području mikroevolucije; na primer jača izraženost već postojećih sekundarnih obeležja pola). Treba još samo napomenuti, da upadljiva obeležja pola (boja)

dilo bi samo ekstremno pomeranje frekvence alela u populacijama ugroženim DDT-jem. Situacija je slična kao i kod biljaka sa rudničkih jalovišta o kojima smo govorili u III.5.1.

Takvi procesi nisu koraci prema makroevolutivnim promenama. Iako u nekim slučajevima nisu poznate genetičke osnove otpornosti, ipak se pokazalo da se rezistencija zasniva na ispadu iz funkcije pojedinih gena ili na neznatnim promenama postojećih gena.

Pre dalje analize možemo izvesti jedan zaključak:

Promenjeni tokovi prirodne selekcije, izazvani drastičnim promenama u životnoj sredini, mogu znatno promeniti učestalost određenih alela u genskom pulu neke populacije. Ovo, međutim, nije isto što i korak evolucije koji bi vodio ka makroevolutivnim promenama.

Prilagođavanje i evolutivni napredak

Do sada navedeni primeri pružaju značajnu empirijsku osnovu kao odgovor na drugo pitanje dato na početku ovog odeljka: »U kakvoj vezi stoje procesi prilagođavanja i evolutivni napredak?« Odgovor glasi: »Ne postoji jasna povezanost.« Ako se usled dejstva prirodne selekcije postiže bolja prilagođenost na uslove životne sredine, to je (pri pro-

pod raznim okolnostima smanjuju šansu preživljavanja, na primer time, što su nosioci ovih obeležja upadljiviji i za neprijatelje. Tako seksualna selekcija u okviru vrste i selekcija među vrstama članovima hranidbenog lanca u eko-sistemu, mogu doći u međusobni konflikt u smislu suprotnog dejstva. Ova okolnost dodatno otežava razumevanje nastanka sekundarnih obeležja pola putem seksualne selekcije.

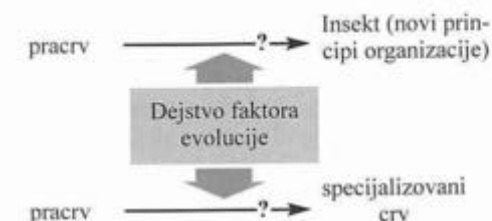


Poznat primer polnog dimorfizma izraženog kod divlje patke.

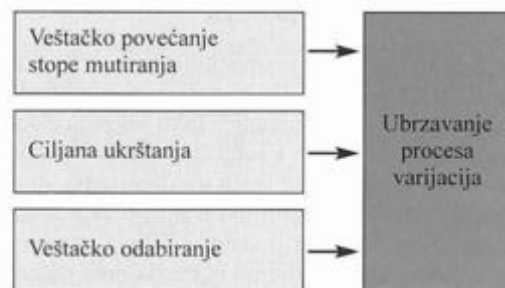
meni tih uslova) u principu povezano samo sa promenom nekog već postojećeg organa ili obeležja, pri čemu promena može biti tumačena kao poboljšanje, ali često i kao degeneracija (dinamička selekcija).

Bertalanfi (L. VAN BERTALANFFY) je već 1970. (s.82) smatrao:

»Prema mom shvatanju ... nema ni trunke naučnog dokaza, da evolucija, u smislu progresije od jed-



Slika 5.33. Prema sintetičkoj teoriji evolucije, dejstvom evolutivnih faktora, iz jednog hipotetički nespecijalizovanog »prarcva« nastali su kroz duge vremenske periode insekti. Empirijski utvrđeni podaci o načinu dejstva faktora evolucije govore, međutim, u prilog tezi da iz jednog nespecijalizovanog »prarcva« može nastati samo crv prilagođen specijalnim uslovima okoline, ali ne i insekt kao biće sa potpuno drugačijom telesnom organizacijom.



Slika 5.34. Povećanje brzine variranja (mikroevolucija) neposrednim merama uzgoja.

nostavnih do složenih organizama, ima nešto sa prilagođavanjem, povoljnostima selekcije ili produkcijom brojnijeg potomstva. Prilagođavanje je moguće na svakom nivou organizacije ... Ameba, crv, insekt ili neplacentalni sisar je isto tako prilagođen kao i placentalni sisar; kad to ne bi bili, već bi odavno izumrli.«

Do danas nije otkriveno ništa novo što bi osporilo ovu tvrdnju. Crv, izložen promenljivim uslovima sredine, na osnovu dejstva prirodne selekcije postaje bolje prilagođen crv, ali ne postaje insekt. Začeci promena u pravcu evolucije insekta ne znače prilagođavanje crva kao crva; takvi pokušaji bili bi eliminisani prirodnom selekcijom kao neprilagođeni (slika 5.33). Ovaj argument važi i za hipotetičke zajedničke pretke crva i insekata.



Slika 5.35. Tipično obeležje uzgajanih biljaka je gubitak sredstava za rasejavanje. Tako plod setvenog ovasa (*Avena sativa*, desno) ne poseduje ni dlakavost ni osje. Oboje divljem ovasu (*Avena fatua*, levo) pomaže prilikom učvršćivanja semena trave u tlo. Kod kultivisanih oblika osim toga promjenjen je oblik vlati, a zrno je veće. (Prema SCHWANITZ 1967)

O rezistenciji na antibiotike i drugim promena uslovljenim mutacijama i selekcijom kod mikroorganizama i na molekularnom nivou biće govora u IV.7.2.

Zaključci

1. Dejstva prirodne selekcije su po pravilu stabilizirajuća; u izmenjenim uslovima životne sredine toliko su dinamična da mogu dovesti do jasnog pomeranja učestalosti određenih alela, a pod određenim okolnostima i do degeneracije organa.

2. Svi rezultati posmatranja spadaju u mikroevolutivno područje. Ni u jednom slučaju nije mogao biti dokazan nastanak kvalitativno novog genetičkog materijala.

3. Step organizacije živog bića nije proizvod dejstva prirodne selekcije koja bi se mogla dokazati.

5.4.2. Veštačka selekcija: uzgajanje

Čovek može ciljano da menja organizme prema interesima uzgajanja. Istraživanjima veštačke selekcije, koju nad različitim organizmima sprovodi čovek svojom voljom, prikupljena su mnogobrojna saznanja koja se mogu uzeti u obzir prilikom ocenjivanja sposobnosti učinka faktora evolucije: mutacija, rekombinacija i selekcije. Već su za Darvina saznanja iz proučavanja uzgoja igrala važnu ulogu u objašnjavanju principa selekcije i realnosti evolucije. U ovom odeljku biće prikazana saznanja proistekla iz dugogodišnjeg iskustva veštačke selekcije. Ona će biti ocenjena u pogledu snage argumenta kad je u pitanju mikro i makroevolucija.

Planskim uticajem čoveka, brzina procesa variranja organizama, recimo uslovno »brzina evolucije«, može se znatno povećati. Rezultati dejstva veštačke selekcije, tako su se pokazali efikasnijim od rezultata dejstva prirodne selekcije. To se ogleda kroz učestaliju mutagenezu (koju čovek namerno može da indukuje da bi povećao genetičku raznovrsnost gajenih organizama; komentar prevodioca), povišenu stopu rekombinacija i dugotrajni snažan pritisak selekcije. U vezi sa time, značajno je pitanje, u kojoj meri se rezultati veštačke selekcije (odabiranje delovanjem čoveka) mogu primeniti na prirodne procese?

Na prvi pogled, na veštačku selekciju bi se moglo gledati kao na model za prirodnu selekciju u skraćenom vremenu. Ubrzanje procesa variranja moguće je putem (slika 5.34):

- veštačkog izazivanja mutacija (mutagenezá); mutanti nastaju u mnogo kraćem vremenskom periodu nego u prirodi;

Tabela 5.4. Primeri rezultata uzgajanja kao i ciljevi koje čovek postavlja ovom aktivnošću

Česta obeležja gajenih biljaka

- Šareni listovi (slika 5.36),
- Ispunjeni cvetovi (slika 5.37),
- Povećani cvetovi,
- Nedostatak ili neznatna količina otrovnih i gorkih materija,
- Nedostatak sredstava za rasejavanje (na primer čvrsta peteljka klasa),
- Gubitak mehaničkih zaštitnih sredstava,
- Istovremeno sazrevanje i klijanje semena,
- Džinovski rast, povećani organi: na primer klasje kod žitarica; plodovi paradajza (slika 5.19), jagoda (slika 5.21), malina, trešnja i dr; cvetovi ukrasnih biljaka; listovi kupusa i salate; korenje šećerne repe i mrkve; izdanci krompira i kelerabe.
- Vitičasti oblici (slika 5.41)
- Usporen ili ubrzan razvoj

Česta obeležja domaćih životinja

- Skraćene kosti lica (na primer kod pekinezera, slika 5.38),
- Smanjen volumen mozga,
- Viseće uši,
- Kratkonožnost (na primer kod ovaca),
- Posvetljenje kožnih pigmenata,
- Izmenjen način ponašanja, gubitak urođenog načina ponašanja.
- Ostali primeri iz životinjskog i biljnog carstva
- Povećan broj jaja kod kokoški,
- Pojačana produkcija mleka kod krava,

- namensko ukrštanje odabranih jedinki (uzgajanje kombinacija); namerna proizvodnja novih kombinacija;

- veštačko odabiranje; namerna selekcija nekih obeležja dejstvom uzgajivača.

Čak je moguća i proizvodnja novih bioloških vrsta (upoređi biološku definiciju vrste; II.3.3), putem poliploidije (vidi gore)

U tabeli 5.4. navedena su neka opšta obeležja domaćih životinja, kultivisanih biljaka i čitav niz rezultata uzgajanja. Osim toga dat je pregled ciljeva uzgoja koji se zasnivaju upravo na selekciji određenih obeležja.

Rezultati uzgajanja

Mnogi ciljevi i rezultati uzgoja imaju ekonomski smisao, ali su nesvrishodni za prirodne uslove života, u kojima nema čovekove asistencije. Ovo dokazuju sledeći primeri:

- Rase pasa,
- Rase golubova,
- Mutanti boje i oblika zlatne ribice,
- Svinja sa dva dodatna rebra,
- Jednosemeni plodovi kod šećerne repe,
- Povećana sadržina šećera u šećernoj repi,
- Povećan broj zrna u klasu žitarica (slika 5.20),
- »Corn-grass« mutanti kod kukuruza: jako bokorenje (do 100 vlati po biljki),
- Oblici kupusa,
- Soja sa različitim težinom zrna, različitim brojem mahuna, različitim bojom ljuske semena, izmenjene temperature klijanja i različite dlakavosti.

Ciljevi uzgajanja

- Povećan prinos
- Poboljšanje kvaliteta: veća sadržina belančevina i masnoća, veća vrednost belančevina, povećanje podesnosti za termičku obradu ili sadržine vitamina, poboljšanje ukusa ili trajnosti,
- Postojanost sorti žitarica,
- Pojačana čvrstina vlati žitarica,
- Istovremeno sazrevanje plodova,
- Smanjenje kašnjenja klijanja,
- Gubitak sredstava za rasprostranjivanje (slika 5.35)
- Varijacije forme i boje listova i cvetova,
- Poboljšanje rezistencije na bolesti i napade štetočina (često praćeno pogoršanjem drugih osobina).

- Gubitak sredstava za rasejavanje sprečava vrstu u njenom širenju.

- Vremenski raskorak između sazrevanja semena i klijanja, biološki je svrshodan, jer je tako moguće preživeti sredinske katastrofe. Ako sve biljke iz neke populacije istovremeno klijanju, na primer jak mraz, može da uništi celu populaciju. Gubitak asinhroniteta klijanja je prema tome biološki neceleshodan, iako ekonomski poželjan.

- Biljke sa svetlim prugama na listovima (slika 5.36) mogu podneti smanjenu fotosintezu, jer je sadržaj hlorofila u zelenim delova tkiva povećan.

- Popunjeni cvetovi imaju manje prašnika (na primer kod uzgajanih sorti ruža) ili ih uopšte nemaju, i zbog toga su manje plodni ili čak neplodni (slika 5.37).

- Smanjenjem produkcije otrovnih i gorkih materija biljka gubi zaštitu od biljojeda,



Slika 5.36. List (*Calathea*) sa delovima bez hlorofila.

Slika 5.37. Popunjeni cvetovi (dole). Gajena sorta razlikuje se od divlje forme (gore) povećanjem broja latica i jačom pigmentacijom. Crveni pigment poseduje i divlji oblik (nije *de novo* dobijen primenom selekcijom).



Slika 5.38. Dejstvo veštačkog odabiranja kod rasa pasa.

A. Vuk (pretpostavljeni predak svih rasa pasa)

B. Pekinezer sa ekstremno skraćenom njuškom (Prema MEYER & DAUMER 1981; nije u pravoj razmeri)



- Karfiol je neplodan (ima sterilne cvetove),
- Kratkonožnost (na primer kod ovaca) ograničava pokretljivost životinja.

Uzgajivači selekcionišu mutacije prema sasvim drugim kriterijumima nego prirodna selekcija. Po pravilu uzgajani oblici manje su vitalni od divljih oblika. Najčešće uzgajane forme ne mogu preživeti pod prirodnim uslovima – opstaju samo uz čovekovu pažnju; snažne životinje relativno su podložne bolestima kada ih čovek gaji. Vrtne biljke retko postaju divlje, jer ne mogu da se izbore sa divljim rastinjem.

U slučaju veštačke selekcije odabiranje se vrši sa određenim ciljem i planski, dok kod prirodnog odabiranja ne postoji određeni plan niti razum koji usmerava dejstvo.

Zbog toga je projekcija veštačke selekcije na prirodne odnose vrlo problematična. Ono što je zajedničko i jednoj i drugoj formi selekcije je njihovo dejstvo na genski pul: frekvence alela se menjaju; neki aleli su potisnuti, a drugi se proširuju u populaciji. Smer promena je često različit (veštačka selekcija je znatno usmerenija i to razvijanju osobina koje odgovaraju čovekovim interesima, a ne interesima same vrste, komentar prevodioca).

Pošto prilikom veštačke selekcije dolazi do mnogostrukih *ekstremnih specijalizacija* postojećih struktura, mogućnosti daljeg prilagođavanja drastično su ograničene.

- Kod određenih rasa njuška pasa je ekstremno skraćena (slika 5.38); bez obzira na to identitet vrste ostaje sačuvan. Promenljivost oblika glave ipak je ograničena (veštačkom selekcijom glava psa ne može se transformisati u glavu npr. mravojeda; komentar prevodioca). Ekstremne osobine dobijene veštačkom selekcijom, moraju se nazvati patološkim (slika 5.38B).

- Sadržaj šećera u šećernoj repi može postići maksimalnu vrednost koja se više ne može povećati daljom selekcijom. Zadate su i odgovarajuće granice broja zrna po klasu kod



nastavak na 80. stranici



Slika 5.39. U toku nekoliko stotina godina od goluba dupljaša (levo) odgajene su različite rase domaćeg goluba.

Dugotrajna selekcija u istom smeru



Specijalizacija smanjenje varijabilnosti, osiromašenje genskog pula



Slika 5.40. Produžena u istom smeru, prirodna i veštačka selekcija vode do specijalizacije, smanjenja varijabilnosti i osiromašenja genskog pula. Isti efekti često nastaju čak i prilikom promenljivog smera selekcije!

Gajene žitarice

Primer gajene pšenice je povoljan za objašnjenje nekih osnovnih saznanja o rezultatima uzgoja. Uzgajivači su danas suočeni sa problemom skoro potpune iscrpljenosti genetičke raznovrsnosti gajenih sorti pšenice. To znači da populacije pojedinih sorti pšenice poseduju još samo mali broj različitih alela. Time ujedno dolazi i do drastičnog smanjenja intervala disperzije (raspona variranja) naslednih svojstava gajene pšenice. Izgleda da su mogućnosti razvoja novih sorti iscrpljene. »Ovo

kontinuirano osiromašivanje izvornog genskog pula pšenice, ne samo da otežava uzgajanje sorti sa većim prinosom, već dovodi i do toga da biljke sve osetljivije reaguju na nove bolesti i nepovoljne klimatske uslove.« (FELDMAN & SEARS 1981). Uzgajanje boljih sorti, sa većim prinosom, išlo je nauštrb nekadašnje genetičke raznovrsnosti pšenice. »Nove sorte su masovnom proizvodnjom i primenom na ogromnim površinama potisnule primitivnije tradicionalne sorte, koje su genetički bile znatno bogatije.« »Primitivnost« tradicionalnih sorti uglavnom se odnosi na njihov prinos, a ne na njihovu biološku svrsishodnost. Veštački izazvanim mutacijama nije se mogla povećati varijabilnost novih sorti pšenice. Dalje osiromašenje gena može se verovatno sprečiti uspostavljanjem takozvanih banaka gena preostalih sorti pšenice, ali »ponovno uspostavljanje ili čak povećanje genetičkog potencijala može uspeti samo ako se posegne za velikim rezervama genetičke raznovrsnosti divljih srodnika pšenice i ako se ta raznovrsnost prenese na različite gajene sorte«. Nade za dalja poboljšanja u uzgoju zasnivaju se dakle na velikom genetičkom bogatstvu divljih srodnika gajenih sorti pšenice.

Područje porekla pšenice je Bliski i Srednji istok. Naročito u plodnom brdovitom regionu, koji



Slika 5.41. Oblik i raspored plodova kod bresta

se prostire od obale Sredozemnog mora na zapadu, oko sirijske pustinje, do doline reka Eufrat i Tigar na istoku. U ovom regionu ima mnogo diploidnih i poliploidnih vrsta pšenice koje su po izgledu i po fiziološkim svojstvima varijabilne. Iz te raznovrsnosti moglo se bogato crpsti u nastojanju da se odgaji što kvalitetnija sorta. »Divlje forme sa svojom visokom genetičkom varijabilnošću skrivaju mnoge ekonomski značajne gene. U željena svojstva, koja nalazimo kod divljih oblika ubrajamo pre svega veći sadržaj belančevina i njihov bolji aminokiselinski sastav, povećanu otpornost na sušu, otpornost na visoke temperature, otpornost na insekte, gljivična i virusna oboljenja, otpornost na dejstvo vetra i jakih kiša, bolje podnošenje zime, veću toleranciju na soli u zemljištu i ranije sazrevanje. Divlje forme bi mogle da daju i gene koji neposredno povećavaju prinos.«

Ove činjenice, makar u slučaju pšenice, nesumnjivo pokazuju da su gajene sorte u odnosu na njihove divlje pretke genetički veoma osiromašene i nikako ne mogu biti polazna tačka za dalji razvoj. Činjenica da se moramo vraćati na postojeću prirodnu varijabilnost, ukazuje da veštačka selekcija nije dovela do poboljšanja, već do pogoršanja u smislu biološke svrsishodnosti.

žitarica, količini hranljivih materija kod korisnih biljaka, količini vitamina, poboljšanju ukusa, trajnosti itd.

• I količina jaja kod kokoški, a i količina proizvedenog mleka kod krava ne može se neograničeno povećavati (mada bi čovek to želeo).

Navedeni primeri pokazuju, da veštačko ubrzanje procesa variranja vodi do bržeg iscrpljivanja genetičkog potencijala.

Putem veštačke selekcije brže se dosežu granice mogućnosti razvoja, i variranja vrste.

Pri tome ne dolazi do *formiranja novih struktura*. To je već napomenuto u III.5.2. Ilustriramo to sa još nekoliko primera:

• Kod mutantnog kukuruza »*Corn-grass*« (tabela 5.4) postojeća struktura umnožava se na atipičan način.

• Kod različitih vrsta kupusa menjaju se već postojeći organi: stabljika (npr. kod crvenog kupusa), povećani listovi (kod običnog baštenskog kupusa), zadebljani centralni deo izdanka (kod kelerabe) ili organ produkovan u većem broju (cvast karfiola; cvetovi su sterilni).

• Prilikom povećanja dimenzija plodova takođe se menjaju samo postojeći delovi biljke.

Produžena veštačka selekcija dovodi do homozigotnosti i time smanjuje varijabilnost. Zato što uzgajivač eliminiše sve varijetete i mutante koji štete njegovim ciljevima, osiromašuje genski pul gajenih sorti i rasa; gube se mnogi aleli koji su bili prisutni kod divljeg oblika. Od genetičke raznovrsnosti jedne populacije, putem veštačke selekcije moguće je iskoristiti samo jedan deo. Međutim, što je manji i jednostavniji pul gena neke populacije, to su manje mogućnosti selekcije i prilagođavanja. Tako je veštačka selekcija »razvoj koji vodi u slepu ulicu« (slika 5.40). Većina gajenih biljaka i domaćih životinja bez čovekove ruke bile bi osuđene na izumiranje. Njihov genski pul može se obogatiti jedino putem ukrštanja sa divljim precima (primanjem alela divljih formi). Odgajivači su primorani da ponekad »spasavaju i osvežavaju« gajene oblike povremenim ukrštanjem sa divljim srođnicima.

Veštačko izazivanje mutacija

Na početku ovog odeljka pomenute su tri metode koje se primenjuju u gajenju biljaka: ciljana ukrštanja, veštačka selekcija i izazivanje mutacija. Ako na osnovu iskustava i rezultata proisteklih iz uzgoja želimo da saznamo nešto o makroevoluciji, najlogičnije je da pokušamo da izvučemo neki zaključak iz veštačkog izazivanja mutacija, pošto samo

mutacije predstavljaju izvor novog u evolutivnim procesima (uporedi III.5.2).

U uzgoj i produkciju mutanata ušlo se sa velikom euforijom, ali iskustva su donela otrežnjenje. Veoma je malo ekonomski interesantnih veštački izazvanih mutacija. Njihova vrednost je smanjena usled nepovoljnih i prethodno nepredvidljivih posrednih međudejstava mnogih gena. Fenomen međudejstva različitih gena naziva se *pleotropija*. Pod tim pojmom podrazumevamo činjenicu, da jedan gen istovremeno utiče na obrazovanje različitih obeležja nekog organizma, a isto tako i da veći broj sličnih gena ponekad može delimično preuzeti funkciju nekog mutacijom oštećenog gena. Usled toga jedna mutacija može istovremeno da donese i korist i štetu, ili da ne donese očekivane efekte.

Genetičar uzgajivač Lajbengut (LEIBENGUTH) ustanovio je posle četrdeset godina nastojanja na polju veštačke proizvodnje mutacija, da uzgajanje mutanata nije dovelo do željenog poboljšanja u odnosu na uobičajene metode uzgoja. Kod životinja se ovaj postupak potpuno isključuje. »Jer životinje su za razliku od biljaka genetički jače izbalansirane; zbog toga kod njih sve vrste mutacija još češće imaju letalno dejstvo i drastičnije smanjuju sposobnost preživljavanja (vitalnost) i plodnost (fertilnost).« (LEIBENGUTH 1982, S. 230). Genetičar biljaka Lonig (LONNIG) (1995, S. 152) obaveštava, da su zbog ovih iskustava mnoge komercijalne odgajivačke stanice iz svog programa izbacile proizvodnju i uzgajanje mutanata. Očigledno je, da posmatranje rezultata uzgoja – čak i u području koje najviše obećava – ne pruža informacije o mehanizmima makroevolucije.

Zaključci

1. Uzgajanje biljaka i životinja daje neposredne dokaze o enormnoj varijabilnosti vrsta; Međutim, ovo se odnosi na područje mikroevolucije i ne pruža polaznu osnovu za razvoj evolutivnih novina.

2. Usmerena dejstva selekcije, njihovo delovanje u slučaju veštačke selekcije, vodi do genetičkog osiromašavanja i time do ekstremnog specijalizovanja i smanjene varijabilnosti.

3. Uzgajanjem se određeni, za uzgajivača značajni aleli, mogu koncentrisati u nekoj populaciji. Međutim, takve, genetski »čiste« linije, moraju se ljudskom brigom čuvati od izumiranja ili sprečavati da ne podivljaju. Ovo se postiže stalnim eliminisanjem novonastalih mutacija, stalnim veštačkim odabiranjem i sprečavanjem ukrštanja sa drugim sortama i rasama.

6. Makroevolucija

Zbog teškoća u objašnjenju klasične sintetičke teorije evolucije razvijena su različita proširenja ili nove postavke evolucionističkih hipoteza. One imaju cilj da bar hipotetički objasne kako je mogla da teče makroevolucija. Svim ovim pokušajima zajedničko je to što sintetičku teoriju smatraju nedovoljnom. U ovom odeljku raspravlja se o tome da li i u kojoj meri nove teorije donose napredak u shvatanju evolutivnih procesa.

U dosadašnjim poglavljima ovog dela knjige, obrazložili smo zašto nema empirijskih dokaza o evolutivnom napretku živih bića (u smislu nastanka potpuno novih svojstava). Osim toga pregled svih saznanja o do sada obrađivanim faktorima evolucije ukazuje na dosta uske granice evolutivnih događanja i dovodi u pitanje makroevoluciju.

U ovom poglavlju ipak ćemo ponovo, s drugog aspekta, dotaći problematiku makroevolucije: nastanak danas postojećih složenih struktura iz jednostavnijih (hipotetičkih) preteča trebalo bi da bude posredno, misaonim eksperimentom, objašnjeno dejstvom poznatih faktora evolucije. Time napuštamo empiriju (neposredno dostupno područje iskustva) i vodimo »fiktivne eksperimente«. Da se ovde setimo citata P.P.GRASSE pomenutog u I.1.1: »Vrednost i dalekosežnost teorije mere se na osnovu njene sposobnosti da objasni određene činjenice.« Činjenice kojima ćemo se ovde baviti su složene i isprepletene strukture živih bića. Pažljivi posmatrači prirode mogu »ispred kućnog praga« naći mnoge druge primere slične ovima koji će u daljem tekstu biti razmatrani.



Slika 6.1. List biljke mesožderke *Nepenthes alata*.

6.1. Kompleksne biološke strukture

Prirodna kantica sa poklopcem azijske biljke mesožderke, *Nepenthes*

Otprilike 70 vrsta *Nepenthes* pužavica poseduju vrlo neobične listove: list je formiran u obliku *krčaga*. U tom listu nalazi se *tečnost za varenje*. Biljka mami insekte pomoću poklopca u boji, upadljivim rubom krčaga ili nektarnim žlezdama. Klizavi rub krčaga spotakne insekte u unutrašnjost krčaga, u kome se onda lagano vare, a produkti varenja bivaju resorbovani. Upijene životinjske materije se *prerađuju* u biljne belančevine (slika 6.1). Međutim, to nije sve: čitav niz larvi insekata, pauzi (*Thomisidae*), gliste, pljosnati crvi i jednočelijske alge nepovređeni provode veliki deo svog života ili čak svoju celokupnu egzistenciju u ovim cisternama.

Dodatna ishrana materijom životinjskog porekla, ovim biljka verovatno nije neophodna, iako im je *koren* delimično atrofiran. *Kurzivno* predstavljena svojstva i sposobnosti pokazuju, koja su strukturalna i funkcionalna obeležja potrebna za funkcionisanje ovog lista. Biljka se ne može odreći nijednog od ovih obeležja, jer su joj sva potrebna za usvajanje hrane životinjskog porekla.

Kako bi u ovom slučaju mogao da izgleda prvi korak evolucije, mutacija, koja je svojim nosiocima obezbedila selektivnu prednost u preživljavanju? (uporedi: slika 6.2) Samo selektivno pozitivni mutant bi u populaciji »predaka mesožderke« imao šansu da se raširi. Pre nego što ukratko razmotrimo neke mogućnosti, moramo se podsetiti da su mutacioni događaji potpuno neusmereni i da različite mutacije (u različitim jedinkama, odnosno njihovim različitim genima ili u različitim vremenskim periodima) ne stoje u dokazanoj međusobnoj vezi. »Slaganje« različitih mutacija veoma je redak događaj, jer nema utvrđene ciljne usmerenosti u evolutivnim zbivanjima. Živa bića ne mogu »čekati« određene buduće mutacije. Osim toga u svako vreme obavezno treba uzeti u obzir, da se selektivno neutralne mutacije ne održavaju. Mogu se, doduše, slučajno raširiti u populaciji (genetički drift); ali pošto se na-

stanak neke nove strukture ne može objasniti neutralnim mutacijama, za sada nećemo obraćati pažnju na njih (vidi: IV.7). Konačno, prelazne forme ne smeju nikada ispoljavati negativnu vrednost selekcije, znači ne smeju biti štetne. Takvi oblici ne bi mogli da prežive; bili bi eliminisani stabilizirajućom, odnosno negativnom selekcijom.

Uzmimo na primer, da je neka prva mutacija u pravcu današnjeg oblika biljke *Nepenthes* promenila oblik lista kod predaka. Takva promena bila bi nekorisna sve dok se i preostala svojstva funkcionalnog lista ne bi podesila. Nekoristan oblik lista (moglo bi se zamisliti udubljenje) ne bi se selekcijom zadržao u populaciji pre nego što nastupe i druge potrebne promene. Počnimo umesto toga da razmatramo nastanak sposobnosti sinteze sokova za varenje. Jedna tako složena promena sigurno nije dostižna jednim jednim korakom mutacije. Ali čak i ako to pretpostavimo, ova sposobnost opet je beskorisna, sve dok biljka ne razvije sposobnost izlučivanja sokova za varenje u spoljnu sredinu, resorpciju svarenih životinjskih materija u svoju unutrašnjost i preradu ovih materija u svojevrstne biljne materije. Osim toga insekti ne bi bili primamljeni ako nema signalne boje. Time bi ulov insekata bio vrlo mali, da bi se energetski isplatio toliki aparat.

Na isti način moguće je analizirati i ostale pretpostavljene prve korake mutacija. Možemo zaključiti sledeće:

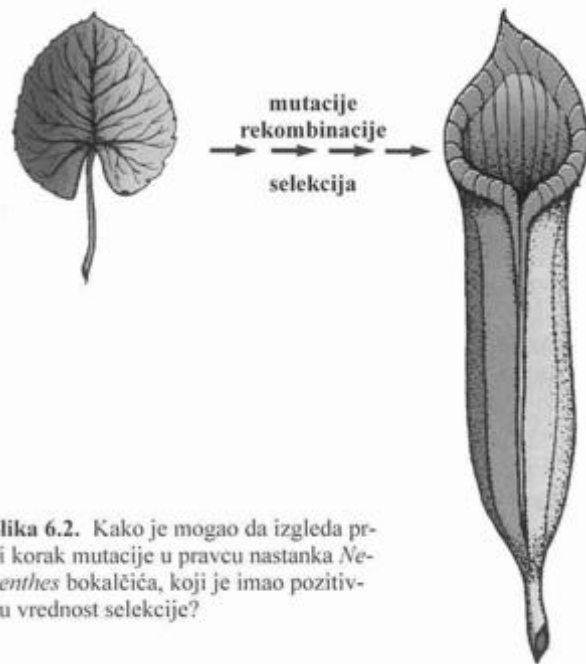
Selektivna prednost postoji samo u stanju potpuno formiranog i kompletiranog složenog novog svojstva; »nedovršeni« medustepeni biološki su bezvredni i eliminišu se stabilizirajućim dejstvom prirodne selekcije.

Prirodna selekcija, u darvinističkom smislu, ne samo da ne može objasniti nastanak dotičnih struktura, već bi čak morala i da ih spreči.

Sintetička teorija, do danas, u ovom konkretnom primeru, nije predložila ideju o tome, kako je mogla da teče evolucija.

Slušne koščiće kod sisara

Drugi primer, o kome će se detaljno govoriti, tiče se hipotetičkog preobražavanja kosti zgloba vilice quadratum i artikulare gmizavaca u slušne koščiće čekić i nakovanj kod sisara. Ovde se ne radi o novom stvaranju neke strukture, već o postulara-



Slika 6.2. Kako je mogao da izgleda prvi korak mutacije u pravcu nastanka *Nepenthes* bokalčića, koji je imao pozitivnu vrednost selekcije?

nom obimnom preobražavanju već postojećeg (sl. 6.3; uporedi sa slikom 10.17).

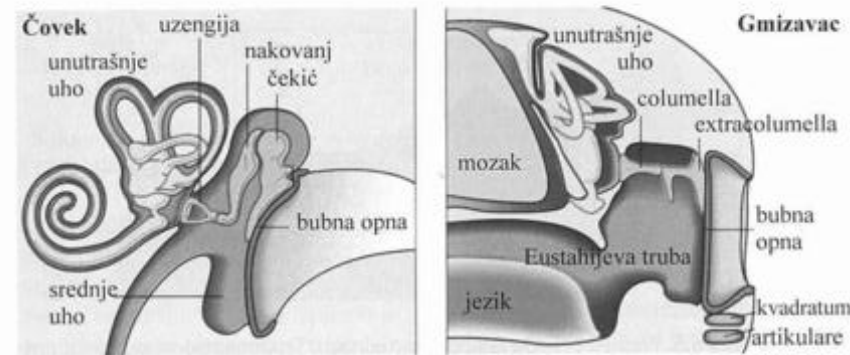
Na osnovu podataka uporedne embriologije, *quadratum* odgovara nakovnju, *artikulare* čekiću i *columella* uzengiji (uporedi: V.9.1; V.10.5). Teorijski problem evolucije pojavljuje se sada, kao pitanje kako se moglo odvijati evolutivno preobražavanje kostiju zgloba vilice gmizavaca?

Pod tom pretpostavkom dolazimo do sledećih poteškoća:

- Premeštanje kostiju zgloba vilice iz primarnog zgloba vilice imalo bi za posledicu smetnju u funkciji žvakanja i bilo bi sprečeno delovanjem prirodne selekcije. Istina u prošlosti su postojali gmizavci iz grupe *Therapsidae* slični sisarima, koji su imali po dve kosti na zglobovima gornje i donje vilice (vidi sliku 13.23), tako da bi se teorijski kod ovih životinja bilo moguće odreći jedne od dve kosti. Međutim, ako prihvatimo da su zaista postojala živa bića kod kojih je došlo do takvog funkcionalnog prelaza (međuforme ili prelazne forme), na šta su evolucioniisti prisiljeni, teškoće se samo pomeraju:

- Koji pritisak selekcije bi mogao dovesti do uključivanja još dve druge kosti na već funkcionalni zglob vilice?

- Ako je posedovanje dodatnih kostiju na zglobovima vilice predstavljalo prednost u borbi za opstanak, onda bi izmeštanje ovih kostiju iz područja zgloba bilo štetno i to bi bilo sprečeno.



Slika 6.3. Region srednjeg uha kod čoveka i gmizavaca. Kod reptila u prenosu zvuka u srednjem uhu učestvuje samo jedna slušna košćica, columella, kod sisara su to tri koščiće: čekić, nakovanj i uzengija. (Prema ROMER & PARSONS 1991)

- Osim toga, možemo se zapitati kako je selekcija dovela do toga, da su obe koščiće završile baš u srednjem uhu. Ako je to posledica genetičkog drifta, zašto takvog alelskog potencijala nema kod današnjih gmizavaca?

- Konačno, mora se misliti i na to, kako je za vreme (postepenog) doseljavanja koščića u srednje uho mogao biti osiguran prenos zvuka? Veza između columele i bubne opne kod gmizavaca, očigledno je u jednom trenutku evolucije ka sisarima morala biti prekinuta. Ti procesi trajali su generacijama. Teško je zamisliti prednost u preživljavanju gluvih gmizavaca, tj. predaka sisara, u odnosu na vrste koje su i dalje imale sluh kakav imaju današnji gmizavci.

Tu još nije uzeta u obzir činjenica da slušne kosti nisu jedine strukture koje su obavezno pogodne ovim preobražajem. Živci, mišići i tetive morali su da dožive promene u svojoj građi. Osim toga, pretpostavlja se da slušni aparat i aparat za žvakanje podležu uticaju sasvim različitih regulatornih gena, tako da je teško zamisliti selektivni pritisak koji bi istovremeno uticao na obe strukture i funkcije (uporedi teoriju sistemske evolucije, III.6.3.7). O tome ne vredi ni spekulirati.

Žaba čiji se punoglavci izležu u njenom stomaku – *Rheobatrachus silus*

Žaba *Rheobatrachus silus* koja živi u Australiji (slika 6.4) izleže svojih otprilike 25 punoglavaca u svom želucu. Ovo je jedna od najkomplikovanijih i



najneobičnijih formi nege legla. U tu svrhu želudac se privremeno delimično preobražava u matericu. Oplodena jaja ženka pojede i ona se u želucu razvija u mlade žabe. Mladi napuštaju majku kroz njena usta. Za vreme ležanja, želudac mora potpuno da obustavi svoju normalnu funkciju. Teško je pretpostaviti postepeni razvoj ovog naročitog načina ležanja. Prelaz nije mogao da bude postepen. To stoji čak i ako uzmemo u obzir činjenicu da ima žaba koje legu svoje mlade u vazdušnoj kesi mužjaka. Želudac, međutim, u jednom trenutku može biti ili samo organ za varenje ili samo pandan materice.

Svaki složeni organ živog bića otkriva osnovnu teškoću da se njegov nastanak, makar i samo spekulativno, objasni. Koraci prema nastanku novog organa su rasipanje materijala i energije, dok organ nije tako funkcionalno spreman, da se može govoriti o selektivnoj prednosti vlasnika organa u odnosu na jedinku koja ga ne poseduje. Rasipanje materijala i energije organizmi mogu sebi dozvoliti u najboljem slučaju u uskim granicama. (Izuzetak su reprodukcioni procesi, koji se kod većine živih vrsta, bar u nekoj fazi, odlikuju velikim rasipanjem materijala i energije, komentar prevodioca.)

Pejzaž adaptivnih vrednosti (fitnes pejzaž)

Da bi se procesi evolucije mogli bolje prikazati, Seval Rajt (Sewall WRIGHT) je stvorio kovanicu – *fitnes pejzaž* (slika 6.5). *Pozitivna selekcija* dovođi populaciju u pejzažu adaptivnih vrednosti do osvajanja »brega«. *Negativna selekcija* vuče populaciju, da »potone« u dolinu. Genetički *drift* dozvoljava populaciji da besciljno luta velikim rastojanjima u ravnicima. U svim slučajevima brzina kojom se neka populacija kreće u pejzažu adaptivnih vrednosti, određena je tipom i brojem mutacija. Svi ovi procesi principijelno spadaju u mikroevoluciju.

Sl. 6.4. Žaba čiji se punoglavci izležu u njenom želucu *Rheobatrachus silus*. (Michael J. TYLER 1983)

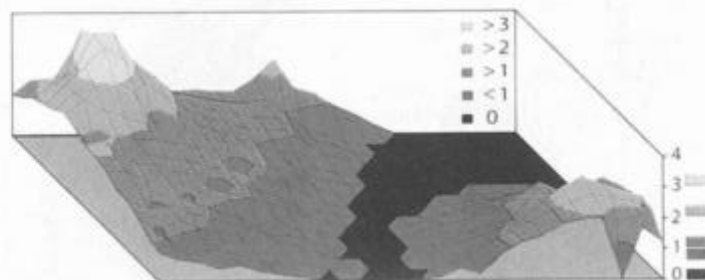
Teorije o makroevoluciji daju sasvim određene iskaze o strukturi pejzaža adaptivnih vrednosti. *Sintetička teorija* tvrdi, da postoji stalni put upravljen nagore, na kojem se redom ili istovremeno stižu mnoga obeležja. Pejzaž posmatran očima sintetičke teorije, sadrži samo malo »dolina«, često se račva i konačno vodi do mnogih živih populacija, koje sede relativno visoko na »brdima«. *Neutralna teorija* (→ III.6.3.5; IV.7.1.3) naprotiv smatra da su doline češće i važnije. *Punktualizam* je noviji teorijski koncept koji znači, da su putevi od relativno stabilnog visokog platoa do sledeće stabilne visoravni veoma kratki ili bar tako brzo pređeni da nisu ostavili trajne tragove. Isto tako i sve druge teorije postanka daju implicitne izjave o pejzažu adaptivnih vrednosti. Model osnovnog tipa (→ II.3.4) tvrdi, da je svaki osnovni tip jedan breg, koji je od ostalih osnovnih tipova previše udaljen, da bi mikroevolutivni procesi neku populaciju mogli dovesti od jednog osnovnog tipa do drugog, tj. sa brega na breg.

Pejzažno prikazivanje ima primenu i izvan biologije, u tehničkim sistemima, koji su takođe podložni procesima prilagođavanja koji se donekle mogu uporediti sa evolucijom. Kako se međutim tehnički sistemi ne reprodukuju sami, inženjeri uvode meru prilagođenosti tehničkih rešenja potrebama (→ III.6.2).

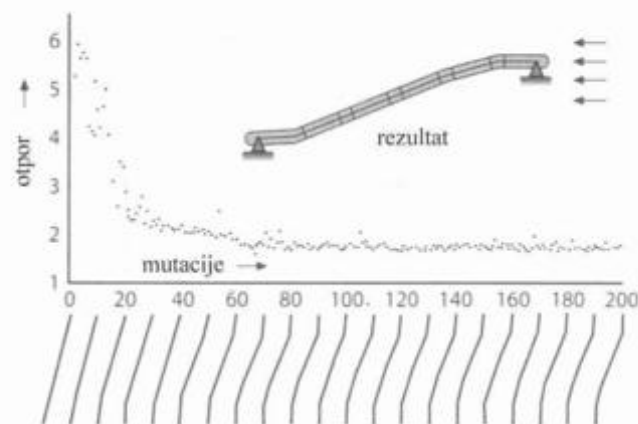
Zaključci

1. Prilikom obrazovanja novih organa i struktura selektivnu prednost imaju gotove, funkcionalne forme; nedovršene i nefunkcionalne međuforme nestaju dejstvom stabilizujuće selekcije.

2. U evolucionom modelu obrazlaganje selektivne prednosti jedne funkcionalne strukture obično se smatra potpuno dovoljnim, da bi se slučajni nastanak te strukture podrazumevao. Pri tome nije obraćena pažnja na verovatnoću nastanka. Zbog toga što biološka vrednost organa proizilazi tek iz zajedničke međugre mnogih različitih funkcija, organa i gena, za nastanak bi bile potrebne mnogobroj-



Slika 6.5. Pregled pejzaža adaptivne vrednosti. Trodimenzionalni prostor projektovan je na jednoj ravni; y-osa prikazuje apsolutnu vrednost prilagođenosti izražene kroz efikasnost reprodukcije genotipa u jedinici vremena za određenu životnu sredinu. Ako se živa bića uopšte ne razmnožavaju (crno), onda su praktično izumrla. Razmnožavanje manje od 1 (crveno) vodi sigurno u izumiranje, jer smanjuje veličinu populacije. Kod apsolutnih adaptivnih vrednosti preko 1 (zeleno) osigurano je preživljavanje ili prosta reprodukcija.



Slika 6.6. Evolutivna strategijska optimizacija zglobne ploče na koju deluju kosa strujanja. (prema RECHENBERG 1994)

ne mutacije koje bi kooperativno delovale. Takve mutacije su nepoznate.

3. Istraživanje uzroka evolucije do danas nije uspeo da pruži objašnjenje slučajnog nastanka bilo kojeg organa.

6.2. Evolucija tehničkih sistema

Kada se strategija evolucije prenese na tehničke sisteme, takođe treba početi od već postojećih osnovnih struktura. Klasičan primer navešćemo iz HOFF & MIRAM (1979, s.71; slika 6.6):

»Zglobna ploča izložena bočnim strujama treba da dobije formu koja garantuje najmanji mogući otpor strujanju. Pri tome zadnja tačka naleganja leži za četvrtinu dužine ploče ispod prednje. Polazna situacija je ispruženi oblik ploče. Ploča je podeljena u šest površina jednake veličine; zglobovi na lini-

Varijacije (mikroevolucija) —?— Transformacija (makroevolucija)

Slika 6.7. Da li se na osnovu varijabilnosti može izvesti bilo koja makroevolutivna transformacija?

jama dodira mogu pomoću uređaja promeniti međusobni ugao na 51 mestu. U eksperimentu izvršenom u vazдушnom tunelu ispitana je otpornost ploče, pri čemu se podešenost uglova menja na slučajan način. Položaji koji daju dobre rezultate se zadržavaju, a negativne varijante odbacuju ... Nakon otprilike 200 »mutacionih koraka« dobija se »idealni oblik ploče za date uslove«.

Princip mutacija – selekcija (promena položaja zglobova – izbor na osnovu manjeg otpora) ovde se može lepo primeniti. Međutim, ovi eksperimenti zasnovani su na osnovnoj funkcionalnoj strukturi, koja se pod određenim uslovima može optimalno prilagoditi zadatim parametrima sredine. Radi se dakle o modelu koji egzaktno odgovara procesima *specijalizacije* (upoređi: III.5.1.2).

Ovakvi pokušaji iznalaženja optimalnih rešenja na principu evolutivnog pristupa, uspešni su samo onda, ako se sledeći pozitivno selekcionisani međustepen može proizvesti na osnovu postojećih mehanizama mutacija u prihvatljivom vremenskom intervalu. Međutim, to uvek nije slučaj ni za tehničke kao ni za biološke sisteme. Od devedesetih godina intenzivnije se primenjuje princip evolutivnog modelovanja tehničkih sistema pomoću kompjutera. Na vrlo efikasan način iznalaze se optimalna rešenja za bezbrojne tehničke probleme, i sve jasnije se uočavaju i konceptualna ograničenja ove vrste evolucije. Ako nisu zadate pogodne osnovne strukture, odgovarajući mehanizmi mutacija i rekombinacija, stope mutiranja, odgovarajući kriterijumi selekcije i veličine populacija, izostaje željeno prilagođavanje i često dobije rezultat koji je, doduše, bolji od svih sličnih predloga, ali još uvek daleko od optimalnog rešenja (lokalni optimum).

Potrebno je dakle »Know-How« (znati kako), sačiniti dobre evolutivne programe. Iako je upravo ova vrsta znanja potrebna za razumevanje makroevolutivnih procesa, još uvek nije pronađen program kojim bi se mogli imitirati ovi procesi. U istraživanju veštačke inteligencije ovo je poznato kao »okvirni problem«; na primer, ako neki kompjuter bez znanja ishoda, treba da izračuna koja je reakcija optimalna u slučaju požara, onda mu za taj posao nije od koristi program koji može dokazati da je 173

dugi vremenski periodi
faktori evolucije (mutacije, selekcija) —?— MAKRO evolucija
prostori

Slika 6.8. Vreme kao »faktor evolucije«

prost broj. Analogno tome, makroevolucija ne napreduje, ako se određena nepovoljna mutacija uvek iznova proizvodi i odbacuje.

6.3. Pretpostavke o makroevoluciji

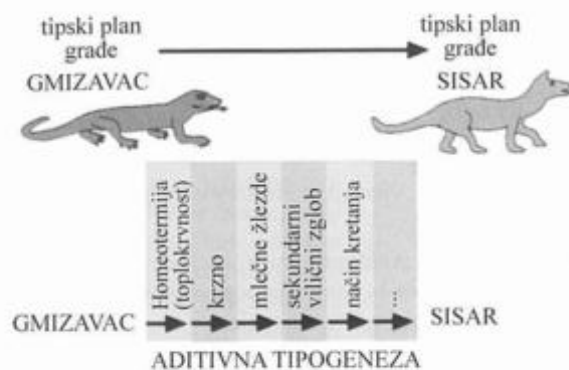
Dosadašnja izlaganja u ovom delu pokazala su da se na osnovu empirijskih nalaza i teorijskog proučavanja (kao na primer u III.6.1) ne može zaključiti ništa o mehanizmima makroevolucije.

U istraživanju mehanizama evolucije često se poseže za argumentom, da zbog faktora vremena koje je u slučaju makroevolucije enormno dugo, eksperimentalna istraživanja mogu obuhvatiti samo mikroevolutivno područje. Ipak, na osnovu saznanja iz eksperimentalnih istraživanja mikroevolucije, mogu se izvesti dalekosežni zaključci o makroevoluciji (slika 6.7).

Zato će u ovom poglavlju biti reči o daljoj teorijskoj argumentaciji makroevolucije. Najpre ćemo obraditi argumente koji se tiču sintetičke teorije (III.6.3.1-4), a zatim ćemo preći na objašnjenja i ocene postavki, koje predstavljaju proširenja sintetičke teorije ili alternativne teorije evolucije (III.6.3.5-7).

6.3.1. Faktor »vreme«

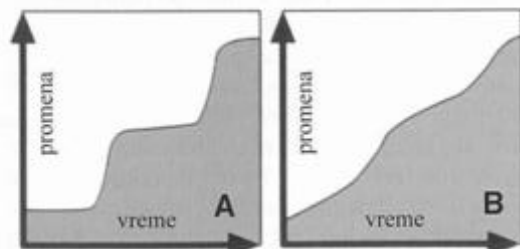
Često korišćen argument koji treba da prevaziđe teškoće objašnjenja sintetičke teorije, govori da se kod makroevolutivnih procesa moraju naročito uzeti u obzir dugi vremenski periodi koji su stajali na raspolaganju evolutivnim procesima. »Vreme« se takođe uvodi kao novi faktor evolucije (slika 6.8). Tako se stiče utisak, da dugi vremenski periodi nemoguće mogu učiniti mogućim i neverovatno verovatnim. Niko od zagovornika, međutim, ne daje objašnjenje, kako se nešto naučno može prihvatiti kao moguće, ako još nikada nije viđeno (obrazovanje tipova dugim mikroevolutivnim procesima ili sasvim nepoznatim procesima). Prema današnjem stanju prilika u istraživanjima uzroka evolucije, na osnovu mikroevolutivnih procesa ne može se objasniti obrazovanje novih tipova, odnosno makroevolucija. **Primena uniformističkog pristupa** (»sadašnji procesi su ključ za razumevanje procesa u prošlosti«)



Slika 6.9. Aditivna tipogeneza. Prelazne forme u okviru makroevolucije u nastajanju novih tipova predstavljaju se tako, kao da pojedinačne nove strukture nastaju postepeno. Odbaran redosled sabiranja novih struktura na primeru prelaska gmizavaca u sisare je proizvoljan. (→ VI.13.6)

dozvoljava samo zaključak, da su i raniji mutacioni događaji tekli u okviru uskih granica. Činjenica, da nisu nađeni naročiti mehanizmi makroevolucije, ne može biti dokaz da su za makroevoluciju odgovorni mikroevolutivni procesi. To je začarani krug, jer da bismo prihvatili stav da su za makroevoluciju odgovorni mikroevolutivni procesi, prethodno moramo prihvatiti preduslov da se makroevolucija uopšte dogodila, a mi upravo to želimo da dokažemo. Zato ovaj argument nije validan u naučnom i logičkom smislu, iako se uprkos tome često može čuti u evolucionističkim krugovima. (Evolucionisti prosto postuliraju da se makroevolucija dogodila i to uopšte ne dovode u pitanje iako nemaju nijedan argument; komentar prevodioca.)

Pojmovi kao što su »paralelna evolucija« (sličan tok evolucije u različitim linijama razvoja), »ortogeneza« (evolucija prema nekom prividnom cilju, npr. evolucija kopita kod konja) ili »ireverzibilnost« evolucije (jednosmernost evolucije, Določev zakon) ne doprinose rešenju problema makroevolucije; radi se samo o teoretskim opisima evolucije ili interpretacijama određenih nalaza, koji se isto tako mogu tumačiti i modelima stvaranja. Teorija evolucije mora da objasni makroevolutivnu usmerenost prirodne selekcije i međustadijume, inače ni



Slik 6.10. Punktualni (A) i gradualni model (B)

ekstremno dugi vremenski periodi ne mogu doprijeti rešenju problema (uporedi: IV.7.4).

6.3.2. Teorija aditivne tipogeneze

Teorija aditivne tipogeneze je još jedan pokušaj rešavanja problema »makroevolucije«. Pod **aditivnom tipogenezom** podrazumevaju se sledeće hipoteze: novi oblici organizacije *ne* nastaju *istovremeno* sa promenom *svih* datih obeležja organizacije, već postepenom zamenom ili promenom *pojedinih* obeležja. Tek posle dužeg vremena, sabiranjem pojedinih obeležja, nastaje novi tip organizacije (slika 6.9).

Na primer, prema ovoj predstavi prilikom razvoja sisara iz gmizavaca, različita tipična obeležja sisara kao što su: krzno, mlečne žlezde, tri slušne koščiće, način kretanja itd. razvijali su se postepeno. Ovaj proces je po evolucionistima uočljiv na fosilnim nalazima sisarolikih gmizavaca (uporedi: VI.13.6). Kao argument za ispravnost ove hipoteze često je pominjano postojanje **prelaznih oblika** (→ okvir s.218). Ovakve forme objedinjuju obeležja dveju velikih taksonomskih grupa (uporedi: VI.13.5). Evolucionisti previđaju da samim postojanjem takvih fosila ili živih predstavnika, ni u kom slučaju nije dokazano da je u pitanju povezanost pokreta, tj. da ne postoji dokaz da su ta bića međusobno povezana zajedničkim pretkom. Proces obrazovanja *novih* obeležja organizacije i u teoriji aditivne tipogeneze i dalje ostaje nerazjašnjen, kao što to pokazuje primer nastanka slušne koščiće kod sisara (vidi: III.6.1). Teorija aditivne tipogeneze deli problem nastanka novog tipa samo na mnogobrojne pojedinačne, nerešene probleme evolutivnog nastanka novih struktura.

Osim toga ova koncepcija nije realna zbog negledavanja međusobne zavisnosti organa i struktura živih bića (uporedi: III.6.3.7). Nezavisna evolucija pojedinih delova tela u mnogim slučajevima,

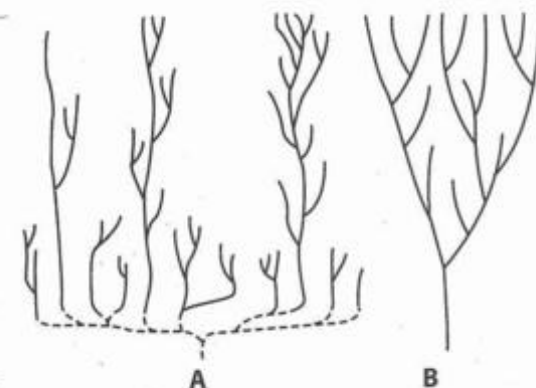
uopšte nije zamisliva zbog činjenice realnosti biološke jedinice kao celine.

U vezi sa tim značajno je pomenuti i jedan drugi često navodeni primer – nastanak oka. U okviru teorije evolucije čine se pokušaji da se nastanak ovog složenog organa učini razumljivim putem funkcionalnih prelaznih formi: kao polazna tačka razvoja uzima se jedan snop optičkih ćelija, i u skladu sa tim smatra da je dalji razvoj vodio preko očne mrlje, peharastog i jamičastog oka do očnog meška sa sočivom. Postojanje ovih različitih stepena organizacije je potrebno, ali ne i dovoljno kao uslov za prihvatanje ideje o postepenom razvoju oka. Nabrojanjem zamišljenih prelaznih formi nisu objašnjeni *prelazi* od stepena do stepena i genetičke promene koje bi stajale u pozadini celog procesa. Tačna analiza ovog primera koju je uradio LONNIG (1989) pokazuje, da ovde nema *kontinuiteta* koji evolucionisti žele da prikažu. (Primeri funkcionalnih međustadijuma za objašnjenje nastanka meškolikog oka kod kičmenjaka, pozajmljeni su iz najrazličitijih taksona širom životinjskog carstva. Nikada, ni na osnovu fosilnih nalaza, nije pokazano da su slični međustadijumi postojali u liniji koja vodi ka nastanku kičmenjaka. Životinje koje evolucionisti smatraju precima kičmenjaka uopšte nemaju oči, a najprimitivniji kičmenjaci već imaju meškoliko oko. Tako je primena funkcionalnih prelaznih formi nedokazana fikeija; komentar prevodioca.)

6.3.3. Brza evolucija u kratkim vremenskim periodima

Mnogi naučnici priznaju da za makroevoluciju ne postoji zadovoljavajuće tumačenje i da na osnovu fosila ne može biti direktno dokazana (→ VI.13). Mnogi su svesni da objašnjenja sintetičke teorije ne daju odgovor na pitanje o makroevoluciji. Neki od njih, zbog nedostatka prelaznih formi, koje bi dokumentovale nastanak novih svojstava, kao i zbog činjenice da fosili uvek predstavljaju gotove tipove, nude sledeće objašnjenje:

Razvoj u nove sistematske grupe (i time razvoj evolutivnih novina) uvek se događao lokalizovano i u malim populacijama, u kojima je naročito moglo doći do izražaja dejstvo genetičkog drifta. Razvoj je prema tome mogao da protiče bitno brže nego u velikim populacijama, a prelazni oblici postojali bi samo u kratkom vremenskom periodu. To bi bilo objašnjenje zašto su pretpostavljeni prelazni oblici retko zastupljeni u fosilnom zapisu. Usled toga verovatnoća fosilizacije prelaznih oblika bila bi veoma mala, štaviše, na osnovu ovog koncepta se očekuje da se ne mogu ili skoro ne mogu naći pre-



Slika 6.11. Gradualistička (A) i punktualistička (B) predstava evolucije prikazana modelima evolutivnog stabla. (Prema GOULD 1991)

lazni oblici. Osim toga, u područjima osvajanja praznih ekoloških niša, pritisak prirodne selekcije bio bi slabiji usled nepostojanja konkurencije, usled čega bi se u genskom pulu kolonizatora moglo zadržati više mutacija, tako da je više sirovinskog materijala stajalo na raspolaganju evolutivnom napretku.

Ova argumentacija zasniva se na pretpostavkama, a ne na empirijskim nalazima. Činjenica je da prelazni oblici nedostaju u meri koja je neočekivana i neugodna za teoriju evolucije (→ VI.13). Zato su mnogi evolucionisti rado prihvatili ideju koja pretpostavlja da ovih prelaznih oblika nije ni bilo. Ideja o tome da su prelazne forme uopšte postojale, proističe iz ideje *teorije* evolucije, a ne na osnovu utvrđenog *činjeničnog* materijala. Zato ova postavka nije prepuštena naučnoj proverbi (→ I.1.1). O procesima, koji nisu posmatrani ili u bilo kom vidu dokumentovani, može se spekulirati na različite načine. Poznato je da male populacije mogu doživeti veoma brzu promenu učestalosti alela, ali takvi procesi su u domenu mikroevolucije (→ III.5.1). Zato nisu podesni kao dokaz u korist brzih faza makroevolucije u malim populacijama. Genetički drift ne pruža objašnjenje za proces evolutivnog napretka i formiranje novih struktura. On objašnjava brzu *mikroevoluciju*. Genetički drift uvek izaziva samo promenu učestalosti alela, a ne nastanak novih gena (uporedi: III.5.1). Ograničeno dejstvo prirodne selekcije za vreme kolonizovanja novih životnih prostora, takođe ne može da objasni korake makroevolucije.

Punktualizam

Ideja o »eksplozivnim« fazama evolucije dosta dugo je prisutna. U novije vreme ta ideja razrađena je u **punktualizam ili model isprekidane (skokovite) ravnoteže**. (GOULD & ELDREDGE)

Zastupnici punktualizma tvrde: »Evolucione promene uvek su se dešavale u kratkim periodima ukupno proteklog vremena. Preobražavanje se odvijalo brzo, u geografski tako usko ograničenim područjima, da našim nedovoljnim nalazima fosila nije dokumentovano.« (STANLEY 1983, s.15) Nasuprot tome, uobičajeni **gradualistički** pogled sintetičke teorije o evoluciji polazi od toga, da evolucija teče prilično ravnomerno u malim koracima. Kao dokaz za teoriju isprekidane ravnoteže uzimaju se pravilni diskontinuiteti u fosilnom zapisu (iznenadno pojavljivanje uvek već »gotovih« organizama u istoriji Zemlje i nedostatak prelaznih oblika; uporedi: VI.13), kao i posmatranje brzih mikroevolutivnih procesa u okviru vrlo kratkih vremenskih perioda (slika 6.10 i 11).

Punktualističko tumačenje ovih činjenica stoji u boljoj saglasnosti sa paleontološkim podacima nego gradualističko, ali ni ono ne može da objasni makroevoluciju. Punktualizam tvrdi sledeće:

1. Brza dešavanja evolucije mogu se objasniti posmatranjem mikroevolutivnim procesima. (Za one koji žele da detaljnije prouče ovaj koncept, preporučujemo STANLEY 1983.)

2. Ključne faze evolucije nemaju paleontološke dokaze zbog velike brzine i prostorne lokalizovanosti. (O događanjima o kojima se (prema obrazloženju punktualista) ništa ne zna, može se po volji spekulirati, ali to nije domen prirodnih nauka.)

6.3.4. Preadaptacije

Teškoće u objašnjavanju nastanka neke filogenetski nove strukture, pojedinci često pokušavaju da uklone prihvatanjem takozvane »preadaptacije« (preprilagođenja) odnosno pokušavaju da pronađu dokaze. U *Lindner Biologie* stoji (BAYRHUBER & KULL 1995, s. 429):

»I neutralni, ili na početku štetni geni ili kombinacije gena mogu se prilikom promene uslova životne sredine ili prilikom ulaska u novi životni prostor pokazati kao korisni. U tom slučaju govori se o preadaptaciji, jer već unapred postoji potencijal prilagođavanja na nove uslove okoline.«

Umesto »preadaptacije« povremeno je u upotrebi i nešto prikladniji pojam »predispozicija«. Ovaj termin je podesniji zbog toga što prilagođavanje budućim uslovima iz okoline prema sintetičkoj

teoriji evolucije nije moguće. Neke preadaptacije (ostajemo kod uobičajenog termina) su **mikroevolutivno objašnjive**. Na primer, nastanak snežnih koški ili polarnih medveda od obojenih predaka. Preadaptacija se u ovom slučaju ogleda u tome, da u populacijama uvek iznova nastaju albino mutanti (mutanti bele boje), koji su obično eliminisani selekcijom, ali u snežnoj životnoj sredini imaju prednost jer su kamuflirani. (Ovde opet imamo tipičan primer »relativne vrednosti« mutacije koja zavisi od uslova u životnoj sredini; uporedi: III.5.2.3.)

U drugim slučajevima nije tako jednostavno objasniti preadaptacije. Uzmimo primer prelaza kičmenjaka iz vode na kopno (uporedi: VI.13.3). Pri tome bi trebalo da preadaptacije igraju važnu ulogu. Argumentacija otprilike glasi ovako:

Kao uslov za prelazak na kopno bio je potreban čitav niz organizacionih promena u telu ribolikih predaka. Na primer, morali su da se menjaju disajni organi. U diskusiji se, jednostavnosti radi, ograničavamo samo na ovu promenu. Ona je mogla da se dešava samo u malim koracima kroz selekciju povoljnih mutacija. Kao najverovatnija polazna grupa razvoja kopnenih kičmenjaka uzimaju se ribe šakoperke *Crossopterygii* (→ VI.13.3), koje su živele u devonskoj eri (paleozoik) u plitkim, slatkim vodama sa malo kiseonika (što se zaključuje iz okamenjenih ostataka prapratne faune). Ove ribe su osim škrga imale i jednostavna pluća, pomoću kojih su mogle da udišu vazduh. Zbog ove sposobnosti šakoperke su bile prilagođene u skladu sa svojim aktuelnim životnim uslovima, ali su bile i preprilagođene za život na kopnu. Već postojeća jednostavna pluća mogla su onda na osnovu pritiska prirodne selekcije na kopnu postepeno da se poboljšavaju.

U ovom primeru objektivne činjenice sastoje se od anatomskih dokaza da su šakoperke bile prilagođene uslovima sredine u kojoj su živele. Interpretacija u smislu preadaptacije naknadno je moguća, međutim nije obavezna. Ona čini da pretpostavljeni razvoj zvuči logično, ali ne nudi objašnjenje daljeg evolutivnog razvoja preadaptiranih organa. Takvo prilagođavanje je potreban, ali nedovoljan uslov za evolutivni postupni prelaz života iz vode na kopno. Sa pozivanjem na preadaptacije nije rešen **mehanizam** makroevolutivnog nastanka preadaptirane strukture: kako su nastala jednostavna pluća šakoperke, i kako su od toga nastali složeni organi za udisanje atmosferskog kiseonika, koje srećemo kod kopnenih kičmenjaka? Ovde se moraju pretpostaviti mnogobrojne nove funkcije gena. Za istraživače mehanizama evolucije ostaje otvoreno pitanje ka-

Dvostruke funkcije

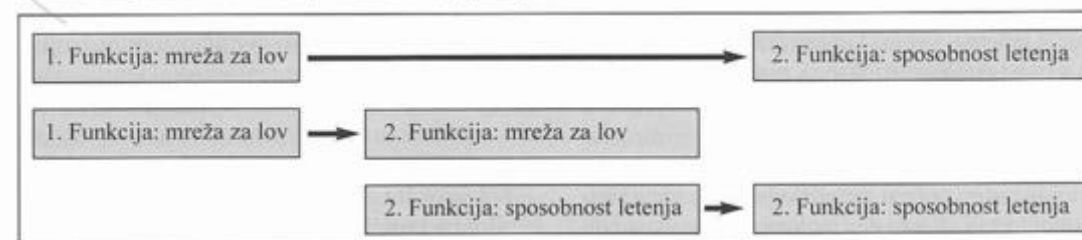
Problem nastanka novih složenih struktura sastoji se u tome, što su začeci svake nove strukture nefunkcionalni i kao takvi štetni po organizam pa ih prirodna selekcija eliminiše. Tako se razvoj novih struktura sprečava u samom početku. Da bi ovaj problem bio izbegnut, Volmer (VOLLMER) (1986) predlaže makroevoluciju pomoću dvostrukih funkcija. »Dvostruke funkcije« treba da popune praznine u objašnjavanju makroevolucije. Pod dvostrukim funkcijama podrazumeva se zapažanje, da organi obično ne vrše samo jednu, već više funkcija. Tako se na primer, smatra da su se plućne kesice u ribama šakoperkama obrazovale kao izraštaji jednjaka. Paralelno sa vršenjem svoje osnovne funkcije, u delu jednjaka mogla se razviti nova funkcija: Zid jednjaka je upotrebljen kao tkivo za apsorpciju atmosferskog kiseonika. Time je jednjak dobio dvostruku funkciju. Drugi primer: ptičja krila su morala – gledano očima evolucionizma – pre svoje funkcije za letenje, da ispunjavaju druge zadatke, koje su i nedovršene mogla da obavljaju na primer, usporavanje pada po principu padobrana i jedrenja. Tek kasnije treba da nastupi sposobnost letenja kao dodatna funkcija (dvostruka funkcija). Ptičje perje je u skladu sa tom zamisli moglo primarno da služi kao sredstvo zaštite od hladnoće i kao mreža za lov, tako da je funkcija letne površine nastala tek kasnije.

Koncept dvostruke ili višestruke funkcije je korak, kojim je izbegnuta kritika upućena sintetičkoj teoriji u odnosu na stabilizujuće dejstvo prirodne selekcije koja bi onemogućavala makroevoluciju. Problem nastanka novog time nije rešen, već samo umanjen. Teorijska konstrukcija dvostrukih funkcija treba da, po mogućnosti, učini što manjim pojedinačne selektivno korisne korake evolucije. Korak ka nastanku pluća deli se u manje korake. Ipak, ostaje neobjašnjen mehanizam sticanja sposobnosti apsorpcije kiseonika kroz zid jednjaka. Kako su nastale nove funkcije gena? Kakvu su selektivnu prednost imala prva mala ispupčenja

(evaginacije) na jednjaku? Što se tiče porekla perja od krljušti gmizavaca, koje je toliko složeno i drugačije od krljušti, da je teško zamisliti njegov razvoj i prelazne forme. Čak i da prihvatimo da je prvobitna uloga perja bila termoregulatorna, za to bi bile dovoljne jednostavne dlake kao što to dokazuju sisari. Sa druge strane, i najsavršenije perje ne bi omogućilo letenje, dok nije organizovano kao krilo. Ali i raspored pera koji omogućuje postizanje uzgona potrebnog za letenje, ne bi bio dovoljan bez odgovarajućih promena i dodatnog rasporeda mišića, tetiva, nerava i krvnih sudova na prednjim ekstremitetima, kao i odgovarajućih promena na mozgu koji treba da nadgleda i usaglašava sve te novonastale strukture. Koji je pritisak prirodne selekcije izveo sve ove postupke? Ovi primeri pokazuju da »dvostruke funkcije« u pojedinim slučajevima mogu smanjiti veličinu ponora za objašnjenje makroevolucije, ali bitna pitanja ostaju i dalje otvorena. Veličina problema u objašnjavanju makroevolucije ne može se dovoljno ni sagledati, ukoliko se živo biće ne posmatra kao celina sa svim soženim međudejstvima svojih sastavnih elemenata. U IV.7.4. se ovom problemu pristupa na molekularnom nivou. I tu će biti razmotrena mogućnost dvostrukih funkcija.



Takozvana »praptica« *Archaeopteryx* imala je perfektano (dovršeno) perje. (Prema PORTMANN 1976)



Da li je nastanak novih svojstava tekao preko međustadijuma dvostrukih funkcija? Bliža objašnjenja u tekstu.

ko je došlo do prelaza između riba koje dišu isključivo na škrge i šakoperki sa jedne strane, kao i kako je došlo do prelaza između šakoperki i pravih kičmenjaka sa druge strane. U vezi sa tim treba takođe imati u vidu, da današnje šakoperke nastanjuju velike morske dubine (nisu slatkovodne ribe kao što je zbog potreba evolucionističkih konstrukcija bilo pretpostavljano, dok nisu otkriveni živi primerici; komentar prevodioca) i ne pokazuju tendenciju da prelaze na kopno.

Ni pozivanje na velike promene u životnoj sredini ili na nastanjivanje novih ekoloških zona takođe nije od pomoći, jer ne govori ništa o mehanizmu evolucije, a upravo je to glavni problem u istraživanju puteva evolutivnog napretka.

6.3.5. Neutralna makroevolucija

Genetički drift je evolutivni proces koji u toku mnogih generacija menja učestalost alela. Genetički drift se javlja kod svih realnih populacija. Ovo se teorijski očekuje i eksperimentalno se može proveriti. Dok sintetička teorija evolucije ovo istina ne osporava, ipak polazi od toga, da se učestalost alela pre svega menja putem dejstva prirodne selekcije. Polimorfizmi alela bi dakle pre svega bili uslovljeni balansirajućom selekcijom (upoređi: anemija srpastih ćelija → III.5.4.1). Kada su počele analize sekvence proteina i DNK, Japanac Kimura (Motoo KIMURA) je uočio da u najvećem broju populacija ima više polimorfizama nego što bi se moglo održati selekcijom. Ako je selekcija prejaka, populacije brzo izumiru. Ovo je navelo Kimuru na ideju da genetički drift, pre nego selekcija, menja učestalost selektivno neutralnih alela. To važi za kratke i duge vremenske periode, zbog čega njegova teorija ima mikroevolutivni (→ IV.7.1.3) i makroevolutivni aspekt. Od kada je na raspolaganju sve više sekvenci (→ s. 98, internet) na osnovu kojih se grade rodoslovi, povećan je značaj neutralne teorije, koju je u međuvremenu razradio Tomoko Ota (Tomoko OHTA). Mnogi rodoslovi koriste molekularni sat (→ V.9.3), čije je postojanje predviđeno neutralnom teorijom. Ovaj sat kuca utoliko brže, što manje slučajnih mutacija selekcija uklanja iz ispitivanog sistema. Veoma kontroverzno vođena diskusija o ovim procesima još uvek nije zaključena, ipak stavovi »selektionista« i »neutralista« bitno su se približili.

Pošto se pozitivne mutacije u neutralnoj teoriji smatraju redim nego u sintetičkoj teoriji, prema neutralnoj teoriji, glavni deo makroevolutivnih zbivanja ostvaruje se preko neutralnih, preadaptivnih mutacija, koje su u nekom periodu imale (tako se

pretpostavlja) pozitivno dejstvo. Prema tome populacije su u »razuđenom« pejzažu adaptivnih vrednosti, koji karakterišu mnogi vrhovi (→ slika 6.5) na čvorištima »neutralne« mreže koja se prostire u svim pravcima, jer je zasnovana na slučajnim procesima genetičkog drifta. Usled ovog procesa u kome se mnoge neutralne mutacije održavaju (fiksiraju), makroevolucija je pretpostavljena kao proizvod njihovih interakcija.

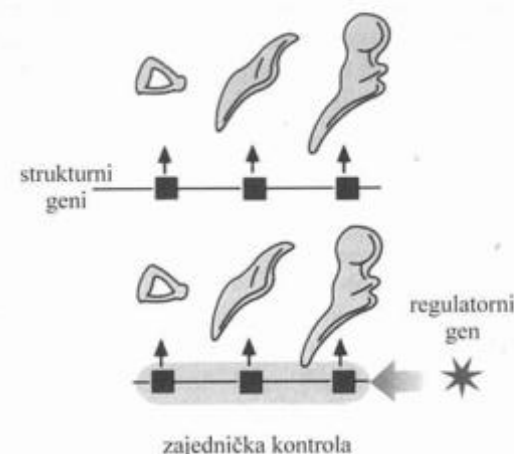
Glavni problem prilikom pokušaja ovakvog objašnjenja makroevolucije leži u tome, što većina neutralnih mutacija zapravo pokazuje neznatno nepovoljna dejstva i zato nije jasno, odakle bi se crepele mnoge neutralne, preadaptivne mutacije, potrebne za funkcionisanje ovog modela. Iako se neutralna evolucija mnogih proteina veoma detaljno istražuje, ne postoje detaljne analize pretpostavljenih preadaptivnih mutacija u vezi sa formiranjem struktura na molekularnim osnovama. A upravo ovakve analize (→ IV.7.4) su potrebne, da bi se mogao empirijski proveriti makroevolutivni deo neutralne teorije. Uspeh neutralne teorije u objašnjenjima na području mikroevolucije nije sporan.

6.3.6. Kritička teorija evolucije

Otrprike od početka sedamdesetih godina (radovi na tu temu se sreću i ranije) u Frankfurtu je pokrenuta radna grupa za filogenetiku, koja je istraživala argumente protiv klasičnih darvinističkih predstava o evoluciji prilagođavanjem organizama uslovima životne sredine.

Kritikovana je teza da je životna sredina pokretač evolutivnih promena. U granicama klasične teorije evolucije ne postoji odgovor na pitanje, zašto organizmi ostaju isti u veoma izmenjenim životnim sredinama, i obrnuto, zašto se organizmi u životnoj sredini koja je ostala ista mogu bitno izmeniti? Stav neodarvinizma ili sintetičke teorije, prema kome se organizmi oblikuju prilagođavanjem životnoj sredini tokom pretpostavljene evolucije, onemogućava razumevanje organizma kao subjekta, a ne objekta evolucije. Umesto starih, moraju se postaviti sasvim nove tvrdnje. Nasuprot darvinističkim predstavama, frankfurtska grupa deklariše svoju predstavu o evoluciji kao »kritičku teoriju evolucije«. Ona ne stoji nasuprot sistemskoj teoriji evolucije (III.6.3.7) koja je proširenje sintetičke teorije, već nastupa kao radikalno nova koncepcija shvatanja evolucije.

Šta je to što je novo u kritičkoj teoriji evolucije? Prema kritičkoj teoriji evolucije, makroevolucija se odvija kroz unutrašnja organizatorska svojstva živih bića. Konstrukcija organizma određuje,



Slika 6.12. Suština sistemske teorije evolucije je predstava da se pojedini strukturni geni koji se nalaze pod jednim regulatornim genom uvek iznova preraspoređuju, čime je omogućena zajednička kontrola i harmonična promena (evolucija) celog sklopa. Slika to pokazuje na primeru slušnih košćica: čekić, nakovanj i uzengija (s leva na desno). (Prema KASPAR 1978)

koje se mutacije mogu tolerisati i na koji način je moguće ostvariti evolutivnu promenu. Evolucija dakle nije spoljašnji fenomen zavisen od životne sredine, već je »usredsređena na organizam«: principi organizacije živih bića kao međuzavisne i povezane konstrukcije, utvrđuju moguće pravce evolucije. Iz toga proizilazi usmerenost i red evolutivnog kretanja. Sažeto rečeno: tokove evolucije ne kanališe životna sredina, nego dostignut nivo unutrašnje složenosti.

Životna sredina u kritičkoj teoriji evolucije ispoljava samo negativan uticaj koji neke varijante sprečava da budu uspešne i potiskuje ih. Životna sredina ne odlučuje primarno o sposobnosti preživljavanja, već to čini sama struktura organizma koji u toj sredini živi, kao i unutrašnji mehanizmi selekcije koji deluju u organizmu. Sama struktura živih bića dozvoljava prodor u staru i novu životnu sredinu. Okolina dakle ima pasivnu ulogu, dok su živa bića naprotiv aktivna i fleksibilna u svojim mogućnostima da koriste okolinu. Polazeći od tradicionalnog koncepta prilagođavanja životnoj sredini, sprečeni smo u razumevanju unutrašnjih, bioloških, mehanizama evolucije. Evolucijom ne upravljaju promenljivi uslovi životne sredine, već hiperprodukcija potomaka, koja izaziva konkurenciju među njima samima. Okolina ima značaj samo za diferenciranje manjih taksonomskih jedinica (upoređi: osnovni tip – varijacija, II.3.6; VII.17.3).

Koncepcija hijerarhije organizama, koju vide zastupnici teorije sistemske evolucije (upoređi: III.6.3.7), odbacuje se u korist koncepcije o ravnoteži i kretanju energije u jednom organizmu.

I prema kritičkoj teoriji evolucije važi, da mutacije generišu asortiman novih varijacija, ali organizacija živog bića i ostvarene morfološke strukture odlučuju o tome koje se promene mogu tolerisati. Organizacija celog bića, a ne nivo gena, je primarni faktor u procesu evolucije. Geni bi mogli da deluju samo u okviru jednog datog strukturalnog sklopa.

Šta konkretno kaže i po čemu se kritička teorija evolucije razlikuje od klasičnog koncepta, možemo videti na primeru ocene evolutivnog smera od »jednostavnog ka složenom«. Jednostavno građeni organizmi ne mogu se generalno razumeti kao polazni, već često moraju biti shvaćeni kao pojednostavljena i ekonomičnija forma prethodno složeno sastavljenih predaka. Na primer, hordati (Chordata; kojima pripadaju i kičmenjaci) nisu se mogli razviti iz crva sa jedinstvenom telesnom šupljinom, već se izvede iz formi koje poseduju čvrste poprečne zidove, kao što je na primer prstenasta glista (jer je to energetski mnogo manje koštalo; komentar prevodioca). Kao drugi primer naveden je prelaz od jednoćelijskog do višećelijskog organizma. Mnogoćelijski organizam prema Hekelovom (HAECKEL) modelu nije nastao sakupljanjem pojedinačnih ćelija, već je taj korak usledio tek posle izgradnje i integracije unutrašnjeg skeleta jednoćelijskih organizama. (Taj citoskelet, koji je dao čvrstinu i definisani oblik pojedinačnim ćelijama, bio je neophodan preduslov razvoja višećelijskih organizama; komentar prevodioca.)

Primerbe na kritičku teoriju evolucije: ova teorija rukovodi se nedostacima sintetičke teorije i skreće pažnju na do sada slabo zapažane i razmatrane potrebne uslove za objašnjenje evolutivnih zbivanja. Obrazloženo je da evolucija ne funkcioniše po klasičnom modelu, i da na prvom mestu mora biti uzeta u obzir konstrukcija organizama ako treba formulisati realnu teoriju evolucije. Ova teorija smatra prihvatljivom mogućnost preadaptacija, ali samo u najopštijem smislu. Prema teoriji kritičke evolucije kompleksnost nastaje kao odgovor na unutrašnje zahteve. Ostaje međutim nejasno, kako to funkcioniše. Navode se samo novi faktori koje teorija evolucije treba da ima u vidu, a označena su »nepotpuna objašnjenja«, naročito tvrdnja da su promene u životnoj sredini osnovni pokretač evolucije živih bića. (Pri tome i sama kritička teorija

evolucije barata nepotpunim i često nejasnim objašnjenjima; komentar prevodioca.) »Nastanku svih bitnih planova građe moralo je da prethodi postizanje neophodnih preduslova u pretečama.« (GUTMANN 1989, s. 43). Ali kako nastaju ti preduslovi? Teorija kritičke evolucije često se predstavlja pre kao teorija o *preduslovima* evolucije, nego kao sama teorija *evolucije*. Gutman (1989, s.43) primećuje, da primarni zadatak teorije evolucije nije objašnjenje filogenije, nego definisanje organizacionog minimuma koji konstrukcija živih bića mora da ispunjava. Ostanak u okvirima tog minimuma je proces, a ne stanje. Nastanak evolutivnih novina, međutim, i dalje ostaje neobjašnjen.

6.3.7. Teorija sistemske evolucije

Teškoće koje postoje u sintetičkoj teoriji navele su neke biologe da sedamdesetih i osamdesetih godina, rade na proširenju ove teorije. Na primer, sintetička teorija ne može da objasni fenomen *sinhronizacije*. Pod sinhronizacijom se podrazumeva istovremena i zajednička promena više struktura. Kao primer za to govoreno je već u III.6.1. o nastanku slušnih košćica u organizmu sisara. Kao što je tamo izvedeno prema modelu sintetičke teorije, svaka pojedinačna struktura koja učestvuje u izgradnji nekog organa morala bi uvek da »čeka« dok druge »ispravno« mutiraju, a takva povezivanja mutacija kroz vreme, nisu do sada ustanovljena.

Ovaj specijalni problem ukazuje na jedan opšti problem, na koji nam je posebno obratio pažnju bečki zoolog Ridl (Rupert RIEDL): On smatra da selekcija usmeravana uslovima u životnoj sredini, nije dovoljna kao objašnjenje za nastanak bitnih obeležja organizacije živih bića (uporedi: III.6.3.6; zastupnici kritičke teorije evolucije okolinu uopšte ne smatraju bitnim faktorom evolucije).

Definicija i glavne tvrdnje

U sistemske teoriji evolucije, genotip, fenotip i životna sredina, posmatraju se kao sistem, čiji elementi međusobno naizmenično deluju jedni na druge i evoluiraju u međusobnoj zavisnosti. Evolucija se prikazuje kao složeno događanje koje se odnosi na ceo sistem. Mehanizam evolucije opisan u sintetičkoj teoriji proširuje se za faktor »unutrašnje« selekcije: mehanizmi regulacije i kontrolni mehanizmi unutar živih bića, i sami selektivno deluju na njih.

Živi sistemi poseduju kao bitan atribut sposobnost samoregulacije. Mehanizam evolucije opisan u sintetičkoj teoriji funkcioniše samo u okviru već datih struktura i sistema regulacije; tamo se već

polazi od preduslova postojanja ovih struktura i zato samostalna regulacija, ne objašnjava njihovo nastajanje. Teorija sistemske evolucije smatra regulaciju gena važnim aspektom selekcije kao i vrstom selekcije koja deluje u unutrašnjosti organizama (»unutrašnja selekcija«).

Sistemska teorija evolucije smatra organizme *hierarhijski izgrađenim* sistemima upravljanja i regulacije. I genom bi mogao biti hierarhijski organizovan. Sada počinje razumevanje nekih aspekata ovog upravljanja na molekularnom nivou (proteini regulatori, homeobox geni i dr, uporedi: IV.7).

Prema sistemske teoriji hijerarhija u genomu nastaje postepeno, *povezivanjem gena u koracima* (slika 6.12). Jedno takvo povezivanje ima smisla (selektivno pozitivno), ako odgovara fenotipskom povezivanju. Smatra se da slučajna povezivanja gena povremeno proizvode obeležja koja imaju smisla na nivou fenotipa. Zato se takva slučajno uspešna povezivanja selektivno zadržavaju, i zadržavaju fenotipsku posledicu svojih interakcija kodiranu u genomu.

Ako bi se, na primer, prilikom evolutivne promene nekog zgloba istovremeno i u istom smeru moralo promeniti pet gena, i time nastala neka promena koja bi imala selektivnu prednost (fenotipsko povezivanje), to bi predstavljalo značajno preimущество, ako bi se putem slučajnog mutacionog uslovljenog spajanja ovih pet gena u *jedan regulatorni* gen, mogle sprečiti njihove dalje nezavisne promene koje bi teško mogle ostati zajednički usmerene bez kontrole zajedničkog regulatornog gena (genotipsko povezivanje; vidi sliku 6.12). Tada jedna pojedinačna mutacija regulatornog gena može izazvati promenu međudejstva svih podređenih gena. Tako se značajno povećava verovatnoća postizanja pozitivne mutacije, jer se broj potrebnih mutacionih događaja smanjuje povezivanjem gena. Mutacije u »podređenim« genima mogu se fiksirati samo pod uslovom da ne ometaju ukupan sistem, u koji su dati geni uključeni – time je sprečena samostalna promena pojedinih delova sistema (genoma).

Tako prema predstavama zastupnika sistemske teorije u toku vremena nastaje međusobnih genskih interakcija, »*epigenetički sistem*«, mreža gena, kojom je, korak po korak, određena povezanost njegovih morfoloških, fizioloških i ponašajnih funkcija (integracija fenotipa). Povećanjem veličine ova mreža gena dostiže određenu stabilnost. Svaki pokušaj da se ova mreža razreši (mutacije), imaće više ili manje teške posledice. Tada počinje da deluje unutrašnja selekcija, koja sprečava razbi-

janje međudejstva gena (*genetiška kohezija*) i time započinje jednu vrstu samokontrole organizma.

Primer: Ako su geni koji kontrolišu razviće oka kičmenjaka u hijerarhijskoj mreži tako preklapljivi da se samo zajedno i u istom smislu mogu menjati (zbog dejstva unutrašnje selekcije), potrebno je mnogo manje eksperimenata da se organ iz jednostavno građenih preteča transformiše u današnji izgled, nego ako ne bi bilo tog povezivanja. Fenomen koorganizacije je dakle morfološki izraz napredujućeg preklapanja gena, koje vodi do hijerarhije obeležja, koja odgovara hijerarhiji unutar genoma.

Postepenim povezivanjem gena, sužavaju se granice mogućeg budućeg toka evolucije, i tako u procesu evolucije dolazi do pojave trendova (ortogeneza, paralelna evolucija). Druga posledica ovog koncepta je činjenica, da se mnoge osnovne osobine telesnog plana živih bića nakon njihovog utvrđivanja više ne mogu menjati i time nastaje hijerarhija u njihovom sistemu (taksonomska hijerarhija).

Kritičke napomene i prigovori

Na osnovu opširno razmatranih primera u III.6. treba da ispitamo snagu tvrdnji sistemske teorije evolucije. Utvrdili smo da sintetička teorija ne daje objašnjenje za nastanak biljke *Nepenthes* i slušnih košćica sisara. Međutim, ni sa sistemske teorijom evolucije ne stizemo dalje. Jer ni sistemska teorija ne može u slučaju biljke *Nepenthes* dati odgovor na pitanje koji je pritisak selekcije mogao da pokrene nastanak pojedinih delova zamke. Ovaj teorijski koncept, takode, ne može da objasni zbog čega bi različiti geni potrebni za funkcionisanje lista u procesu nastanka istog morali biti spojeni. Kakav smisao bi na primer imalo spajanje gena koji su odgovorni za proizvodnju sokova za varenje, i gena, koji kodiraju oblik lista, dok druga obeležja i funkcije zamke još nisu postojali?

Pre nego što bi povezivanje gena i zajednički regulator imali nekog smisla, najpre bi svi delovi lisnate zamke morali biti genetički definisani. Međutim, onda govorimo o stvaranju, a ne o evoluciji.

Što se tiče nastanka slušnih košćica kod sisara problemi su slični. Pitanje postavljeno u III.6.1. koje se tiče selektivnog pritiska (doseljavanje košćica u srednje uho itd), i u okviru sistemske teorije ostaje bez odgovora, čak i pod pretpostavkom, da su sve košćice došle pod zajedničku kontrolu jednog jedinog regulatornog gena. (Može li se uopšte izračunati verovatnoća jednog takvog događaja?) Moguće je naučno proveriti da li neki takav gen uopšte postoji, pa bi diskusija onda imala manje nepo-

znatih. Kao i spoljašnja, ni unutrašnja dejstva selekcije ne mogu prouzrokovati razvoj novih složenih obeležja. Osim toga, zagovornici sistemske teorije ne bi smeli da izgube iz vida da kod preobražaja kostiju viličnog zgloba u slušne košćice sa sasvim drugom funkcijom, moraju polaziti od toga, da je sistem regulacije, koji je potreban za funkcionisanje aparata za žvakanje, morao bar delimično biti dezintegrisan pri prelasku na novu funkciju, što unutrašnja selekcija nikada ne bi »dozvolila«.

Koncept o unutrašnjoj selekciji jeste teorijska potreba, ali u sistemske teoriji evolutivnog nastanka novih struktura uvođenje unutrašnje selekcije postavlja bar isto toliko novih pitanja, koliko rešava stara. Sistemska teorija evolucije isto kao i starije teorije pada na problemu makroevolucije.

Kako je moglo da nastupi pretpostavljeno povezivanje gena? Moralo bi da bude prihvaćeno da su se istovremeno dogodile sve ove promene: 1. Promotorski region gena (→ IV.7.2) se udvostručio (duplikacija). 2. Ugradio se, prilikom izbora od više 1000 gena, tačno na odgovarajuće mesto pred sekvencama upravo onih gena čije je funkcije bilo potrebno objediniti novom zajedničkom regulacijom. Verovatnoća ovakvog pogotka nije u domenu realno ostvarivih slučajnih događaja. Samo na taj način bi, do tada različito regulisani geni mogli doći pod zajedničku kontrolu. 3. Obavezno treba prihvatiti i činjenicu da su sada povezani geni u evolutivnoj prošlosti bili pod nekom drugom regulacijom, koja se ne može jednostavno zameniti. Zato bi istovremeno sa duplikacijom promotora, moralo doći i do duplikacije strukturnog gena da bi se sačuvala izvorna regulacija. (To je molekularni pandan ideji o duplikaciji funkcija organa, o kojoj je ranije bilo reči; komentar prevodioca.) Ako se na kraju uzme u obzir, da su funkcije gena po pravilu plejotropne (međusobno se dopunjavaju), i da obrazuju složen sklop dejstva, opisani proces izazvao bi veća opterećenja nego koristi, a to bi moglo biti prevaziđeno samo novim pozitivnim mutacijama koje bi dovršile proces tranzicije pre nego što bi selekcija stavila tačku na ceo pokušaj. Ideja sistemske evolucije je teško prihvatljiva, kada sagledamo realne molekularne i genetičke mehanizme.

Konačno se, naročito od strane zastupnika kritičke teorije evolucije (III.6.3.7), osporava da se genom, i molekularno ustrojstvo gena nalaze u centru evolutivnih zbivanja, a organizam ne. Polazeći od genoma, promene organizama ne bi se mogle razumeti, jer je genom samo informatički zapis, a organizam je učesnik evolucije.

6.4. Zaključci

1. Predstavljena teorijska objašnjenja mehanizma makroevolucije ne polaze od činjenica, već od unapred zacrtane pretkonceptije da makroevolucija postoji. Sve pomenute teorije prema ideji makroevolucije postavljaju se kao prema dokazanoj činjenici za koju je još samo potrebno iznaći adekvatno objašnjenje mehanizma. Nesaglasnosti koje postoje između činjenica utvrđenih posmatranjima i očekivanja teorije makroevolucije premošćavaju se dodatnim nedokazanim pretpostavkama, kao što su dejstvo dugih vremenskih perioda, faze veoma brze makroevolucije itd. Ove dodatne pretpostavke u velikoj meri nisu, ili čak uopšte nisu dostupne naučnoj proverbi.

2. Pokušajima objašnjenja makroevolucije putem »preadaptacija«, »aditivnom tipogenezo« i »dvostrukim funkcijama« postiže se samo »smanjenje problema«, ali ne ostvaruju prava rešenja.

3. Zastupnici sistemske teorije evolucije i kritičke teorije evolucije slažu se sa ovom kritikom makroevolucije i smatraju potrebnim proširenje teorije ili čak zamenu sintetičke teorije. Međutim, ove postavke ostaju u okviru opštih teorijskih formulacija. Sistemska i kritička teorija evolucije razmatraju samo uslove za razumevanje makroevolucije na koje se malo obraća pažnja, ali i dalje ne nude mehanizme kojima bi sama makroevolucija bila konačno objašnjena.

7. Molekularni mehanizmi mikroevolucije 96

7.1. Osnovni pojmovi molekularne evolucije ..96

- 7.1.1. Genetički kod (šifra) za izgradnju proteina96
- 7.1.2. Mutacije na molekularnom nivou ..99
- 7.1.3. Populaciona genetika i rasprostranjivanje mutanata105
- 7.1.4. Zaključci107

7.2. Mikroevolucija bakterija107

- 7.2.1. Genetička stabilnost bakterija108
- 7.2.2. Laboratorijska evolucija kod bakterija .109
- 7.2.3. Zaključci114
- 7.2.3. Molekularne osnove skokovite evolucije114
- 7.3.1. Evolucija u epruveti115
- 7.3.2. Horizontalni transfer gena117
- 7.3.3. Kombinovanje delova gena kod eukariota121
- 7.3.4. Skokovite promene morfogeneze putem Homeoboks gena123

7.3.5. Zaključci125

7.4. Verovatnoća nastanka neke molekularne mašine126

- 7.4.1. Evolutivna prepravka udvojenih gena 126
- 7.4.2. Osnove procene verovatnoće126
- 7.4.3. Stanja minimalne funkcionalnosti: najmanji mogući koraci hipotetičkog evolutivnog puta129
- 7.4.4. Elektrorotacioni motor bakterije *Escherchia coli*130
- 7.4.5. Minimalni zahtevi jednog primitivnog rotacionog motora bakterije131
- 7.4.6. Verovatnoća nastanka »primitivnog« motora bakterije133
- 7.4.7. Zaključci134

7.5. Makroevolucija: granice biološkog znanja134

8. Hemijska evolucija - koraci ka životu? 136

8.1. Pogled unazad136

8.2. Šta je život?137

8.3. Praatmosfera i pračorba138

- 8.3.1. Hipoteze o praatmosferi138
- 8.3.2. Pračorba – eksperimenti simulacije .139

8.4. Nastanak proteina140

- 8.4.1. Sintaza aminokiselina140
- Poređenje: aminokiseline u Milerovim eksperimentima i u živim bićima*
- 8.4.2. Formiranje polipeptidnih lanaca .141
- 8.4.3. Protenuoidi143
- Od pračorbe do makromolekula .143

8.5. Nastanak nukleinskih kiselina144

- 8.5.1. Sintaza nukleotida-gradivnih blokova .144
- 8.5.2. Od gradivnih blokova do RNK i DNK146

8.6. Hiralnost146

8.7. RNK-svet148

8.8. Nastanak prvih ćelija149

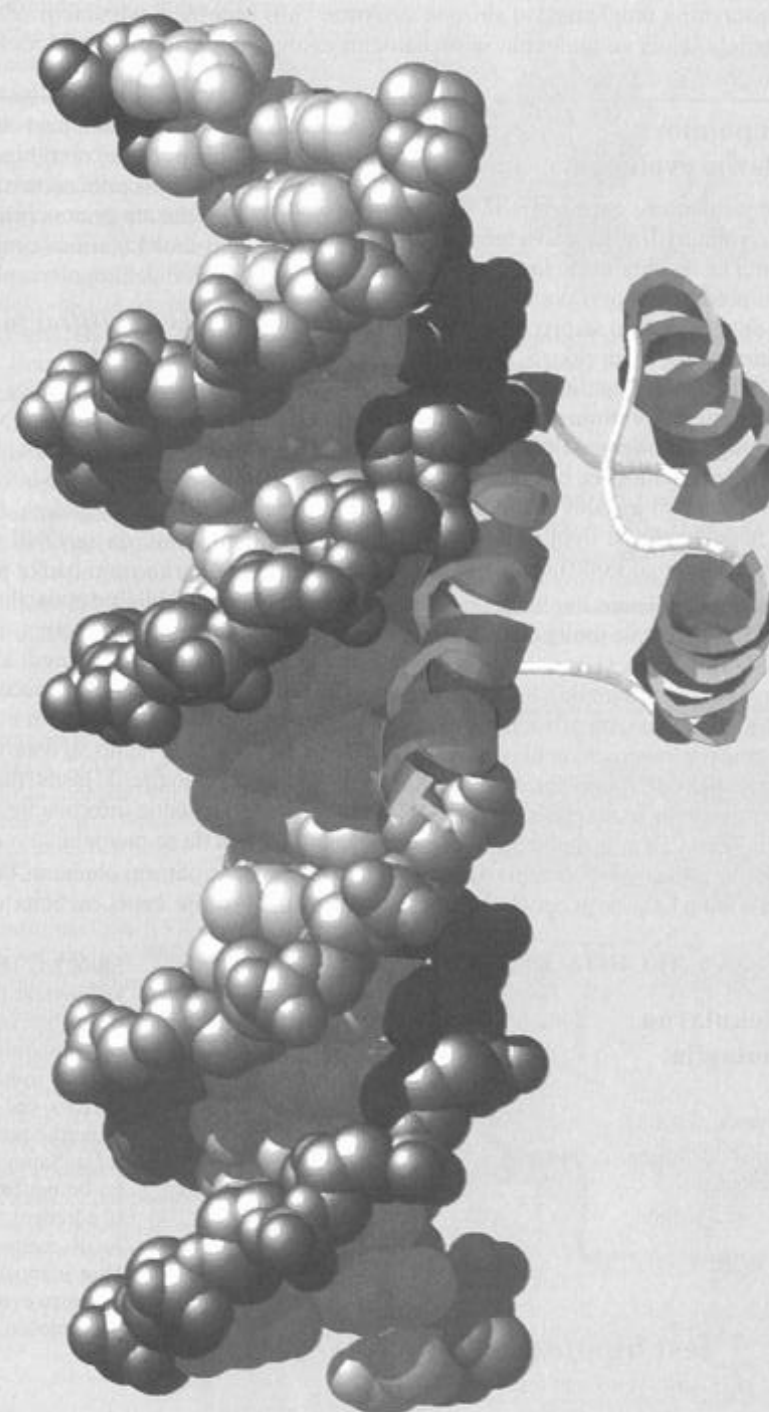
- 8.8.1. Kako su nastale prve membrane? .149
- 8.8.2. Protoćelije: »Jednostavna živa bića« .149

8.5. Putevi izlaska iz krize?150

8.6. Zaključci151

Osnovni pojmovi molekularne evolucije

Deo
IV



7. Molekularni mehanizmi mikroevolucije

Ako je bilo evolucije, nastanak novih bioloških struktura mora biti dokazljiv i na molekularno – genetičkom nivou. Koje molekularne mehanizme evolucije danas poznajemo? Sa kojom verovatnoćom bi iz jednostavnijih mogle nastati složene strukture i biti uspešne u populaciji? Zaključak razmišljanja u ovom delu je, da su molekularni mehanizmi evolutivnog napretka (makroevolucija) do danas prepoznati.

7.1. Osnovni pojmovi molekularne evolucije

Kao što je objašnjeno na primerima iz gajenja biljnih kultura i životinja (III.5.4.2), živa bića su promenljiva. Potomci ne izgledaju isto kao roditelji, a ponekad se dalji potomci na prvi pogled više uopšte ne bi mogli dovesti u vezu sa precima, kao na primer vuk i pekinezer (uporedi sliku 5.38). Uprkos tome, odgajivači do danas nisu dovoljno uspeali da izmene nijednu biljku ili životinju da bi prekoračili granicu osnovnog tipa odgovarajuće grupe. Razumevanje evolucije je nemoguće bez razumevanja molekularnih procesa koji je uslovljavaju. Ima još veoma mnogo nepoznanica u ovoj oblasti, ali je isto tako začudjujuće mnogo i otkriveno.

Za razumevanje mehanizama evolucije, sa jedne strane, potrebno je istraživanje molekularnih mehanizama promene DNK sekvenci i istraživanje dejstva tih promena (molekularna biologija). Sa druge strane moraju se istražiti mehanizmi prirodne selekcije – Kako i zašto se neki promenjeni geni održavaju u nekoj populaciji, a neki ne (populaciona genetika; → IV.7.1.3)? Samo sprega saznanja iz oba područja, omogućava dalje istraživanje mogućnosti i ograničenja molekularnih zbivanja u evoluciji (slika 7.1). Nažalost znanja o tome kako se genetičke promene

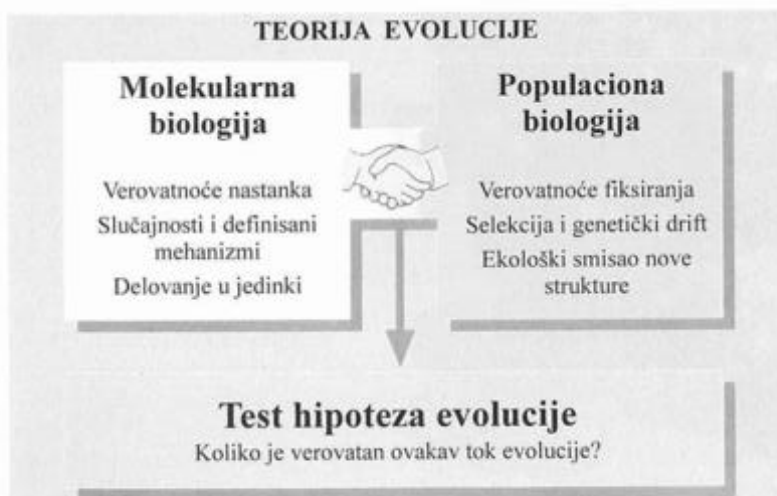
odražavaju na nivou funkcija proteina, još uvek su dosta oskudna i u velikoj meri hipotetička. Čak je i kod mikroorganizama prilično neistraženo međudejstvo gena ili produkata gena sa ćelijom. Zato je svaka diskusija o molekularnim osnovama evolucije za sada još uvek u velikoj meri spekulativna.

7.1.1. Genetički kod (šifra) za izgradnju proteina

Nasledne informacije živih bića upisane su na dugim dvolančanim molekulima DNK (dezoksiribonukleinska kiselina, engl.: DNA; slika 7.2). Genetički kod pomoću koga su ove informacije upisane, dešifrovan je šezdesetih godina. Moderne metode danas omogućavaju da se DNK relativno jednostavno »čita« i arhivira u banke podataka. Eksplozivni porast količine podataka o DNK sekvencama, brzi kompjuteri i internet, naglo su izmenili molekularnu biologiju (uporedi kvadrat slike 98). Time se otvara mogućnost proučavanja mehanizama evolucije na molekularnom nivou. Potrebno je da se поближе upoznamo sa osnovnim pojmovima molekularne biologije, da bismo razumeli načine pomoću kojih nasledne informacije zapisane u molekulima mogu da se menjaju.

Osnovni strukturni elementi DNK zovu se **nukleotidi**. Postoje četiri različita nukleotida (slika

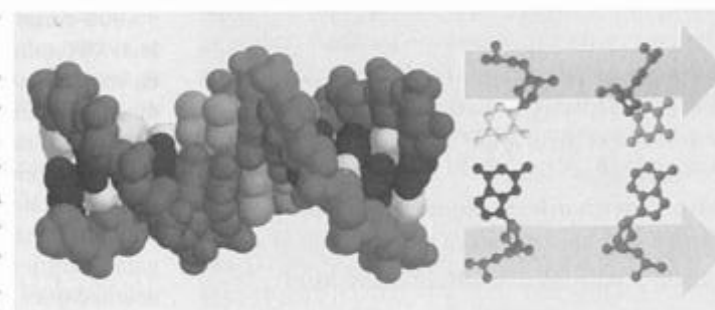
Slika 7.1. Test ispravnosti neke hipoteze o evoluciji ne uzima u obzir samo informacije o molekularnim osnovama potrebnih mutacija i njihovom dejstvu, već i od populacione biologije nosilaca novih obeležja. Samo svi podaci zajedno omogućavaju ocenu, da li bi određeni, usvojeni tok evolucije mogao biti realističan. Nije jednostavno formulisati hipotezu evolucije potrebnom preciznošću.



7.2), koji sačinjavaju dva komplementarna para, odnosno, odgovaraju jedan drugome kao ključ i brava. Svaka tri uzastopna para duž ogromnog niza nukleotida jednog DNK molekula, mogu se uporediti sa jednom rečju, čije značenje odgovara nekoj određenoj aminokiselini. Jedna takva grupa od tri uzastopna nukleotida, naziva se **Triplet** ili **Kodon**. Različite reči (kodoni) daju rečenicu, na svrsishodan i celovit način. Niz od nekoliko desetina do nekoliko stotina tripleta ima smisla, ako je u ćeliji omogućen prevod tih informacija (slika 7.3). Pri tome se nukleotidna sekvencija DNK prevodi kroz međukorak (takozvana **informaciona** ili **mRNK** («m» od messenger-engl. donosilac poruke, glasnik ili kurir; komentar prevodioca) u aminokiselinsku sekvencu (protein). Ovaj prevod (**translacija**) dešava se na veoma složenim mašinama za sintezu proteina, **ribozomima**. U građi ofih molekularnih fabrika učestvuje više od 60 proteina i više ribonukleinskih kiselina. Kao što će biti prikazan u IV.8, ne-

ma realnih predstava o tome, kako je jedan takav prevodilački aparat mogao da nastane evolucijom.

Pored DNK sekvenci koje kodiraju proteine (strukturni geni), ima i sekvenci koje se ne prevo-



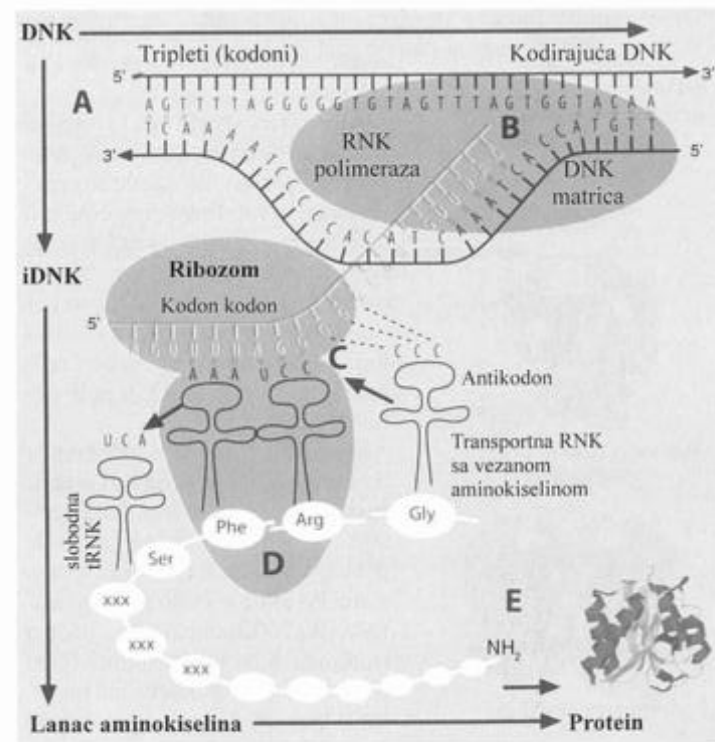
Slika 7.2. Materijalna osnova nasleđivanja je molekul DNK (preuzeto iz banke podataka, kod: 2bna.pdb; vgl.S.98).

Levo: Prostorni model dvostruke zavojnice DNK. Oba lanca šećera i fosfata prikazani su crveno odnosno zeleno. Pojedinačne baze koje se sparuju su adenin (plavo) sa timinom (narandžasto) i guanin (ljubičasto) sa citozinom (žuto). (→ slika 9.10.A)

Desno: Modeli pojedinačnih baza (adenin, timin, guanin i citozin) koje se sparuju formirajući prečage u molekul DNK. Baze adenin i timin se sparuju preko dve, a baze guanin i citozin preko tri vodonične veze. Atomi vodonika nisu ucrtani. Adenin (plavo) i guanin (ljubičasto) građeni su od dvostrukih prstenova ugljenika i azota (purini), dok su timin (narandžasto) i citozin (žuto) jednostruki ugljeno-azotni prstenovi (pirimidini).

Slika 7.3. Od gena do proteina.

A. Nasledna informacija je zapisana u sekvenci DNK baza A,T,C i G i prenosi se na potomstvo (uporedi: slika 7.2). Vodonične veze se stalno brinu za korektno sparivanje baza. B. Komplikovani enzim (RNK-polimeraza) proizvodi radnu kopiju gena, koja se označava kao informaciona-RNK (mRNK) (u RNK molekulu je timin zamenjen uracilom). C. Jedna još mnogo komplikovanija molekularna mašina (ribozom) omogućava, da se t-RNK molekuli (transportne RNK) koji nose aminokiseline, povezuju sa tripletima baza mRNK. D. Aminokiseline koje su tRNK donele na određeno mesto svakog kodona, povezuju se na ribozomu u rastući polipeptidni lanac. E. Lanac aminokiselina se sklapa, najčešće uz dejstvo pomoćnih proteina (šaperoni), u funkcionalan protein. (crtež nije u proporcionalnoj razmeri).



Molekularna biologija na internetu

Sekvence proteina i DNK mogu se na internetu naći npr. pod »Entrez«:

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

a prostorne strukture proteina uz pomoć njihovih brojeva za pristup (accession number) pod:

<http://www.pdb.bni.gov/>

Radi prikazivanja struktura proteina može se – kao što je za ovu knjigu urađeno – koristiti program »RasMol«:

<http://www.umfass.edu/microbio/rasmol/>

Banke slikovnih podataka možemo naći pod:

<http://www.imb-jena.de/IMAGE.html>

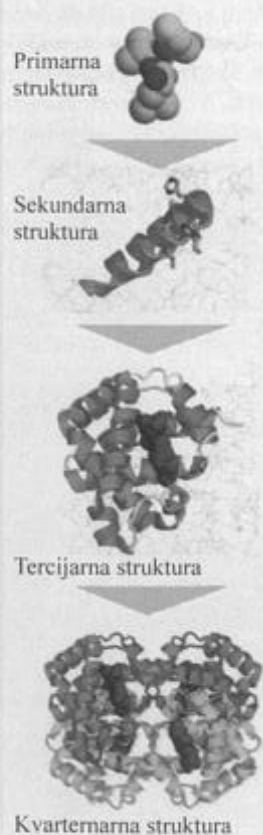
de, nego na primer imaju regulatornu funkciju. Konačno ima mnogo sekvenci čija je funkcija još uvek sasvim nepoznata.

Funkcije i regulacija proteina

Jedna garnitura (ili skup) kodona koji se prevode u jedan lanac aminokiselina (polipeptid ili pro-

tein), naziva se **gen**. U jednoj bakterijskoj ćeliji postoji, zavisno od vrste, između 470 i 8.000 gena; u ćeliji sisara otprilike 100.000 (u međuvremenu je, zahvaljujući čitanju celokupnog ljudskog genoma, otkriveno da je taj broj znatno manji i iznosi oko 35.000 gena; komentar prevodioca). Izazivač bolesti *Mycoplasma genitalium* je sa 470 gena do sada »najjednostavnija« bakterija. Istina, ona bez domaćina ne može da preživi. Geni, pored ostalog, sadrže informacije za molekularne mašine (različite enzime), pomoću kojih ćelije svih živih bića vrše razmenu materija (metabolizam). Ovi naročiti proteini brinu, na primer, da se hemijska jedinjenja bogata energijom (kao na primer šećer), razgrađuju oslobađajući energiju, ili da biljke pomoću svog fotosintetičkog aparata mogu pretvoriti ugljen-dioksid i vodu u organske molekule. Enzimi su isto tako odgovorni za procese prenosa signala kroz nervne ćelije, za upravljanje nekim procesima u embrionalnom razvoju i za još mnogo toga. O generalnoj strukturi jednog proteina vidi uokvireni tekst na ovoj strani.

Lanac aminokiselina i trodimenzionalna struktura proteina na primeru hemoglobina



Kao **primarna struktura** označen je broj i redosled aminokiselina u polipeptidnom lancu. Kodirana je redosledom nukleotida (kodona) u DNK.

Sekundarna struktura je lokalna trodimenzionalna struktura polipeptidnog lanca, koja je često organizovana na definisani način, kao spiralna zavojnica (alfa-heliks), naborana ploča (beta konformacija) ili petlja. Kao primer na D-lancu hemoglobina prikazan je alfa-heliks koji grade aminokiseline pod rednim brojevima 99-117. u polipeptidnom lancu.

Alfa-heliksi, naborane ploče i petlje presavijaju se u **tercijarnu strukturu**. Tako je označeno karakteristično trodimenzionalno savijanje jednog lanca aminokiselina u prostoru. Pri tome se često domeni udaljeni i do 200 aminokiselina nađu u trodimenzionalnoj strukturi blizu jedni drugima. Na određenim mestima u lancu, nalaze se aminokiseli-

ne važne za funkciju proteina. One obrazuju aktivni centar. Na primer, u aktivnom centru D-lanca hemoglobina je molekul hema (tamnozeleno), koji vezuje kiseonik. Konačno, često se polipeptidni lanci udružuju u složene belančevine, i tako obrazuju **kvarternarnu strukturu**. Ovo je, u slučaju hemoglobina, kompletna funkcionalna jedinica. Levo je prikazan hemoglobin sa 2 alfa (žuto) i 2 beta (crveno) lanca sa vezanom hem-grupom za transport kiseonika (adresa na internetu: 2hhb.pdb.s.o. Internet). Tokom evolucije je značajno dejstvo mutacija na funkciju proteina (uporedi: IV.7.1.2 ili slika 7.2). Koliko bi aminokiselina, na tačno određenim položajima u polipeptidnom lancu, moralo biti zamenjeno, da bi se jedan protein tako sklopio u tercijarnu strukturu, da nastane sasvim novi aktivni centar, i time evolutivno novi protein i nova funkcija?

Geni, koji nose informacije za izgradnju proteina (pretpostavlja se da, oni kodiraju protein), nisu proizvoljno rasuti po celoj DNK. Geni su često tako raspoređeni, da proteini, koji po svom biološkom zadatku obavljaju funkcije jedan za drugim, takode jedan za drugim su kodirani na DNK i zajedno regulisani. Ovakav poredak gena naziva se **operon**. Ova vrsta regulacije gena otkrivena je kod bakterija (prokarioti); o njoj ćemo govoriti u IV.7.2. U višim živim bićima koja u svojim ćelijama imaju jedro (eukarioti), organizacija gena je drugačija.

Grada i mobilnost gena

Jedna stara hipoteza molekularne biologije glasi: jedan gen odgovara jednom proteinu (»jedan-gen-jedan-protein-hipoteza«). Za bakterijske proteine to je tačno, ali kod viših organizama mnogi geni su u genomu isprekidani (slika 7.4). Sekvence DNK kod viših organizama su podeljene u **egzone** i **introne**. O značenju ovih struktura za procese evolucije govorili smo u IV.7.3.2. Sekvence egzona prevode se u aminokiselinsku sekvencu, introni se, međutim, ne prevode. Do danas nije utvrđeno koju funkciju imaju introni. Neki evolucionisti pretpostavljaju, da su »otpad« evolucije, drugi spekuliraju da su to »sebična« ili »parazitska« DNK. Mnogi biolozi misle, da bi introni mogli da imaju važne regulatorne funkcije. Kasnije će biti govora o mogućem potencijalu varijacija ovih struktura.

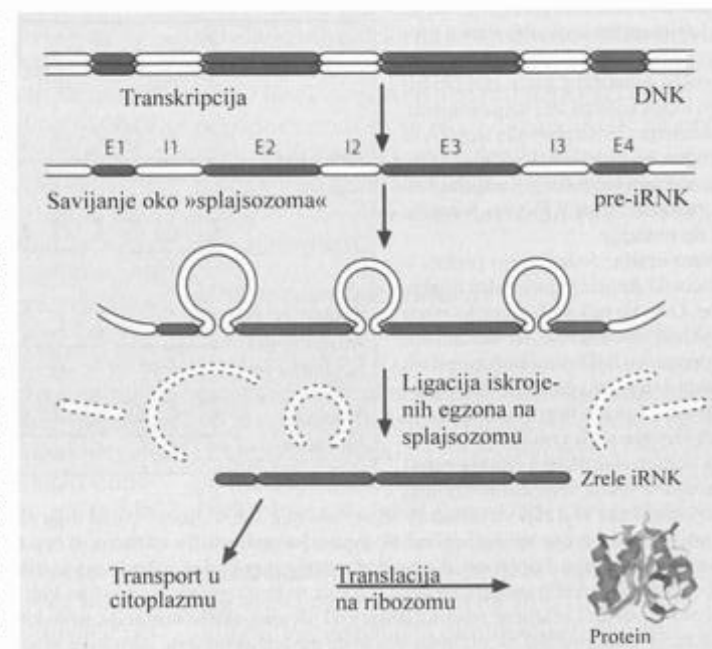
Slika 7.4. Introni i egzoni u eukariotskim genima. Nakon sinteze Pre-iRNK u jedru ćelije (transkripcija) posebni enzimi obrađuju Pre-iRNK, isecaju egzone (zeleno) iz iRNK i spajaju ih u kraću, zrelu iRNK (ligacija). Ovaj složeni proces je najčešće katalizovan velikim partikulama sačinjenim od proteina i nukleinskih kiselina (splajsozom). Zrela iRNK se transportuje iz jedra u citoplazmu i tamo služi kao matrica za sintezu proteina na ribozomu. Introni (žuto) koji su ostali u jedru razgrađuju se u pojedinačne nukleotide, koji opet stoje na raspolaganju za sintezu iRNK. Ovako fragmentarna struktura gena dozvoljava spekulaciju da su se različiti egzoni tokom evolucije kombinovali u različite proteine. O ovoj tezi biće reči u IV.7.3.2. Neki introni poseduju i katalitičku (enzimsku) aktivnost (»ribozimi«), što daje povoda za spekulacije o davnom »svetu RNK« (uporedi: IV.8.7).

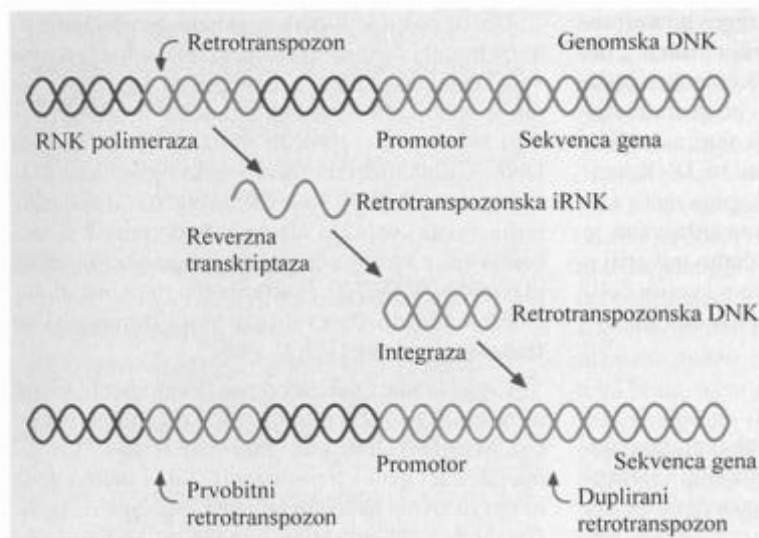
Ubrzo pošto je hipoteza »jedan-gen-jedan-protein« morala da bude revidirana, još jedna predstava o DNK pokazala se kao pogrešna. Genetičari su ranije mislili, da je nasledni molekul nešto fiksirano i nepokretno: statičan molekul. U stvarnosti DNK je dinamički molekul – neki biolozi označavaju ga kao »tečan«. To je najpre otkriveno kod bakterija. Pored svoje cirkularne hromozomalne DNK, bakterije u svojoj citoplazmi mogu posedovati i plazmide (→ IV.7.2). Bakterije mogu preuzeti plazmide i od pripadnika drugih vrsta (**horizontalni transfer gena**; → IV.7.3)

Druge kratke DNK sekvence (IS-elementi) mogu se nakupiti na različitim mestima u genomu bakterije. Mobilnih DNK ima i kod viših biljaka i životinja (skačući geni - transpozoni). Takvi delovi gena mogu za života nekog organizma »skočiti« na različita mesta u genomu i time bitno uticati na transkripciju gena (→ slika 7.3) – naročito, ako se ugrade u regulatorne delove DNK (slika 7.5). Genetički materijal neke ćelije dakle stalno se prepravlja i menja.

7.1.2. Mutacije na molekularnom nivou

U najširem smislu sve promene naslednog materijala mogu se označavati kao mutacije. Pri tome je svedeno, da li se dešavaju u telesnim ili polnim ćelijama. Za evoluciju su značajne samo mutacije u polnim ćelijama i ćelijama od kojih se formiraju zrele polne ćelije, jer se samo te mutacije mogu nasleđivanjem preneti na sledeću generaciju. Mu-





Slika 7.5. Duplikacija jednog retrotranspozona. Ovi DNK fragmenti se transkribuju kao i sekvence normalnih gena RNK polimerazom. Međutim, proizvedena iRNK se retko prevodi u protein. Po pravilu, pomoću enzima *reverzna transkriptaza* ponovo se prepisuje u DNK. Ova se onda putem enzima *integaze* ugrađuje u hromozomalnu DNK. Ako se to desi na nekom mestu koje ima regulatornu funkciju (na primer, na nekom promotoru), onda se funkcija može promeniti. Retrotranspozoni nose gen za *reverznu transkriptazu*.

tacije, koje izazivaju promenu **fenotipa** (spoljni izgled organizma), davno su otkrivene. Ali tek od kada je poznata struktura DNK i otkriven **genotip** (svi geni jedne ćelije ili organizma), shvaćeni su neki molekularni mehanizmi mutageneze.

Genske mutacije

Promene u sekvenci DNK kod kojih je došlo do izmene jednog nukleotida nazivaju se tačkaste mu-

tacije. Odgovarajući kodon (triplet) može posle toga, zavisno od tipa promene (mutacije), da kodira neku drugu aminokiselinu, a time se menja primarna struktura kodiranog proteina (slika 7.6). To može – ali ne mora – imati za posledicu više ili manje izraženu promenu funkcije proteina. Pod određenim okolnostima i samo jedna tačkasta mutacija na vitalnom mestu, može da uslovi gubitak funkcije proteina. Ovo se dešava kod već pomenute anemije srpastih će-

Slika 7.6. Različite vrste tačkastih mutacija

Sinonimne (tihe) mutacije: kada dolazi do promene nukleotida u DNK, ali ne i do promene aminokiseline u proteinu. Ovo je povezano sa degenerativnošću genetičkog koda: različiti tripleti mogu kodirati istu aminokiselinu. **Tranzicija:** Jedna purinska baza (A ili G) odnosno pirimidinska (C ili T) prelazi u drugu bazu istog hemijskog tipa (uporedi: slika 7.2). Ovo je najčešći tip mutacije.

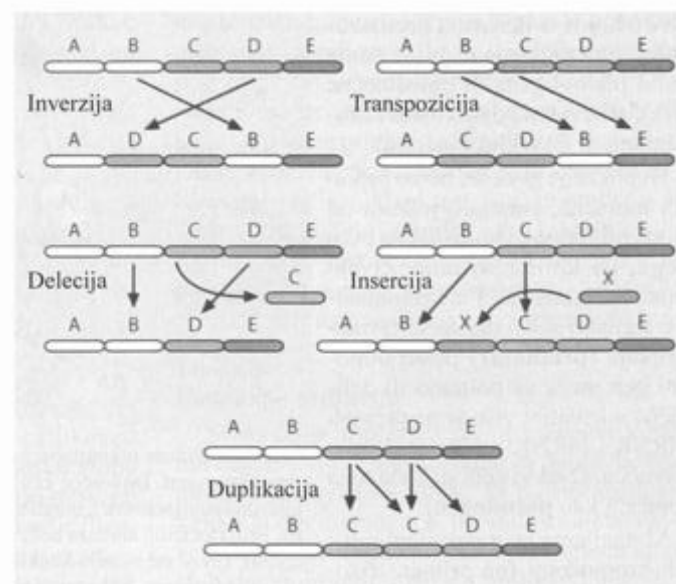
Transverzija: Jedan purin prelazi u veličinski drugačiji pirimidin ili obrnuto. Ovaj tip tačkastih mutacija mnogo je ređi od tranzicije, jer mehanizmi za popravku DNK koji funkcionišu u svakoj ćeliji, ovu promenu lakše prepoznaju i isprave nego tranzicije.

Kod »frame-shift« mutacija (mutacija pomeranog okvira čitanja gena) ubacuju se jedna, dve, četiri (ili neki drugi broj baza koji nije deljiv sa 3) ili se izbacuju 1,2,4... baze. Usled toga se menja značenje svih sledećih tripleta, tako da oni kodiraju druge aminokiseline. Posledica »frame-shift« mutacija je često kompletan gubitak genetičke informacije. **Nonsens mutacije:** Triplet usled promene postaje stop-kodon, iako je pre kodirao neku aminokiselinu. Od tog mesta pa nadalje nastupa prekid transkripcije gena i dobija se kraći proteinski produkt koji je često nefunkcionalan. (Nonsens mutacije su često posledica promene okvira čitanja kod »frame-shift« mutacija, komentar prevodioca.)

Tranzicije i transverzije mogu imati sva ovde navedena dejstva, iako ovde nisu izvedeni svi mogući slučajevi mutacija.

Prvobitna sekvencu DNK.	C	C	G	C	T	C	T	A	C	A	A	C	T	A	T	
	...	Pro		Leu		Tyr		Asn		Tyr	...					
Tiha mutacija	C	C	G	C	T	T	T	A	C	A	A	C	T	A	T	
	...	Pro		Leu		Tyr		Asn		Tyr	...					
Tranzicija	C	C	G	C	T	C	T	A	C	A	G	C	T	A	T	
	...	Pro		Leu		Tyr		Ser		Tyr	...					
Transverzija	C	C	G	C	T	C	T	A	C	C	A	C	T	A	T	
	...	Pro		Leu		Tyr		His		Tyr	...					
Mutacija pomeranog okvira čitanja gena	C	C	G	C	C	T	C	T	A	C	A	A	C	T	A	T
	...	Pro		Pro		Leu		Gln		Leu	...					
Nonsens mutacija	C	C	G	C	T	C	T	A	G	A	A	C	T	A	T	
	...	Pro		Leu		STOP										

Slika 7.7. Pet važnih tipova hromozomskih mutacija. Delovi DNK obeleženi slovima i različitim bojama ili su vidljivi pod svetlosnim mikroskopom, ili su detektabilni molekularno biološkim metodama. Mehanizmi su često slični bez obzira na veličinu regiona zahvaćenog mutacijom. Od naročitog značaja za evoluciju su duplikacije i insercije. Na sličan način se u žive organizme može ubaciti i strana DNK (horizontalni transfer gena).



lija (III.5.4.1); kod ove bolesti u beta-lancu hemoglobina čoveka zamenjena je jedna jedina aminokiselina. Ako se mutirani gen nasledi heterozigotno (jedan normalan i jedan mutirani alel), bolest nije letalna, ali problemi sa nedostatkom kiseonika u tkivima su prisutni; međutim, ako se mutirani gen nasledi homozigotno oba mutirana alela), onda to ima za posledicu smrtonosnu anemiju (malokrvnost).

Međutim tačkaste mutacije ne moraju obavezno dovesti do promenjene sekvence aminokiselina u polipeptidu, jer različiti tripleti ponekad kodiraju istu aminokiselinu (degeneracija genetičkog koda). U ovom slučaju radi se o **tihoj mutaciji**. Ovakve mutacije mogu se otkriti analizom sekvence DNK. Sa druge strane, često se dogodi da se usled neke tačkaste mutacije zameni neka aminokiselina, a da pri tome ne dođe do promene funkcije proteina: to je kao i tiha mutacija, **neutralna mutacija** (→ IV.7.1.3). Ako je uticaj mutacije na funkciju proteina negativan – kao kod anemije srpastih ćelija – tada se radi o mutaciji sa negativnom selektivnom vrednošću. U svakom proteinu ima nekoliko vitalnih pozicija aminokiselina koje ne smeju biti izmenjene. U protivnom dolazi do gubitka funkcije. Ove pozicije nazivaju se **invarijantne**. Druge pozicije mogu se samo neznatno menjati (**konzervativna izmena** = sličnim aminokiselinama). Zavisno od funkcije proteina, to može biti slučaj na mnogim aminokiselinskim pozicijama (na primer kod Histonskih proteina) ili nešto manje izraženo (na primer kod fibrina). Ako izmena neke funkcije u odnosu na novu životnu sredinu vodi do veće adaptivne vrednosti (većeg broja poto-

maka), na primer kod rezistencije na antibiotike (→ IV.7.2), onda mutacija ima pozitivnu selektivnu vrednost. Tačkaste mutacije mogu da nastanu i u drugim područjima DNK, u kojima su kodirane regulatorne funkcije.

Iako mutacije na takvim mestima ne menjaju proteine, jer sekvence nisu kodirajuće, moguće je da mutacija u regulatornoj sekvenci ima veliko dejstvo na fenotip jedinke.

Čak i hromozomske mutacije mogu dovesti do promena na pojedinačnim genima. Tako se može desiti, da se usled delecije jedan ili više nukleotida izgube ili da se prebace na neko drugo mesto i tamo ubace u neki gen. Ako tom prilikom neki triplet nije potpun, pomera se okvir čitanja iRNK na ribozomu i svi sledeći kodoni dobijaju drugo značenje (kodiraju druge aminokiseline) – nastala je »frame-shift« mutacija (*izmenjeni okvir čitanja*). (→ slika 7.6)

Hromozomalne mutacije

Iz klasične genetike poznate su mutacije hromozoma (slika 7.7), koje se pod određenim uslovima mogu videti pod svetlosnim mikroskopom kao što je promena redosleda određenih delova (vidljivi kompleksi gena) na hromozomima. U ovu grupu mutacija spadaju **delecije** (gubitak jednog dela DNK), **insercije** (ubacivanje DNK), **inverzije** (obrnuto ugrađivanje jednog dela DNK u hromozom), **translokacije** (jedan deo DNK se prebacuje sa jednog mesta na hromozomu na drugo mesto istog ili drugog hromozoma) ili **duplikacije** (udvostručavanje delova ili celih hromozoma). Delovi DNK u

okviru kojih se dešavaju hromozomalne mutacije mogu biti veoma kratki (delovi gena ili pojedinačne baze), ali i veoma dugi (delovi hromozoma ili čitavi hromozomi).

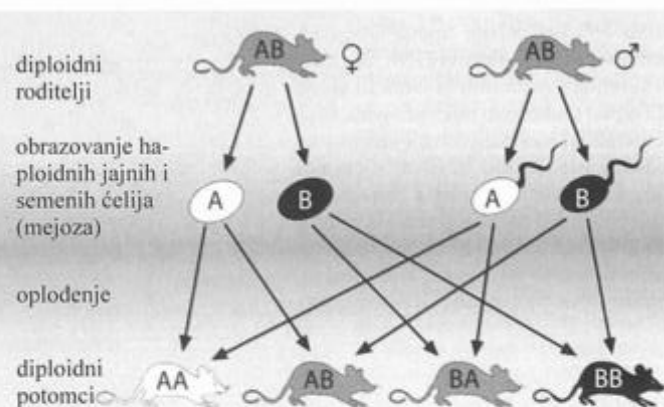
Duplikacije gena se, pored tačkastih mutacija, smatraju jednim od najvažnijih tipova mutacija za evoluciju, jer količinski umnožavaju genetički materijal. Putem mutacije u signalnoj sekvenci za start transkripcije (**promotor**) jedan duplirani gen može se potpuno ili delimično »ugasiti«; više se ne prevodi u iRNK i mRNK aminokiselinsku sekvencu. Ovakvi geni su zbog toga označeni kao **pseudogeni**.

Mutacijama se mogu duplirati i celi hromozomi (na primer, trizomija 21. hromozoma, koja kod ljudi izaziva bolest Daunov (Down) sindrom. Ali ne samo pojedini hromozomi, i čitavi sklopovi hromozoma mogu biti duplirani (poliploidija), što ima naročitu ulogu u gašenju korisnih biljaka (→ III.5.4.2). Ali na ovaj način ne proizvode se nove informacije, nove sekvence

DNK koje bi imale smisla, već se samo dupliraju postojeće informacije. Izgleda da prilikom obrazovanja novih vrsta, hromozomalne mutacije imaju određenu ulogu. Tako su kod različitih populacija miševa, koji na severnoameričkim farmama, izolovano žive, otkriveni različiti brojevi hromozoma.

Rekombinacije

Pod rekombinacijama se podrazumeva kombinovanje postojećih gena, poreklom iz različitih jedinki (slika 7.8; uporedi: III.5.3). Kod živih bića koja se seksualno razmnožavaju, geni poreklom od oca



Slika 7.8. Proces rekombinacije kod diploidnih živih bića sa seksualnim razmnožavanjem. Diploidne ćelije poseduju dve kopije svakog gena. Ove kopije, po svojoj sekvenci, mogu biti identične (isti aleli) ili različite (različiti aleli). Broj različitih alela za neki određeni lokus (mesto nekog gena na hromozomu), zavisi od istorije konkretne populacije i različitih populaciono genetičkih parametara. Slika analizira samo rekombinaciju alela A i B. Ako su oba alela sadržana u jednoj ćeliji (heterozigotno stanje), njihovo dejstvo ogleda se (na ovom primeru) u sivom fenotipu. Ako su, međutim, u jednoj ćeliji dva identična alela (homozigotno stanje), oni sami određuju osobine fenotipa (belo ili crno). Radi pojednostavljenja prihvatimo, da je fenotip (ovde: boja) kodiran samo jednim lokusom. U tom slučaju iz ovakvih eksperimenata ukrštanja mogu se izvući Mendelova pravila nasleđivanja. Međutim, često se dešava da je neko obeležje pod uticajem mnogih lokusa (gena). Molekularni mehanizam rekombinacije je složen i do sada nije u potpunosti shvaćen.

i od majke, kombinuju se u ćelijama zametka. To je preduslov za razviće potomka koji nije prosta kopija jednog od roditelja, već proizvod nove i nepovljive kombinacije njihovih gena. Kod bakterija takođe se odvijaju procesi rekombinacije. Pomenimo konjugaciju, koja se ostvaruje preko obrazovanja seksualne pilije (struktura slična biću), zatim razmenu gena preko plazmida i transfer gena putem bakteriofaga (virusa koji napadaju bakterije). Ono što je specifičnost bakterija, strana DNK može biti usvojena i nespecifično iz životne sredine i inte-

Koliko mutacija u proseku ima jedna haploidna ćelija?

Prilikom replikacije DNK u proseku dolazi do jedne greške na 10^{10} baznih parova, a ponekad je učestalost spontanijih mutacija znatno veća. Da bi bio utvrđen broj mutacija, treba znati, kroz koliko replikacija (ćelijskih deoba) prolazi polna ćelija u svom procesu sazrevanja, a pre oplodjenja. Takođe treba utvrditi koliki joj je životni vek, jer i uticaji okoline mogu indukovati pojavu mutacija. Ovi brojevi teško se mogu proceniti, ali sa sigurnošću moguće je reći da su za spermatozoid mnogo veći, nego za jajnu ćeliju. Treba poći od procene, da zigoti sisara nose više od jedne tačkaste mutacije. Uz to idu mnoge promene, nastale drugim vrstama mutacija ili putem rekombinacija. Činjenica, da kod nekih vrsta, svaka jedinka koja istovremeno nosi više genetičkih promena, ima važne posledice. Sve te promene su pod dejstvom procesa selekcije: sudbina jedinke pod uticajem je nasledne promene koja pokazuje najveću negativnu ili najveću pozitivnu adaptivnu vrednost (i time genetičkih promena koje ta jedinka nosi). Drugačije rečeno: Pozitivne promene mogu »poneti« i negativne mutacije »na svojim leđima« u narednu generaciju, dok sa druge strane veoma negativne mutacije vode do izumiranja svojih nosilaca, bez obzira što oni na drugim genima mogu nositi pozitivne promene.

grisana u genom (transformacija). Strana DNK u tom slučaju može vršiti neku funkciju. Razmena gena između različitih vrsta označena je i kao *horizontalni transfer gena*. Kod eukariotskih ćelija takođe je moguć horizontalni transfer gena, koji se obavlja putem virusa.

Putem rekombinacija nastaje veliki broj novih kombinacija gena, koje su uključene u proces selekcije. Sa time povezana diploidnost DNK pruža, zahvaljujući dvema kopijama svih gena, veliku dozu sigurnosti da će bar jedna kopija vitalnih gena normalno funkcionisati.

Učestalost mutacija

Da ne bi došlo do zabune moramo razlikovati »genetičku stopu mutiranja« i »fenotipsku stopu mutiranja«. **Genetička stopa mutiranja** definiše verovatnoću, sa kojom se prilikom replikacije ili reparacije DNK, jedan nukleotid pogrešno sintetiše – nezavisno od toga, da li kao biološka posledica nastupa smrt jedinke ili pozitivna selekcija. Genetička stopa mutiranja odnosi se samo na promene u DNK i razlikuje se od **fenotipske stope mutiranja**. Pod pojmom fenotipska stopa mutiranja podrazumeva se procenat jedinki neke populacije, određen posmatranjem, koji za vreme jedne generacije pokazuju promenu u nekoj fenotipskoj osobini. Fenotipska stopa mutiranja se odnosi na neko svojstvo (koje može biti kodirano jednim, ili uz pomoć više gena, ili je ista posledica nekoliko različitih mutacija). Veza između ova dva parametra je složena i često nejasna, jer sa jedne strane svaka promena u DNK ne vodi do promene svojstva (vidi tekst o tihim mutacijama), a sa druge strane mnoge bazne zamene za jedinku su smrtonosne, dakle uopšte se ne javljaju u potomstvu pa je nemoguće odrediti bilo kakvu stopu. Osim toga promena različitih nukleotida unutar nekog gena, često može dovesti do iste fenotipske promene obeležja.

Veza između stope mutiranja i veličine genoma je od naročito značaja. Ako je prekoračena određena granica tolerancije novonastalih grešaka u prepisivanju gena, selekcija više ne može da eliminiše mnoge nove mutante i njihove nedostatke. To vodi do raspada vitalnih bioloških informacija u DNK populaciji i dugoročno gledano vodi izumiranju jedne populacije.

Teorija evolucije prihvata ideju o neusmerenom, slučajnom, dešavanju mutacija. Odnedavno se razmatra teza o mogućnosti da bakterije, pod naročitim uslovima, sa povišenom verovatnoćom generišu pozitivne mutacije. Međutim, u međuvremenu se naslućuje zaključak, da slično dejstvo pokazuju i

mutacije nastale usled stresa. Opšte je prihvaćeno mišljenje, da mnoge tačkaste mutacije i duplikacije gena postoje u populaciji i pod normalnim uslovima bitno ne utiču na preživljavanje svojih nosilaca. Ovo se na primer može pokazati eksperimentom pravljenja otisaka bakterijskih kolonija na selektivnoj podlozi. Ovaj test, koji je opisan u slici 7.12. je osmislio naučnik Jošua Lederberg (LEDERBERG). Test pokazuje da su mutacije retke i da postoje u populaciji pre delovanja selektivnog pritiska, tj. njihov nastanak nije usmeren faktorima sredine.

Popravke mutacija

Svaka ćelija raspolaže čitavim arsenalom kontrolnih mehanizama i mehanizama za popravke novonastalih promena na DNK, sa ciljem smanjenja, koliko god je to moguće, učestalosti mutacija. Prvi korak kontrole zasniva se na komplementarnosti baza na osnovu razlike u broju vodoničnih veza: guanin odgovara citozinu, a adenin timinu. Bez obzira na to, gledano čisto hemijski, stopa sparivanja pogrešnih nukleotida je veoma visoka. Do pogrešnog sparivanja baza dolazi otprilike u 1 do 10 slučajeva na 100 nukleida. Računato po jednom nukleotidu, učestalost mutacija bi po jednoj replikaciji bila 10^{-1} do 10^{-2} , (što je sa stanovišta očuvanja naslednih informacija u DNK veoma nedopustivo, komentar prevodioca).

Zahvaljujući fino podešenoj prostornoj strukturi svog aktivnog centra, enzim DNK polimeraza mnogo tačnije odabira komplementarne baze tokom replikacije i tako smanjuje stopu grešaka na 10^{-4} do 10^{-5} po nukleotidu tokom jedne replikacije. (Budući da čovek u svom genomu ima oko $3,5 \times 10^9$ nukleotida, to bi još uvek izazivalo hiljade mutacija tokom svake replikacije DNK, komentar prevodioca.)

Međutim, DNK-polimeraza poseduje jednu dodatno ugrađenu funkciju korektore (tzv. editorska funkcija za koju je odgovoran jedan deo samog enzima DNK-polimeraze koji poseduje i nukleaznu aktivnost za isecanje pogrešno ugrađenog nukleotida), koja posle ugrađivanja nukleotida može prepoznati pogrešno ugrađeni nukleotid i zameniti ga. Time se učestalost grešaka smanjuje na 10^{-6} do 10^{-8} po nukleotidu tokom jedne replikacije.

Kada DNK-polimeraza završi posao, sledi i »kontrola procesa«, koja može razlikovati (ispravni) stari lanac u DNK molekulu od novosintetisanog komplementarnog lanca i ponovo proverava i koriguje pogrešno ugrađene nukleotide u novom lancu. (Stari lanac DNK je obeležen metil-grupama pa na osnovu toga ovaj mehanizam zna da treba da eliminiše

razliku na strani novosintetisanog lanca koji još neko vreme nema dodatne metil-grupe, komentar prevodioca.) Time se učestalost mutacija smanjuje na 10^{-9} do 10^{-11} po nukleotidu tokom jedne replikacije.

Ova preciznost je toliko velika, da bez dodatnog poređenja to teško možemo shvatiti. Tekst Biblije sadrži 4.000.000 slova. Ako bi daktilografinja mogla da radi sa istom tačnošću kao i mašinerija za DNK sintezu u jednoj bakterijskoj ćeliji, onda bi se prva slovnica greška u kucanju dogodila nakon otprilike 200 prekucanih Biblija. Pri tome bi na jednom prepisu smela da radi samo 10 minuta (ako bi želela da se uporedi sa brzinom rada DNK-polimeraze III).

U međuvremenu je otkriveno, da se svi delovi DNK u hromozomu ne kopiraju ovom tačnošću.

Pre svega, prilikom prepisivanja malo korišćenih područja (na primer u heterohromatinu) DNK-polimeraza pravi više grešaka. Pri tome nije jasno, od kakvog je značaja takav proces. Područja povišenih stopa mutacija mogu biti i programirana u određenim regionima u okviru jednog gena čime se obezbeđuje povećana »nasumična« varijabilnost, kao što je to na primer slučaj kod finog podešavanja specifičnosti antitela za prepoznavanje stranih molekula.

Sveukupno gledano, ćelija ima velike troškove, da bi održavala maksimalno nisku stopu mutacija. Uz to u ćeliji ne deluju samo napred navedeni mehanizmi kontrole tačnosti prepisivanja za vreme replikacije, već i drugi mehanizmi, koji sprečavaju, da hemikalije ili zračenja oštete DNK.

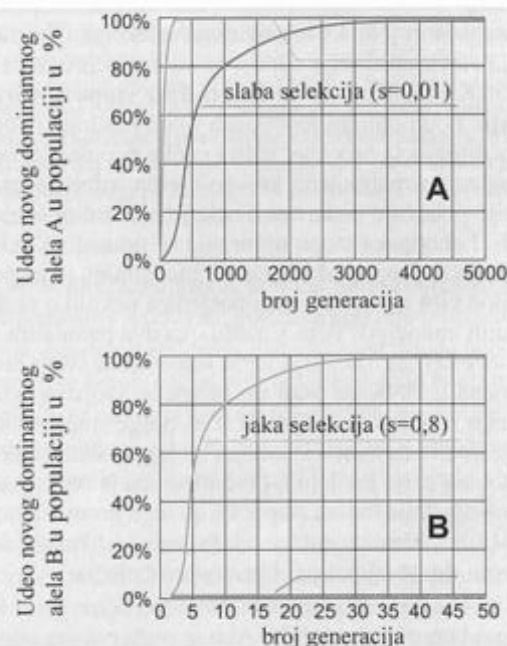
Dejstva mutacija

Fenotipske posledice mutacija veoma su raznovrsne i na sadašnjem nivou znanja se ne mogu teorijski predviđati. Međutim, mutacijom je mnogo jednostavnije uništiti neku funkcionalnu strukturu nego je stvoriti. Čak je i za današnje molekularne biologe relativno teško da konstruišu novu funkcionalnu strukturu sa stvarnim prednostima za organizam (iako koriste inteligenciju, tehnologiju i primenjuju neograničeno mnogo mutacija). Generalno razlikujemo pozitivne, neutralne, negativne i letalne mutacije. **Pozitivne** mutacije, koje pod određenim uslovima povećavaju adaptivnu vrednost

Adaptivna vrednost

Što je veći broj potomaka jedne jedinke, u jedinici vremena u poređenju prema njenim direktnim konkurentima, to je veća njena adaptivna vrednost. Ponekad se pojmovi selektivna vrednost, stepen prilagođavanja ili penetrabilnost koriste sa istim značenjem. Jedino merilo evolutivnog uspeha jednog fenotipa je brzina njegovog razmnožavanja.

(»fitness«, vidi zaseban tekst) nekog organizma, relativno su retke, ali ipak poznate. Kao primere navedimo mnogostruku rezistentnost bakterija na antibiotike, pojavu otpornosti štetočina na hemijska zaštitna sredstva i promene kod bakterija, koje dovode do sposobnosti razgradnje novih supstanci (uporedi: IV. 7.2). **Neutralne** mutacije su prema Kimuri (KIMURA) sve mutacije, čiji je uticaj tako mali, da se ne može sa sigurnošću oceniti da li izazivaju dejstvo bilo kakve selekcije. Mutacije iz ove grupe mogu biti slabo pozitivne, stvarno neutralne ili slabo negativne. Ove poslednje mogu dugoročno stvarati dosta problema, jer se šire kroz populaciju, ali se ne mogu ukloniti selekcijom. Ako se ovakve mutacije kontinuirano nakupljaju, njihovo dejstvo može dovesti do izumiranja populacije. Ima dovoljno razloga za mišljenje, da su neutralne mutacije češće od selektivno osetljivih **negativnih** mutacija. Međutim, i negativne mutacije ne vode do tre-



Slika 7.9. Determinističko fiksiranje alela putem selekcije **A** Selekcija novog alela A sa slabo povećanom stopom preživljavanja. Dominantni alel A je u populaciju uveden sa učestalošću 1% u odnosu na recesivni alel, a čija je vrednost selektivnog pritiska $s=0,01$. Nosioci homozigotno recesivne kombinacije gena aa imaju dakle relativnu adaptivnu vrednost 99%.

B Selekcija novog alela sa veoma povoljnom vrednošću selektivnog pritiska $s=0,8$. Formule na kojima se zasnivaju proračuni nalaze se u RIDLEY (1996, s. 102). Polazna pretpostavka je da je populacija dovoljno velika, da genetički drift ne igra više veliku ulogu u doseljenoj grupi sa novim alelom.

nutne smrti organizma, već samo smanjuju njegovu sposobnost preživljavanja i ostavljanja potomstva u odnosu na druge jedinke unutar iste populacije u datoj životnoj sredini. Samo **letalne** (i sterilizirajuće) mutacije ne mogu da se prenesu u sledeću generaciju. Ako, dakle, u pretpostavljenoj evoluciji ima letalnih međukoraka, oni se mogu prebroditi samo ako se sekvence na kojima se dešavaju takve promene, privremeno proizvedu u nefunkcionalne pseudogene, a zatim se kasnije, tokom evolucije ponovo vrate u funkcionalno stanje.

Sve do sada eksperimentalno dokazane mutacije kreću se u okviru osnovnih tipova, dakle spadaju u mikroevolutivne procese ($\rightarrow$ II.4.3; III.5). Ovo je lako razumljivo, ako imamo na umu, mnozinu detalja po kojima se razlikuju dva osnovna tipa. Ako bismo hteli prevesti jedan osnovni tip u drugi, bio bi potreban veoma veliki broj određenih smislenih zahvata. Hipoteza makroevolucije tvrdi, da su sve ove promene slučajno proizvedene, korak po korak, i zbog svoje adaptivne prednosti (Fitness) odabrane putem prirodne selekcije ili neutralno fiksirane. Pošto smo se upoznali sa procesima slučajnog proizvodjenja naslednih promena, treba da ispitamo dejstvo prirodne selekcije i genetičkog drifta u populaciji.

7.1.3. Populaciona genetika i rasprostranjivanje mutanata

Da bi se dobila jasna slika dometa mikroevolutivnih procesa, rezultati molekularne biologije i populacione genetike moraju se zajedno posmatrati. Populaciona genetika ispituje, koji genski aleli uspevaju da se održe i prošire u nekoj populaciji i pod kojim uslovima. Pri tome se vrši analiza dejstva prirodne selekcije i slučajnih faktora na učestalost alela i fenotipa.

U populaciji počinje »genetička borba za opstanak«, čim se dogodi neka nova mutacija, jer novonastala mutacija treba da se **fiksira** (to znači da se probije i ustali u populaciji – penetrabilnost). Najpre se mora toliko rasprostraniti, da više ne može biti uklonjena slučajnim procesima drifta. Ako struktura na koju ta mutacija utiče pokazuje selektivnu prednost u preživljavanju i ostavljanju potomstva, onda se njena penetrabilnost može oceniti na osnovu **selekcione teorije**. Ako nova struktura pod trenutno vladajućim uslovima ne pokazuje vidnu selektivnu prednost ($s < 1/2Ne$; uporedi zaseban tekst), onda važe zakoni **neutralne teorije**, pod uslovom da se taj gen ne nasleđuje vezano sa nekim drugim genom, koji baš tada pokazuje selektivnu prednost i »vuče« prvpomenutu novu strukturu, iako ona sama nije korisna za preživljavanje. Obe teorije su u

međuvremenu i matematički razrađene. Pošto primereni prikaz izlazi iz okvira ove knjige, razjasnićemo samo neke suštinske pojmove. Obe teorije dosta pouzdano opisuju, svaka po jedan deo, mikroevolutivne stvarnosti.

Teorija selekcije

Teorija prirodne selekcije govori, da se evolucija dešava, pre svega zato, što izumiru manje prilagođene jedinke. Ako određeni alel ($\rightarrow$ II.4.2.1) povećava ili smanjuje broj potomaka jedne jedinke, najčešće se selekcijom relativno brzo menja učestalost tog alela u populaciji. Ipak, za to je potrebno vreme, koje se ne sme zapostaviti. Posmatrajmo na primer jedan diploidni organizam sa novim dominantnim alelom A, koji ga osposobljava, za 100% relativno preživljavanje, dok je relativno preživljavanje divljih tipova bez mutacije samo 99%. Radilo bi se dakle o relativno maloj selektivnoj prednosti novog alela A. Jedinke koje nose alel A treba da se doseljavaju u neku populaciju, dok ih ne bude 1% populacije. Alel A (ovde dominantan gen) i alel a (ovde sa manjom adaptivnom vrednošću, recesivni gen) konkurišu za isto mesto u populaciji. Populaciono genetička proračunavanja pokazuju, da otprilike treba da prođe 1000 generacija dok udeo A od 1% dostigne 80% (slika 7.9). Ako se pomenuta situacija odnosi na čoveka, to pri generacijskom vremenu od 20 godina daje otprilike 20.000 godina. Dok iz populacije ne nestanu i poslednji ostaci recesivnog, manje korisnog gena a, može proći još mnogostruko toliko vremena, jer se recesivni geni mogu dobro »sakriti« u heterozigotnim jedinkama. Slučajni genetički drift ovde ponovo igra veliku ulogu – kao na početku rasprostranjivanja.

Ovaj primer važi, međutim, samo za »normalan slučaj«, dakle za neku populaciju koja nije u opasnosti da izumre, i koja je samo pod blagim pritiskom selekcije. Zbog brzo promenljivih uslova životne sredine, jedan uobičajeni izvor hrane može na primer da nestane a da se pojavi novi. Ako uzmemo da tu promenu preživljava samo 20% životinja, koje su upućene na prethodnu hranu ($s=0,8$), u tom slučaju bi varijetet, koji može da živi na novoj hrani, predstavljao već posle otprilike 10 generacija 80% populacije. Ako se uz to populacija sastoji od malo jedinki, onda se može dogoditi, da se ova promena isto tako utvrdi (fiksira) u slučajnim procesima i uskoro bude prisutna kod svih jedinki date populacije.

Takva (i još drastičnija) selekciona zbivanja, redovno se događaju prilikom uzgajanja i kod nekih kompjuterskih simulacija evolucije. U prirodi se to

zapaža, na primer onda, kad se organizmi presele u druge životne prostore ili ako se usled sušnih vremena korenito promeni način ishrane.

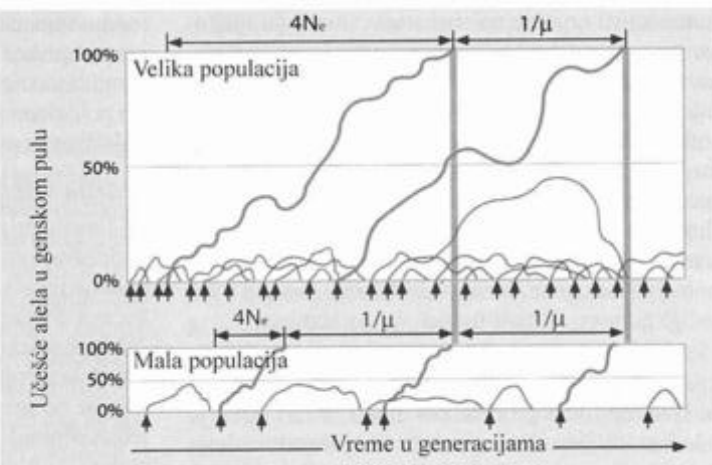
Neutralna evolucija

Mutacijama nastaje veliki broj alela. Neminovno skoro isto toliko alela se iz genskog pula jedne populacije potiskuje slučajnim izborom, dakle bez uticaja selekcije. Ova zbijanja se nazivaju genetički drift (uporedi II.4.2.1). Zapažena visoka heterozigotnost prirodnih populacija, ne može se objasniti samo selekcijom. Ovaj nalaz vodio je pored ostalog do formulisanja neutralne teorije molekularne evolucije. Ona kaže, da na molekularnom nivou evolutivne promene nastaju uglavnom putem selektivno neutralnih ili skoro neutralnih mutacija i pretpostavlja, da su ove bile bitne i u istorijskom razvoju živih bića. Prema tome, sudbina alela u genskom pulu jedne populacije određuje se isključivo mutacijama i driftom gena.

Pozitivna darvinistička selekcija se ne smatra bitnim faktorom za (makro) evolutivna kretanja. Aleli se u populaciji rasprostranjuju i putem drifta, a da svom nosiocu ne donose neku selektivnu prednost. Sintetička teorija (selekciona teorija) naprotiv tvrdi, da bi jedan mutirani alel morao da pruži selektivnu prednost, da bi mogao da se rasprostrani u populaciji (vidi gore). Međutim, za fiksiranje alela (to znači: potpunu zamenu jednog alela u genskom pulu drugim alelom = supstitucija gena) je prema neutralnoj teoriji odgovoran genetički drift.

Neutralna teorija ne osporava da prirodna selekcija igra ulogu u evoluciji; njen zadatak se po neutralnoj teoriji sastoji uglavnom u tome, da se iz populacije eliminišu veoma štetne mutacije. Neutralna teorija smatra da su pozitivne mutacije vrlo retke.

Deo neutralne teorije koji se zasniva na mikroevoluciji, moguće je kao i selekcionu teoriju dobrim de-



Slika 7.10. Fiksiranje (utvrđivanje) mutacija u diploidnim populacijama putem genetičkog drifta (=neutralna evolucija) prema KIMURA (1983). Pojedine krive pokazuju moguće razvoje učestalosti alela za različite gene sa novim mutacijama putem genetičkog drifta. Plave krive predstavljaju širenje većine selektivno neutralnih alela; oni nastaju i prolaze, jer nisu fiksirani. Aleli predstavljeni crvenim krivim linijama su fiksirani, to znači da u posmatranoj populaciji sve jedinke imaju taj alel. U velikim populacijama (gore) određena mutacija nastaje srazmerno često (mnoge strelice); isto tako srazmerno često može biti i potiskivana i da bi došlo do njenog fiksiranja potrebno je da prođe $4N_e$ generacija. Ovaj proces (nastanak i fiksiranje) ponavlja se svake $1/\mu$ generacije, ako se stvarno radi o neutralnim mutacijama. U malim populacijama (dole), ovaj proces utvrđivanja novih prispelih alela ne traje dugo (brzo delujući drift). Međutim, pošto određena neutralna mutacija u malim populacijama srazmerno ređe nastaje (malo strelica), stopa neutralne evolucije (Freq_{fix}) za ovaj određeni alel sveukupno nije brža nego u nekoj velikoj populaciji. Zelene linije označavaju koji su procesi istovremeni.

Matematički simboli u populacionoj genetici

- N** Broj jedinki u nekoj populaciji
- N_e** Efektivna veličina populacije. Broj jedinki jedne populacije, koji (uzimano u dužem vremenskom periodu) stvarno učestvuje u reproduktivnim procesima. N_e je najčešće značajno manje od N i često se teško utvrđuje.
- s** Relativni koeficijent selekcije. Izražava, koliko su veliki selektivni pritisci, koji deluju na nosioce posmatranog alela, u poređenju sa drugim jedinkama u populaciji.
- μ** Stopa mutiranja. Ovde se mora obratiti pažnja na to, na šta se mutaciona stopa odnosi: gledano na ugrađivanje nukleotida u procesu replikacije, veoma je mala (na primer 10^{-9}). Međutim, gledano na celi genom i jedno generacijsko vreme je velika (na primer > 2 kod ljudi)
- T_{fix}** Vreme (izraženo u generacijama), koje protekne, dok se jedan, tek nastao (prisutan dakle samo u jednoj jedinki), alel ne fiksira u diploidnoj populaciji, pod uslovom, da se u međuvremenu ne izgubi. Kako istovremeno može biti više nezavisnih mutacija tokom procesa fiksacije, T_{fix} ništa ne govori o vremenskim razmacima, u kojima se fiksiraju nove mutacije (uporedi: Freq_{fix}).
- Freq_{fix}** Vreme (u generacijama) koje protekne između potpunog fiksiranja dva međusobno nezavisno nastala, istovrsna alela.
- P_{fix}** Verovatnoća, da će se određeni alel fiksirati u nekoj populaciji.

lom matematički opisati. Ako je jedan veliki deo mutacija neutralan, onda su one nedostupne selekciji i njihova sudbina je određena slučajnim genetičkim driftom. Ako novonastali neutralni alel kasnije bude fiksiran u diploidnoj populaciji u momentu t_0 , tada svi članovi odgovarajuće buduće populacije nose taj alel.

Verovatnoća P_{fix} , da će se ovo dogoditi u diploidnoj populaciji sa N jedinki, je

$$P_{\text{fix}} = 1/2N, \quad (1)$$

jer bi svaki sada postojeći $2N$ alel kasnije mogao biti fiksiran. U skladu sa tim, novi alel nestaje u populaciji sa verovatnoćom

$$P_{\text{del}} = 1 - P_{\text{fix}} \quad (2)$$

Komplikovanim izvođenjem moguće je doći do toga, da fiksiranje u populaciji, ako do njega uopšte dođe, za jedan ovakav, potpuno neutralni alel u proseku traje

$$T_{\text{fix}} = 4N_e \quad (3)$$

generacija. N_e je efektivna veličina populacije (vidi zaseban tekst). U populaciji od na primer 100.000 jedinki sa $N_e = 10.000$ slučajno fiksiranje neke određene neutralne mutacije u statističkom proseku traje 40.000 generacija. Do fiksiranja dolazi sa verovatnoćom $P_{\text{fix}} = 5 \times 10^{-6}$. Suprotno tome, isti proces kod iseljenog para ($N_e = 2$) traje otprilike samo 8 generacija i dešava se sa verovatnoćom od 0,25. (Očekivano povećanje efektivne veličine populacije posle osnivanja populacije u oblasti naseljavanja naravno da se dešava; ali to se, jednostavnosti radi, ovde ne uzima u obzir). Prema neutralnoj teoriji, brzo fiksiranje neke mutacije očekuje se samo u malim populacijama. Međutim, to ne važi za vreme Freq_{fix} (u generacijama) između dva fiksiranja. Ona su zavisna samo od stope mutiranja μ (po genu/ zgotu/ili obeležju po generaciji):

$$\text{Freq}_{\text{fix}} = 1/\mu \quad (4)$$

Ovo vreme može biti mnogo duže ili mnogo kraće nego T_{fix} , jer poslednje zavisi od veličine populacije. U prvom slučaju pojedinačni događaji fiksiranja se ne podudaraju, u drugom slučaju se podudaraju (uporedi: slika 7.10). Neutralna evolucija teško može fiksirati neverovatno specifične kombinacije mutacija. Ako, na primer, nastane jedna određena (sasvim neutralna) struktura sa verovatnoćom od samo 10^{-15} , ona bi bila fiksirana nakon $(4) 10^{15}$ generacija u diploidnoj populaciji – uz uslov, da nije povezana sa nekom drugom naslednom osobinom koja je pod pozitivnim dejstvom selekcije. U velikoj populaciji nastanak ovakve strukture je verovatniji, ali ne i njeno fiksiranje. U malim popu-

lacijama fiksiranje bi bilo verovatnije i brže, ali će se u ovom slučaju dugo čekati, dok ova struktura nastane, jer je broj jedinki N vrlo mali.

Genetički drift koji ističe neutralna teorija evolucije, nema moć da neverovatne mutacije čini verovatnijim. Izgleda malo prihvatljivo da kompleksne, svrsishodne strukture nastaju neutralnom evolucijom, iz jednostavnijih struktura koje samo još treba da »jednostavnim« mutacijama budu objedinjene, da bi onda bile selektovane, jer te hipotetičke kompleksne strukture isto tako neutralnim mutacijama mogu biti ponovno lako razgrađene. Za vreme, u čijem toku bi jedna populacija »čekala« na neku neverovatnu novu mutaciju, genetičkim driftom, nasuprot tome, bio bi fiksiran, veliki broj drugih mutacija, između kojih bi mnoge sigurno imale umereno negativne efekte. Usled toga tokom dužih vremenskih perioda može doći do raspada genetičkih informacija. Za »pozitivno dejstvo genetičkog drifta« kao mehanizma nastanka kompleksnih svojstava tokom makroevolucije, na osnovu mnogih danas posmatranih kompleksnih struktura, neutralna teorija ne pruža uverljive argumente.

Tokom istorije populacija, nastupaju povremeno katastrofe, koje gasi veliki deo populacije i tako veoma smanjuju i efektivnu veličinu populacije. Prema ovom konceptu, neka nova populacija se razvija od malog broja preživelih (ili iseljenika). Pri tome se dešava slučajni zahvat malog dela genske raznovrsnosti stare populacije. Ovo praktično uvek ima kao posledicu iznenadno pomeranje većinskog alelskog sastava populacije, što je isto kao i ekstremno brza neutralna evolucija. Ovaj fenomen naziva se **efekat osnivača ili prolaz kroz usko grlo**; → III.5.1). U nekoj maloj populaciji prema gornjim formulama brzo nastupa i genetički drift, međutim fiksira samo alele koji u populaciji osnivača slučajno već postoje. Dalja brzina genetičkog drifta je posle toga zavisna od stope mutiranja. Zbog prolaska populacije kroz usko grlo, neutralni procesi evolucije mogu se enormno ubrzati, ali »smer« evolucije zavisi od novih, (naješće negativnih) ili postojećih mutacija.

7.1.4. Zaključci

1. Nasledna supstanca DNK i njene promene putem različitih vrsta mutacija kao i posledice takvih promena u građi proteina proučavani su na mnogim primerima. Pri tome se pokazalo, da ogromna većina svih mutacija ima štetna dejstva. Ona mogu biti u rasponu od jedva primetnih do smrtonosnih. Povremeno su međutim, uočene i povoljne mutacije.

2. Pozitivne (korisne) mutacije moraju se nakon svog prvog pojavljivanja rasprostraniti u celoj populaciji (fiksiranje). Koliko će to dugo trajati, zavisi od toga, koliko potomaka mogu da proizvedu mutanti u poređenju sa nemutiranim jedinkama. Ovo se izračunava matematičkim aparatom selekcione teorije. U zavisnosti od selektivnog pritiska može se dešavati sporo ili brzo.

3. Teorija neutralne evolucije uglavnom se bavi proučavanjem mehanizama slučajnog rasprostiranja i fiksiranja selektivno neutralnih mutacija u nekoj populaciji. Neutralna teorija stoji pred problemom, da je nastanak neke strukture utoliko verovatniji, što je veća posmatrana populacija. Sa druge strane je fiksiranje mutacija pomoću kojih bi ta struktura nastala u velikim populacijama, malo je verovatno i pre se očekuje u malim populacijama.

4. Za predlaganje hipoteze evolucije za neku konkretnu strukturu koja se može testirati, molekularna biologija i populaciona biologija moraju je zajedno uzeti u obzir: dok se kroz molekularno biološka ispitivanja istražuje verovatnoća nastanka dotične strukture, populaciono biološka istraživanja pokazuju, koliko je vremena potrebno, da se, pod realnim sredinskim uslovima, ova struktura rasprostrani u populaciji.

7.2. Mikroevolucija bakterija

Makroevolucija pretpostavlja neopisivo velika vremenska razdoblja. To je razlog zbog koga se često smatra eksperimentalno neispitljivom. Međutim, bakterije bi mogle poslužiti kao dobri modeli za ispitivanje postuliranih makroevolutivnih procesa. One su haploidne; zato su mutacije kod njih veoma penetrabilne. Bakterije se odlikuju kratkim generacijskim vremenom, sa minimalno 15 minuta između dve sukcesivne deobe. Jedna takva bakterija daje pod povoljnim uslovima po isteku 100 godina otprilike 3.500.000 generacija. Radi poređenja, vinska mušica *Drosophila* u istom vremenskom periodu ima 1700, a čovek samo pet generacija. Po te-

Mutacije sa defektom

Mikrobiolozima su poznati bezbrojni mutanti sa defektom. U svakom osnovnom tipu mikroorganizama (→ II.3.5) nalaze se sa jedne strane zastupnici, koji raspolazu velikom raznovrsnošću merljivih enzimskih reakcija, drugi su nasuprot tome, mutacijama izgubili veći ili manji deo te raznovrsnosti. To je naročito upadljivo kod bakterija, koje žive simbiotski ili parazitski. One potiču od »kompleksnijih« predaka. Kod ovog tipa mikroevolutivnih zbivanja neprestano se gube genetičke informacije.

oriji evolucije je proteklo otprilike 100.000 generacija od primitivnih majmunolikih »praljudi« do *Homo sapiens-a* (vidi → VI.14). Ovaj broj generacija bakterija može dostići za nekoliko godina. Bakterije ne zahtevaju mnogo u uzgajanju, dozvoljavaju rad sa velikim brojem jedinki (1 mg bakterija *Escherichia coli* sadrži oko 10^{10} jedinki) i njihovu mutacionu stopu moguće je na jednostavan način povećati. Osim toga molekularni procesi evolucije kod bakterija relativno su dobro istraženi. Zato su bakterije odlični model sistema za eksperimentalno ispitivanje hipoteza evolucije.

7.2.1. Genetička stabilnost bakterija

Promenom okoline izaziva se sposobnost prilagođavanja nekog organizma. Ovom izazovu ide se u susret najpre obrazovanjem fenotipskih modifikacija, koje omogućavaju ograničeno prilagođavanje novim uslovima u životnoj sredini. Ove promene nisu nasledne, ali utiču na sposobnost prilagođavanja. Za evoluciju su, međutim, od značaja samo nasledne promene, koje prema neodarvinističkom shvatanju slučajno nastaju.

Bakterije mlečnokiselinskog vrenja (*Lactobacillus*), kojih ima u mleku i mlečnim proizvodima, u crevima i sluzokoži čoveka i životinja, kao i na površinama biljaka, javljaju se u svojim kompleksnim zahtevima za hranljivim materijama kao visoko specijalizovana živa bića, jer su im za rast neophodna mnogobrojna organska jedinjenja (slika 7.11A). To znači da su ove bakterije poliauksotrofne: *Lactobacillus casei* za preživljavanje i rast treba, na primer, da ima 12 aminokiselina i 4 vitamina.

Postepenim izazivanjem mutacija moguće je jednog mutanta genetički tako promeniti da mu je umesto 12 potrebno samo 7 aminokiselina (slika 7.11B). U ovim eksperimentima postojeći geni mutacijama tako se menjaju, da mogu ponovo preuzeti funkcije koje su kod predaka bile izgubljene. Ta restauracija ranije izgubljenih funkcija sa druge strane ima i svoje negativne posledice: ovi mutanti pokazuju slabiji rast nego poliauksotrofni predački mikroorganizmi. Bakterije sa restauriranim funkcijama po ukidanju selektivnog pritiska mutiraju posle nekoliko generacija natrag ka formi kojoj je za život potrebno šesnaest nutritivnih komponenti. Mutanti sa indukovanim ili spontanom mutacijama, koji se izoluju i izlože dejstvu selekcije, često se pokazuju kao veoma nestabilni, čak i u slučaju, kada smanjena potreba za različitim hranljivim materijama u podlozi izgleda korisna.

Slika 7.11. C. prikazuje stabilnost *Lactobacillus-a* divljeg tipa u odnosu na mutantni tip.

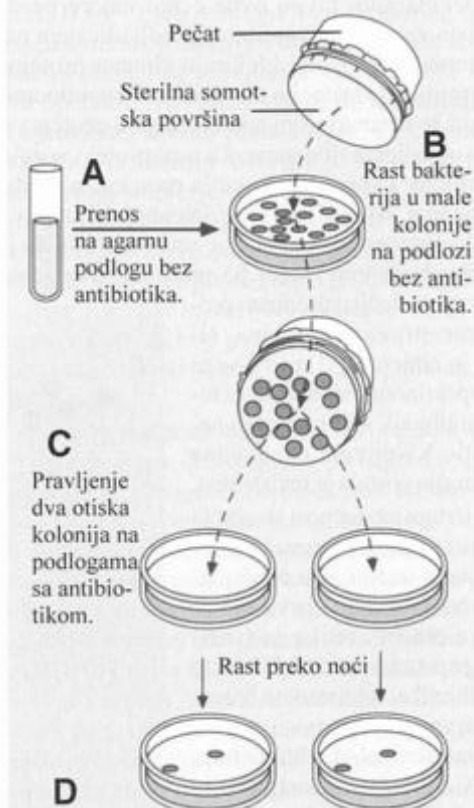
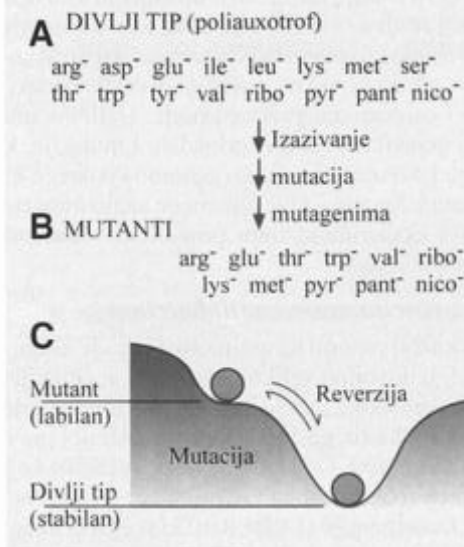
Slika 7.11. Mutacije *Lactobacillus casei* u pravcu potrebe za manje kompleksnom hranljivom podlogom. »Minusi« u eksponentima skraćenica za aminokiseline i vitamine označavaju, da je dotična aminokiselina, odnosno vitamin, potreban bakteriji za rast. (Bakterija nije sposobna da sama sintetiše ove materije, nego mora gotove da usvaja iz podloge.) Mutantu B za rast je potrebno pet hranljivih materija manje nego divljem tipu A, ali ovaj mutant nije stabilan i prilikom ukidanja faktora selekcije reverzno mutira natrag u soj kome je za rast potrebno 16 hranljivih supstanci (aminokiselina i vitamina) (C). Reverzija (vraćanje na ishodišno stanje) prilikom ukidanja snažnog selektivnog pritiska, ukazuje na to, da je soj kome je potrebno manje hranidbenih elemenata u normalnim uslovima zapravo slabije prilagođen i gubi »utakmicu« sa poliauksotrofima.

Slika 7.12. Test sa pravljenjem otisaka bakterijskih kolonija prema Lederbergu (Joshua LEDERBERG). Ovim poznatim eksperimentom Lederberg je pokazao da mutacije u bakterijama nisu usmerene, već nastaju slučajno. Ako se bakterije zaseju na Petri šolji sa agarom (hranljiva podloga za gajenje bakterija) u koji je dodat antibiotik (C), onda se redovno izoluju pojedinačne rezistentne bakterije, koje i u prisustvu antibiotika mogu narasti u golim okom vidljive kolinije (D). Da li je rezistencija na antibiotik prouzrokovana dodavanjem antibiotika ili je već postojala među ovim bakterijama, pre prenosa na Petri šolju sa antibiotikom? Rezultat testa sa pravljenjem otisaka bakterijskih kolonija (engl. Replica plating, komentar prevodioca), jasno pokazuje, da je druga hipoteza tačna, jer rezistentne kolinije leže tačno na istom mestu obe kopije otisaka Petri šolje. Rezistencija je dakle morala da postoji već na prvoj Petri šolji, na kojoj su rasle kolonije bez antibiotika dodatog podlozi (B). Kada bi mutacija sa određenom učestalošću bila prouzrokovana tek prisustvom antibiotika, na oba otiska prve Petri šolje, rezistentne kolonije bile bi očekivane na različitim mestima.

Ovakve nestabilnosti zapažene su i kod mikroorganizama koji proizvode antibiotike. Ti mikroorganizmi neprekidno se moraju održavati na visini svoje produkcije, putem stalnog selektivnog pritiska. U protivnom brzo gube ili isključuju iz funkcije delove gena koji kodiraju dotični antibiotik. Iz ovog primera ponovo se uočava pravilo, da produkcija dodatnog proteina zahteva veći utrošak materije i energije – i da to u odsustvu snažnog selektivnog pritiska predstavlja opterećenje za energetski bilans mikroorganizma, pa time i za brzinu razmnožavanja (smanjena adaptivna vrednost, komentar prevodioca).

7.2.2. Laboratorijska evolucija bakterija

Da bi mogle preživeti, populacije bakterija raspolazu »rezervama genetičke varijabilnosti« koje ak-



Rezultat: Na obe podloge sa antibiotikom rastu samo dve kolonije na tačno istom mestu. Odgovoraju obema crvenim kolonijama na polaznoj podlozi bez antibiotika.

tiviraju u slučaju drastično promenjenih uslova u životnoj sredini. Radi se o genima, koji u normalnim (povoljnim) životnim uslovima nisu aktivni. Ako nastupe određeni uslovi u sredini, ovi geni se aktiviraju i osiguravaju preživljavanje. U širem smislu ovoj genetičkoj rezervi pripadaju i mutacije, koje mogu lako nastati u datom genomu i pokreću bitne promene fenotipa. Ove fenomene analiziramo na nekim eksperimentalnim primerima »laboratorijske evolucije«.

Rezistencija prema antibioticima

Mutanti otporni na antibiotike lako se mogu dokazati u dovoljno velikoj populaciji, na hranljivim podlogama koje sadrže antibiotik. Čelije rezistentne na antibiotik postojale su u populaciji i pre dejstva antibiotika. On je samo činilac selekcije koji na drastičan način odabira već postojeće rezistentne čelije. Lederbergov (LEDERBERG) eksperiment sa pravljenjem otisaka bakterijskih kolonija, neposredno dokazuje ovu tezu (slika 7.12).

Radi boljeg razumevanja nastanka rezistencije na molekularnom nivou ovde ćemo najpre proučiti mehanizam dejstva antibiotika koji utiče na ribozomalne proteine blokiraju sintezu proteina u bakteriji. Rezistencija na antibiotik spektinomycin u vezi je sa strukturom takozvanog S5-proteina malih subjedini ribozoma. Za ovaj protein vezuje se antibiotik i sprečava funkciju proteina, a ujedno i ribozoma. Mutacija kod rezistentnih bakterija vodi do zamene aminokiseline serin u prolin na jednom određenom mestu S5-proteina. Ova zamena ima za posledicu promenu prostorne strukture proteina, čime je izmenjeno i mesto veze sa spektinomycinom. Usled toga antibiotik više ne može »napasti« S5-protein i mutantna bakterija postala je rezistentna.

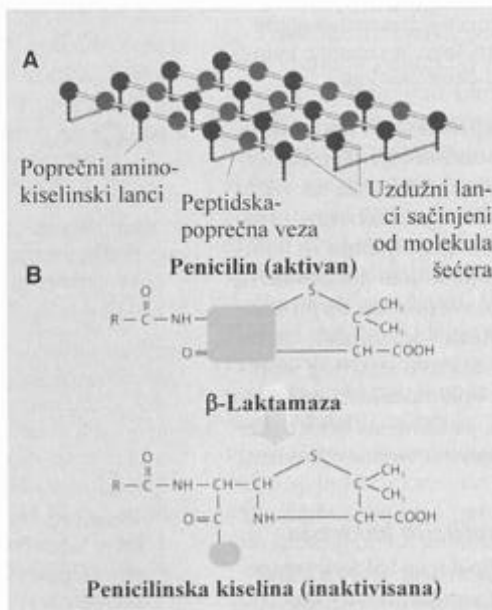
Druga mogućnost stvaranja rezistencije, na primeru hloramfenikol-acetiltransferaze (CAT) koji acetilacijom hloramfenikola prevodi ga u neaktivnu supstancu, i ovo svojstvo se svodi na duplikaciju gena (→ IV.7.1; → slika 7.19).

Razumljivo je, da bakterije raspolažu i mehanizmima za razgradnju antibiotika, jer gljive prirodno proizvode antibiotike, radi »odbrane« protiv bakterija. Otkriće penicilina koji proizvode plesni *Penicillium* je poznati primer. Penicilin zaustavlja sintezu bakterijskog ćelijskog zida i rezistentni sojevi bakterija ga enzimom »penicilinazom« (β-laktamazom) cepaju i time onesposobljavaju (slika 7.13). Gen za ovaj enzim često je lokalizovan na plazmidima (→ IV.7.3.2). Važna klasa rezistencija na antibiotike zasniva se na usvajanju novih gena putem primanja plazmida (horizontalni transfer gena). O tome će biti govora u IV.7.3.

U malopre opisanim slučajevima stvaranja rezistencije na antibiotike radi se o prilagođavanju na uslove iz životne sredine, a da se kod ovih organizama ponudeni materijal (antibiotici) korisno ne upotrebljava. Međutim, otpornost na antibiotike pruža bakteriji novi životni prostor.

Novi metabolički putevi pomoću regulatornih mutacija

Količina enzima u ćeliji često je kontrolisana regulatornim genom, koji kodira regulatorni protein (na primer represor). Za razumevanje sledećeg primera evolucije moramo najpre da razjasnimo važan osnovni princip regulacije gena kod bakterija. Geni u bakterijama najčešće su poredani u formi **operona** (slika 7.14). Jednom operonu pripadaju **promotor**, **operator** i **terminator** (to su regulatorne sekvence na DNK). Između operatora i terminatora leže jedan ili više **strukturnih gena**, koji u našem pri-



Slika 7.13.

A Struktura ćelijskog zida bakterije. Dugi lanci sačinjeni od molekula šećera povezani su poprečnim mostovima od aminokiselina (peptida). Penicilin zaustavlja sintezu poprečnih peptidnih veza.

B Pomoću enzima β-laktamaza (=penicilinaza) antibiotik penicilin se može cepati na β-laktamskom prstenu (crveno) i time inaktivirati. R je oznaka za različite hemijske grupe, po kojima se međusobno razlikuju penicilinski antibiotici. Gen za β-laktamazu često prenose plazmidi.

Slika 7.14. Regulacija gena kod bakterija na primeru operona.

A Ekspresija gena A-C je potisnuta (reprimirana).

B Represija je ukinuta indukcijom supstratom (induktor). dalja objašnjenja u tekstu

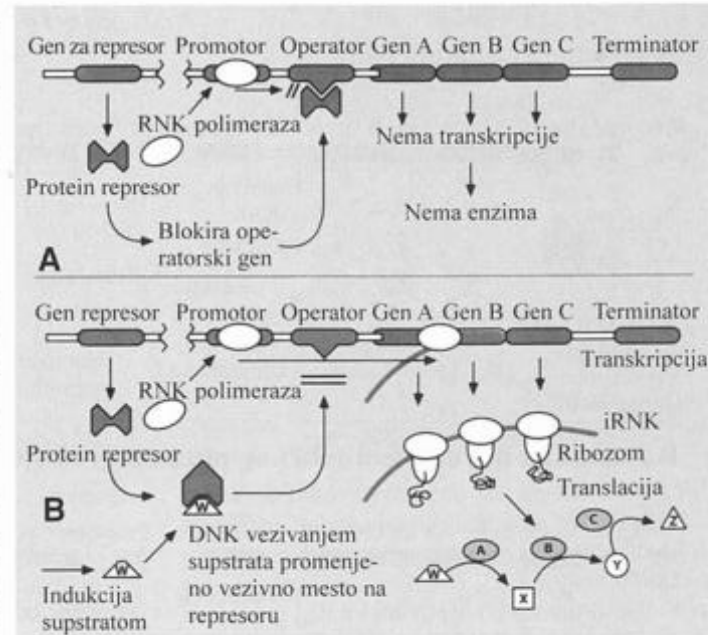
meru kodiraju za enzime A, B i C. Za promotor se veže RNK-polimeraza, koja katalizuje sintezu i-RNK (→ slika 7.3). Ovo se može dogoditi samo ako je operator koji sledi posle promotora slobodan. Terminator je posebna struktura na DNK, na kojoj RNK-polimeraza prekida sintezu i-RNK.

Može se dogoditi, da hranljive supstance W uopšte nema u medijumu za rast bakterija (slika 7.14A). U tom slučaju bilo bi besmisleno, kada bi se obrazovali enzimi koji razgrađuju supstancu W. To se sprečava

represorskim proteinom, koji je kodiran **genom za represor** koji je lociran na drugom mestu u DNK. Represorski protein je uvek prisutan u ćeliji (*konstitutivna ekspresija gena*). U odsustvu supstrata (ovde: W), represor se veže na operator i time sprečava i-RNK-sintezu. Ali ako je hranljiva materija W prisutna u hranljivom medijumu za gajenje bakterija (slika 7.14B), ona se veže za protein represor koji se time inaktivira; odvajanje se od operatora i time se omogućava transkripcija i-RNK i sinteza enzima (*Indukcija enzima supstratom*). Hranljiva materija W se višestepenim katalizovanim hemijskim reakcijama uz pomoć enzima A, B i C pretvara u krajnji produkt Z. Enzimi koji to ostvaruju su na raspolaganju sve dok u hranljivom medijumu ima supstrata W. Kada se potroši sav supstrat represorski protein se ponovo veže za operator i zaustavlja sintezu i-RNK i enzima.

Bakterijska ćelija raspolaže mnogobrojnim operonima za sintezu ili razgradnju najrazličitijih molekula. Na slici 7.15. gore, prikazan je jedan drugi operon, koji sadrži samo **jedan** strukturni gen. Kodirani enzim E pretvara molekul I u krajnji produkt P.

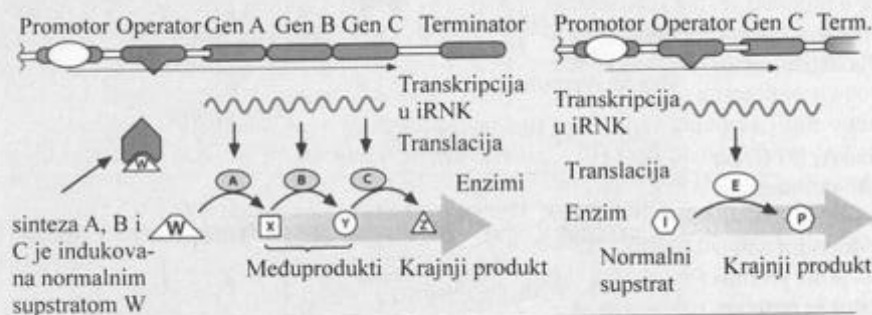
Nakon ovog izleta u molekularnu genetiku bakterija, posmatrajmo proces evolucije (slika 7.15. dole). Enzim C je relativno specifičan, to znači da kao supstrat prepoznaje samo materiju Y. Hemijski slična materija S može se, ali veoma sporo, enzimom C pretvoriti u produkt I (mali afinitet supstrata), ali S nije dovoljno specifična da indukuje sintezu pro-



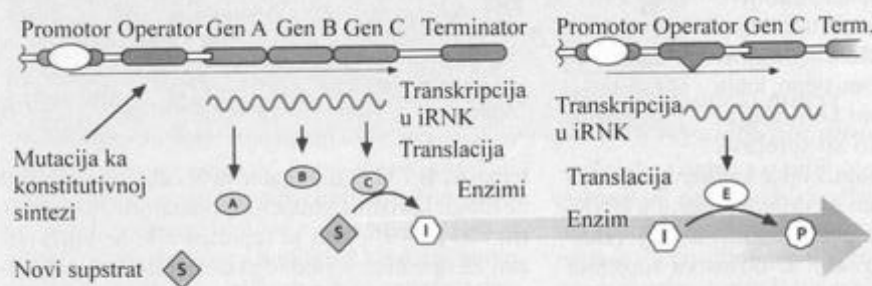
teina A, B i C. Tako materiju S ćelije divljeg tipa ne mogu koristiti. Mutacija u operatoru može stvoriti kao posledicu da se represor više ne može vezati za operator. Usled toga dolazi do **konstitutivne** (neprekidne) sinteze enzima A, B i C. Enzim C sada može u *odsutnosti* W imati do 1000 puta povećanje svoje uobičajene koncentracije. Time je moguća promena materije S u materiju I. Materija I može poslužiti kao supstrat za enzim E sa drugog operona. Enzim E je preinačuju u produkt P. Time je **jednom jedinom mutacijom** bakterija došla do »novog« metaboličkog puta $S \rightarrow I \rightarrow P$ tako da bakterija može živeti na supstratu S kao jedinom izvoru ugljenika.

Moguće je pokazati, da je kod divljeg soja *Aerobacter aerogenes* došlo upravo do napred opisane situacije. *A. aerogenes* ne može rasti na ksilitolu kao jedinom izvoru ugljenika (slika 7.16). Nadejni su međutim mutanti, koji metabolišu ksilitol, to jest mogu da rastu na njemu. Ova sposobnost je postignuta derepresijom (to znači ukidanjem inaktivacije operona represorom) gena za ribitoldehidrogenazu (RDH). Enzim RDH može da metaboliše ksilitol, ali se njegova sinteza ne indukuje ksilitolom, što znači da ksilitol ne može izazvati sintezu ribitoldehidrogenaze. Posle mutacije koja je izazvala konstitutivnu sintezu enzima, ksilitol je postao stalni supstrat za RDH koji ga pretvara u D-ksilulozu. Ksiluloza je međutim međuprodukt drugog metaboličkog puta (D-arabinoza), tako da mutiranoj bakteriji sada stoji na raspolaganju novi izvor uglje-

A Dva nezavisna operona



B Nastanak novog metaboličkog puta razgradnje

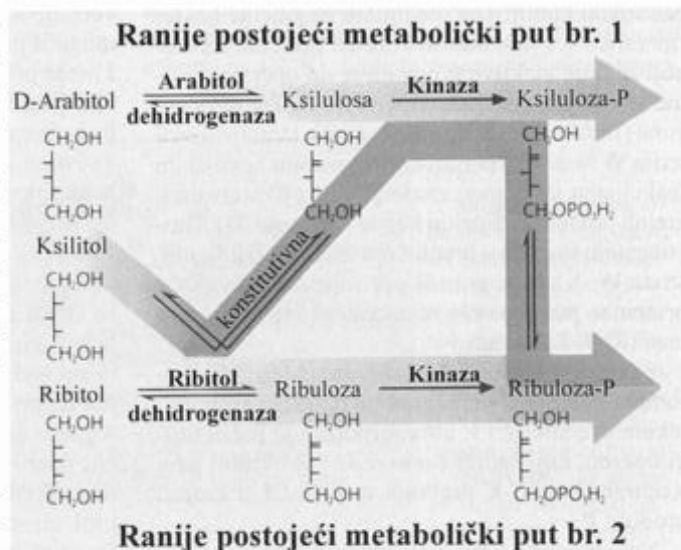


nika. Uslov za nastanak ovog mehanizma je mogućnost metabolisanja ribitola i arabinoze u dva nezavisna metabolička puta i pre nego što je došlo do opisane mutacije.

Opisani mehanizam metaboličke evolucije zasniva se na uništavanju neke regulatorne funkcije i osim toga nije proizveo novu proteinsku strukturu. U sledećem primeru upoznaćemo mehanizam evolucije, u kome se jedna postojeća struktura menja tako, da nastaje nova funkcija.

Evolucija novih enzimskih funkcija

Kod bakterije *Pseudomonas aeruginosa* neposredno je praćena laboratorijska evolucija amidaza (enzimi koji razgrađuju amid). A-amidaza divljeg bakterijskog soja hidrolizuje (cepa) acetamid i propionamid (slika 7.17). Produkti se mogu upotrebiti kao izvor ugljenika i azota. Obe materije su dobri induktori sinteze enzima, ali i dobri supstrati za

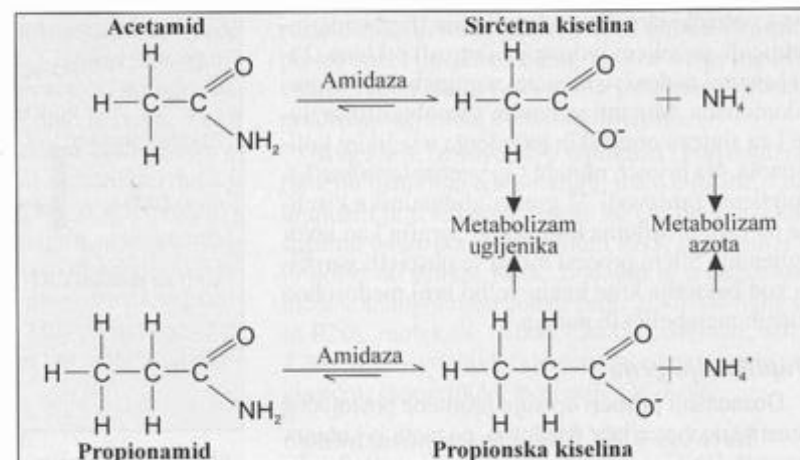


Slika 7.16. Značaj konstitutivne sinteze ribitoldehidrogenaze za korišćenje ksilitola kao supstrata. Na bazi dva ranije postojeća metabolička puta i na osnovu mutacije koja ukida induktivnost sinteze enzima ribitoldehidrogenaze, ksilitol, koji se u normalnom slučaju ne metabolizuje, posle mutacije ipak postaje supstrat za ribitoldehidrogenazu. Objašnjenja u tekstu. (prema WU, LIN & TANAKA 1968)

Slika 7.15. Nastanak novog puta razgradnje povezivanjem nezavisnih operona (A).

B Regulatornom mutacijom enzimi A-C se sintetišu konstitutivno (stalno). Protein C može u posrednoj reakciji pretvoriti S u I. I je sa svoje strane supstrat za enzim E, čija se sinteza indukuje sa I. Dva operona prikazana pod A sada su povezani.

Slika 7.17. Metabolizam acetamida i propionamida kod bakterije *Pseudomonas aeruginosa*. Nakon hidrolize aminogrupe, amonijum joni stoje na raspolaganju kao izvor azota, a sirćetna kiselina odnosno propionska kiselina kao izvor ugljenika.

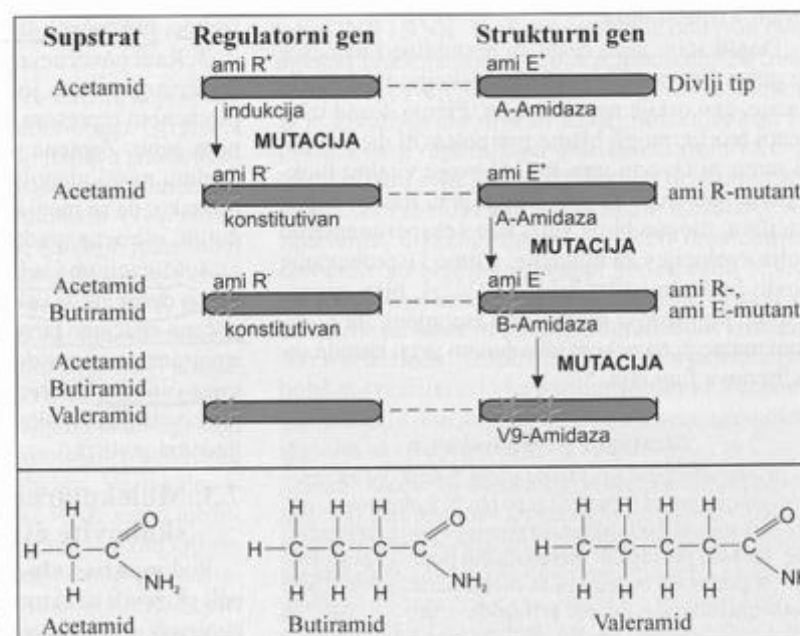


amidaze, što znači da stvaraju pojačanu sintezu enzima i njima se lako razgrađuju (vidi gore). Kada enzimi amidaze vežu amid, dolazi do promene njihove konformacije (promena prostorne strukture amidaza), koja omogućava cepanje supstrata.

Međutim, butiramid ne može biti hidrolizovan A-amidazama. U konkurenciji sa istovremeno prisutnim amidima sposobnim da indukuju enzim, butiramid potiskuje čak i sintezu amidaze. Čak i kod mutanata koji konstitutivno proizvode amidazu, nema razgradnje butiramida. Takvim mutantima je u eksperimentu ponuđen butiramid kao jedini izvor ugljenika i azota (slika 7.18). Pri tome su nađene neke ćelije, koje su mogle da rastu u tim uslovima. Radilo se o dvostrukim mutantima. Oni su posedovali »novu« amidazu, koja je nazvana »B-amidaza«. Ova amidaza je hidrolizovala butiramid koji je time mogao da služi kao izvor ugljenika i azota. Molekularnobiološka analiza je pokazala, da se proširenje specifičnosti za supstrat kod amidaze dogodilo zamenom aminokiseline serina fenilalaninom na poziciji 16. Fenilalanin je hidrofobniji i voluminozniji aminokiselina od serina. Zamena aminoki-

selina ne izaziva promenu stabilnosti enzima, ali dovodi do gubitka jedne vodonične veze u strukturi polipeptida. Ova promena izaziva veću fleksibilnost enzima, koji tako menja svoju konformaciju, tako da se i butiramid uklapa u aktivni centar i može biti hidrolizovan. Ukoliko dođe do još jedne tačkaste mutacije na drugom mestu u enzimu, kao supstrat može se hidrolizovati i valeramid.

Opisano je još sličnih slučajeva. Ovim primerom je demonstrirana »plastičnost« života putem enzimske prilagodljivosti. Ovo je idealan primer »laboratorijske evolucije«. Nastanak neke funkcije može se pratiti stalnom selekcijom mutiranih enzima. Raznovrsnost enzima i njihova promenljivost putem mutacija, omogućava da se organska jedinje-



Slika 7.18. Mutacije enzima amidaze koje proširuju repertoar amidnih supstrata. Objašnjenja u tekstu (prema KAMPFE 1980, promenjeno)

nja i veštački sintetisane hemikalije (herbicidi, insekticidi, neželjeni industrijski otpad) otklone. Takvi enzimi nađeni su naročito u grupi bakterija pseudomonada. Mutanti sa novim sposobnostima služe i za sintezu organskih jedinjenja u velikim količinama. Na primer, mutant *Corynebacterium alkalolyticum* proizvodi 72 grama glutaminske kiseline po litru medijuma koji sadrži parafin kao izvor ugljenika. Slični procesi mogu se postaviti naročito kod bakterija koje imaju veliki broj međusobno sličnih metaboličkih puteva.

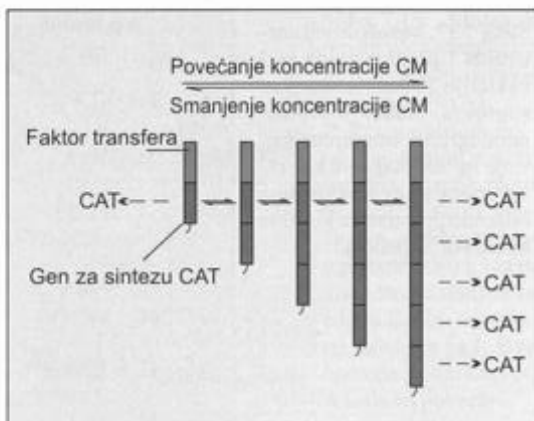
Duplikacija gena

Dosadašnji primeri opisuju promene postojećeg genetičkog materijala. Međutim, poznato je i umnožavanje DNK u nekom organizmu (→ IV.7.1.2). Kao primer kod bakterija služi već pomenuta rezistencija na antibiotik hloramfenikol. Enzim hloramfenikol-acetiltransferaza (CAT) u nemutiranim bakterijama je prisutan u ćeliji u veoma maloj koncentraciji. Kao prilagođavanje na povećane koncentracije antibiotika dolazi do umnogostručavanja gena za rezistenciju na hloramfenikol (slika 7.19). Na ovaj način CAT može biti sintetisan u većim količinama i time brzo inaktivisati smrtno dejstvo hloramfenikola. Smanjenjem koncentracije antibiotika, gubi se duplikacija gena. U drugom slučaju umnožava se gen jedne sintetaze (enzim koji gradi molekule). U oba slučaja, umnožavanjem gena koncentracija enzima može se toliko podići, da osigura preživljavanje. U prvom slučaju omogućeno je brzo oslobađanje od otrova, a u drugom slučaju životno važna sinteza.

Duplikacije gena često su nestabilne i najčešće se gube, čim popusti pritisak selekcije. Kod duplikacije, gen ostaje nepromenjen. Prema dosad izloženoj teoriji, mogli bismo pretpostaviti da ovo važi samo za izvorni gen, koji bi svoju vitalnu funkciju mogao dalje da vrši. Drugi gen, nastao duplikacijom, mogao bi da služi kao »eksperimentalno polje evolucije« za mutacije, a time i isprobavanje novih funkcija (slika 7.34). U IV.7.4. biće govora o tome koji uslovi moraju biti ispunjeni, da bi nizom mutacija na nekom udvojenom genu nastala sasvim nova funkcija.

Strategije preživljavanja

Genetička građa bakterija pruža potencijal za razvoj puteva razgradnje ili sinteze novih jedinjenja. Ovo je mehanizam koji osigurava preživljavanje populacije. Na bazi postojećih metaboličkih puteva i postojećih regulatornih mehanizama, mutacijama i selekcijom nastupa mikroevolutivno prilagođavanje.



Slika 7.19. Umnožavanje gena u prisustvu povećanih koncentracija hloramfenikola (CM). CAT: hloramfenikol-acetiltransferaza je enzim koji neutrališe toksični efekat hloramfenikola. Kod smanjenja koncentracije hloramfenikola, ponovo se ukida umnožavanje gena. Gen za transfer-faktor ne prati umnožavanje gena za CAT.

7.2.3. Zaključci

1. Prilikom drastičnih promena uslova životne sredine odgovarajuće spontane mutacije mogu osigurati preživljavanje bakterija. U dovoljno velikoj populaciji u različitoj učestalosti su unapred »spremni« mutanti za potrebno prilagođavanje. Nastanak ovih mutanata nije vezan za promene u životnoj sredini.

2. Stvaranje rezistencije na antibiotike svodi se uprkos dalekosežnim posledicama za vrste, na neznatne, mikroevolutivne promene.

3. Radi povećanja biohemijske sposobnosti preživljavanja, često je dovoljan gubitak regulacije promenom represora ili veznog mesta na regulatornom genu. Zamena pojedinačnih aminokiselina u enzimu može njegovu prostornu strukturu promeniti tako, da se menja specifičnost za supstrat. Međutim, osnovna građa enzima ostaje sačuvana.

4. Mutacijom i selekcijom kod bakterija promene se dešavaju u uskim granicama. Do sada nije uočeno značajno povećanje kompleksnosti. Sve posmatrane promene doslovno ostaju u području mikroevolucije. Uporedive su sa rezultatima uzgajanja životinja i biljaka koje čovek praktikuje već hiljadama godina.

7.3. Molekularne osnove skokovite evolucije

Pod makroevolucijom podrazumevamo nastanak složenih struktura, kao na primer na nivou organizma: plan građe ili nastanak organa (upoređi

III.6), ili principijelno nove funkcionalne strukture na molekularnom nivou: npr. ATP-aza, fiksiranje ugljenika, sinteza metana, fotosinteza i mnoge druge). Prema definiciji u II.4.3. makroevolucionim procesima bi morale biti prevaziđene granice osnovnih tipova. Koji bi molekularni mehanizmi došli u obzir za objašnjenje hipotetičkih makroevolutivnih promena? Posmatrajmo najpre neke eksperimente, koji su izvedeni *in vitro* (u epruveti, ili u širem značenju: »izvan organizma«). Posle toga ćemo se pozabaviti činjenicama i hipotezama koje se odnose na bakterije (prokariote) i organizme čije ćelije imaju jedro (eukariote).

7.3.1. Evolucija u epruveti

O eksperimentima u vezi sa nastankom organskih molekula iz neorganskih (nastanak života u »pračorbi«) biće reči u IV.8. Sada ćemo analizirati eksperimente, u kojima može da se posmatra »darwinistička evolucija« u epruveti: pod određenim uslovima procesi selekcije nisu vezani za ćelije ili organizme, već se mogu izazvati i *in vitro* u veštačkim sistemima. Pri tome se koriste proteini i nukleinske kiseline izolovane iz bakterija. Naročito uspešno mogu se demonstrirati procesi specijacije, kod kojih pod određenim uslovima selekcije dolazi do gubitka nepotrebnih struktura. Posmatrane su i promene postojećih struktura. Može li se eksperimentima *in vitro* doći do onih saznanja, koja se ne mogu tako lako dobiti iz eksperimenata na živim ćelijama? Koja zapažanja u ovim sistemima govore u prilog nastanku sasvim novih struktura?

Bakterijski virus Qβ

Najpre ćemo upoznati model-sistem, koji se zasniva na RNK replikazi Qβ bakteriofaga. Qβ je veoma mali bakterijski virus, koji napada enterobakterije *Escherichia coli*. Kao naslednu supstancu nosi jednolančani, kratki +RNK molekul. Ovaj molekul kodira vrlo mali broj gena, od kojih jedan nosi informaciju za Qβ replikazu. Ovaj enzim iz +RNK lanca proizvodi jedan komplementarni -RNK lanac. -RNK lanac služi kao matrica za sintezu mnogih +RNK lanaca u napadnutoj ćeliji *E. coli*. Ti umnoženi +RNK lanci služe kao iRNK za sintezu proteina bakteriofaga. Međutim, u ćeliji domaćina postoji veliki broj bakterijskih RNK molekula, kojima za nastanak nije potrebna Qβ replikaza. Vezivanje virusne replikaze za te domaćinske RNK molekule bilo bi nepovoljno za virus. Zbog toga enzim Qβ replikaza poseduje specifičan region koji prepoznaje tačno određeni niz baza na virusnoj RNK. Replikaza se vezuje za tu sekvencu i umnožava samo vi-

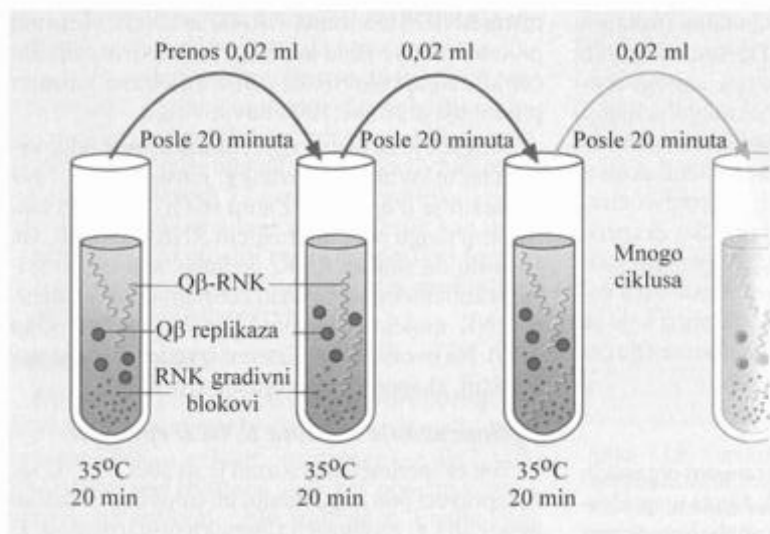
rusnu RNK. Sintetisana +iRNK se oblaže virusnim proteinima čije gene kodira, i gotov virus napušta ćeliju. Jedna bakterijska ćelija inficirana virusom produkuje otprilike 1000 novih virusa.

Moguće je izolovati Qβ replikazu i pod odgovarajućim uslovima temperature, jonske jačine, i pH umnožiti je u epruveti. Zatim se Qβ replikazu kao supstrat mogu ponuditi različiti RNK molekuli. Da bi došlo do sinteze RNK, dodatno se u odgovarajućoj količini moraju dodati četiri gradivna elementa RNK molekula (ribonukleotid trifosfati; slika 7.20). Na ovom model sistemu izveden je, sada već klasični, eksperiment evolucije Qβ-RNK.

Optimizovanje osobina RNK u epruveti

Tok eksperimenta prikazan je na slici 7.20. U seriji epruveta pod odgovarajućim uslovima dodati su molekuli Qβ replikaze i ribonukleotid trifosfati. U prvu epruvetu dodato je i nekoliko RNK molekula dužine 218 nukleotida, a Qβ replikazi je dato 20 minuta vremena za sintezu RNK molekula, koje su iznova poslužile kao matrice (Qβ replikaza prilikom sinteze RNK uvek iznova pravi greške, koje vode do stvaranja izmenjenih RNK molekula). Nakon toga uzimana je mala količina reakcione smeše i prenošena u drugu epruvetu. RNK molekuli sintetisani u prvom koraku služili su sada kao matrice za dalje umnožavanje RNK. Ovaj postupak je ponavljan više puta. U toku jednog ovakvog eksperimenta mogu se odabrati različiti uslovi selekcije. Na primer, poznato je da se pomoću kancerogene hemikalije etidijum-bromida, zaustavlja sinteza DNK i RNK. U eksperimentu je dodavan ovaj agens i praćena brzina replikacije tokom 20 transfere iz epruvete u epruvetu (slika 7.21). Selekcija je favorizovala sintezu RNK molekula, koji su postajali sve otporniji na dejstvo etidijum-bromida. U skladu s tim, takve RNK su se brže umnožavale. Da bi se razjasnio molekularni uzrok ove rezistencije, u različitim vremenskim momentima izvođene su analize sekvenci sintetisanih RNK. Pri tome se pokazalo, da su se dogodile tri sasvim određene tačkaste mutacije, u određenom vremenskom redosledu. Te mutacije su prouzrokovale poboljšanu rezistenciju na etidijum-bromid. Potpuno iste tačkaste mutacije nađene su u nezavisno ponavljanim eksperimentima.

Zaključujemo, da je već postojeće svojstvo adaptirano (optimizovano), putem pravog »darwinističkog procesa« u epruveti. Evolutivni procesi upravljani selekcijom pod odgovarajućim uslovima događaju se i u neživim sistemima. Ovaj podatak je veoma bitan za diskusiju o nastanku života (→IV.8).



Slika 7.20. *In vitro* eksperiment evolucije: RNK replikaza Qβ bakteriofaga umnožava RNK, pri čemu se događaju mutacije. One mogu biti odabrane uvođenjem selekcionog pritiska. Eksperiment je prikazan pojednostavljeno, u stvarnosti obavlja se do 100 ciklusa sinteze RNK i transfera. Objašnjenja u tekstu.

Nastajanje novih svojstava u evoluciji u epruveti

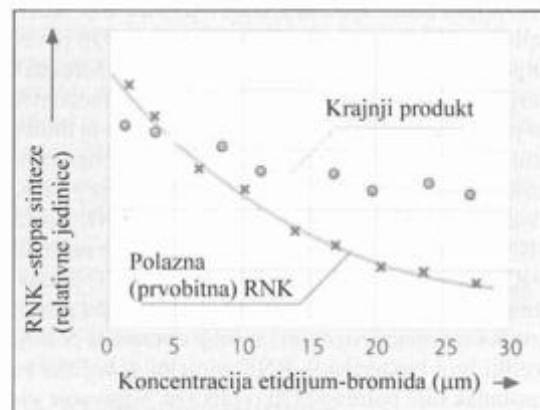
Prvi ovakav primer je otkriven takođe pre dužeg vremena u Qβ sistemu. Ako se Qβ replikazi ponude određene (ne premale) koncentracije pojedinačnih ribonukleotid trifosfata u odsustvu matrične RNK, vremenom nastupa *de novo* sinteza RNK. Nastaje potpuno nova RNK sekvenca. Odmah nakon što su sintetisani takvi RNK molekuli, Qβ replikaza ih koristi kao nove matrice. Ako se sada izvede eksperiment prikazan na slici 7.20, ove početne slučajne sekvence evoluiraju. U krajnjem stadijumu sadrže velikim delom sekvencu prepoznavanja za Qβ replikazu, u svojoj prostornoj složenosti su stabilni i građeni tako da se brzo mogu umnožiti replikazom.

Ovaj eksperiment moguće je izvesti i u prisustvu RNK-ze (enzim koji hidrolizuje RNK). Pokazalo se, da pod ovim selektivnim pritiskom RNK sekvence evoluiraju razvijajući specijalnu trodimenzionalnu složenost (sekundarnu strukturu) uslovljenu sparijenjem baza, koje im daje svojstvo rezistencije na razgradnju putem RNK-ze (slika 7.22).

Kod ovih eksperimenata neobično je to, što nijedna RNK matrica nije bila na raspolaganju kao polazni materijal. Ne može se isključiti uticaj kompleksne strukture Qβ na nastale RNK molekule, ali ne može se sa sigurnošću ni poreći da su određene strukture sa selektivno pozitivnim svojstvima nastale *de novo*.

Ovo bi u međuvremenu moglo biti pokazano i na sasvim drugim sistemima. Jedna američka istraživačka grupa demonstrirala je 1995. godine *de novo in vitro* nastajanje i posle toga evolutivno prilagođavanje ribozima (slika 7.23).

Ribozim je RNK molekul koji pokazuje katalitičku aktivnost. U ovom slučaju ima sposobnost, da poveže dva RNK molekula (ligirajuća aktivnost). U eksperimentu su sintetisane slučajne sekvence dužine od 220 baza. RNK ove dužine omogućava $4^{220} \approx 10^{132}$ različitih kombinacija nukleotida. U eksperimentu je proizvedeno samo oko 10^{15} različitih molekula (radi poređenja: jedan gram-molekul neke supstance sadrži 6×10^{23} molekula). Ipak, među njima je bilo nekoliko molekula sa veoma niskom, ali prisutnom enzimskom aktivnošću. Eksperiment je pokazao, da je u proseku jedan molekul među 10^{14} molekula koji su bili neaktivni, pokazivao ribozimsku aktivnost. Katalitička svojstva tih slučajno dobijenih ribozima su se zatim putem *in vitro* evolucije mogla poboljšati.

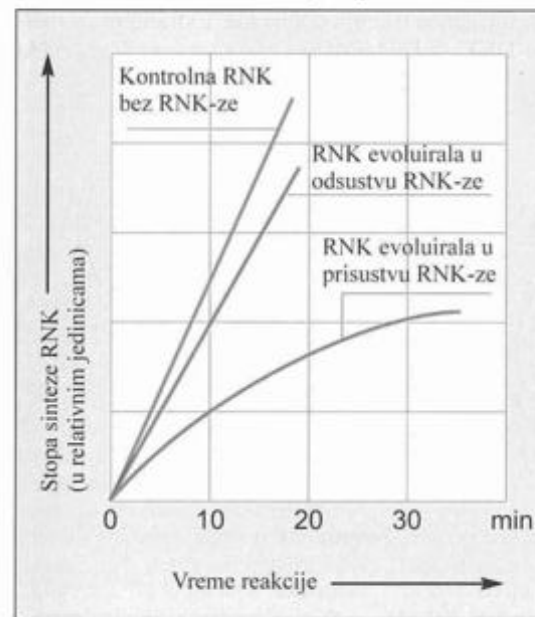


Slika 7.21. *In vitro* evolucija poboljšane rezistencije na etidijum-bromid. Odvijanje eksperimenta je prikazano na slici 7.20. Osetljivost krajnjeg produkta evolutivnog procesa na etidijum-bromid se u odnosu na prvobitni RNK molekul jasno smanjila.

Ovaj rezultat je značajan: on pokazuje, da ribozimska aktivnost u osnovi može nastati iz slučajnih sekvenci. Među 10^{132} mogućih sekvenci ima $10^{132} \times 10^{-14} \approx 10^{118}$ neodgovarajućih rešenja (nepoznato je da li među 10^{130} proteinskih sekvenci ima isto toliko mnogo nepovoljnih rešenja, ali ima nekoliko argumenata koji više govore protiv toga). Eksperiment na proteinima mogao bi se izvesti samo planskim dejstvom kompleksnih proteina pod precizno podešenim laboratorijskim uslovima – a to je mnogo složenije od pretpostavljenih uslova koji su vladali u pračorbi (uporedi: IV.8).

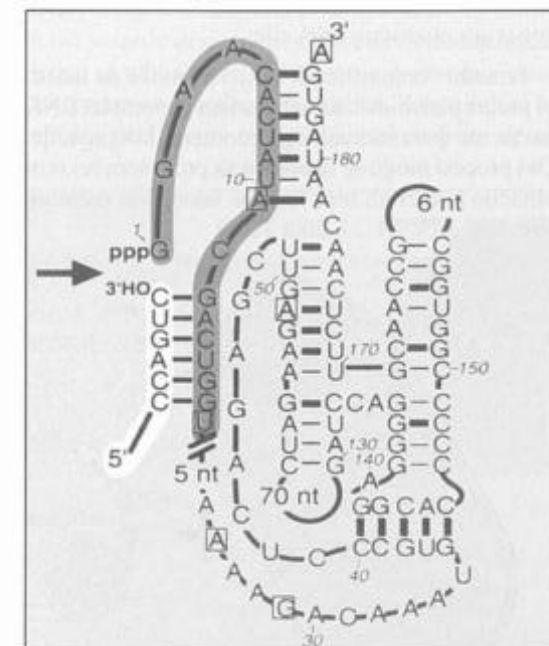
Možemo zaključiti da procesi evolucije mogu da se simuliraju u *in vitro* eksperimentima. Tokom eksperimenata postojeće strukture adaptiraju se na selektivne pritiske. Do određenog stepena, pod specifičnim uslovima, mogu se proizvesti i nove strukture. Međutim, nalazimo se na početku istraživanja ovakvih procesa *in vitro* evolucije. Usavršenim molekularno – biološkim tehnikama, u sve većem obimu, moguće je otkriti važne činjenice koje će razjasniti međusobne odnose strukture i funkcije i time dati pouzdanu procenu verovatnoće evolucije bioloških makromolekula.

7.3.2. Horizontalni transfer gena



Slika 7.22. *De novo*-nastanak RNK sekvenci sintezom RNK pomoću Qβ replikaze bez RNK matrice, jednom u odsustvu i jednom u prisustvu RNK razgrađujućeg enzima RNK-aze. U prisutnosti RNK-aze evoluirala RNK molekul, koji je zahvaljujući stabilnoj sekundarnoj strukturi rezistentan na razgradnju RNK-azom.

Osnovni uslov za nastanak novih bioloških struktura je *povećanje količine genskog materijala*. Duplikacije gena same po sebi ne proizvode nove informacije, jer samo dupliraju *postojeće* informacije. Međutim, duplikirani geni mogli bi se privremeno izbaciti iz upotrebe (blokiranje transkripcije) i služiti kao polazni materijal za evoluciju novih struktura (uporedi: slika 7.34). U mnogim genomima pronađeni su DNK-nefunkcionalni fragmenti, čije bi se poreklo moglo objasniti duplikacijom gena. Zbog svoje sličnosti sa funkcionalnim genima ovakve sekvence su nazvane »pseudogeni«. O duplikaciji gena kao osnovi za nastanak novih proteina detaljnije je opisano u IV.7.4. Za brzo sticanje evolutivnih »novina« kod mikroorganizama pre svega dolazi u obzir prenos gena iz drugih vrsta putem plazmida i bakteriofaga. To je **horizontalni transfer gena**. On može biti ostvaren različitim mehanizmima i u daljem tekstu biće obrađen na primeru mikroorganizama.

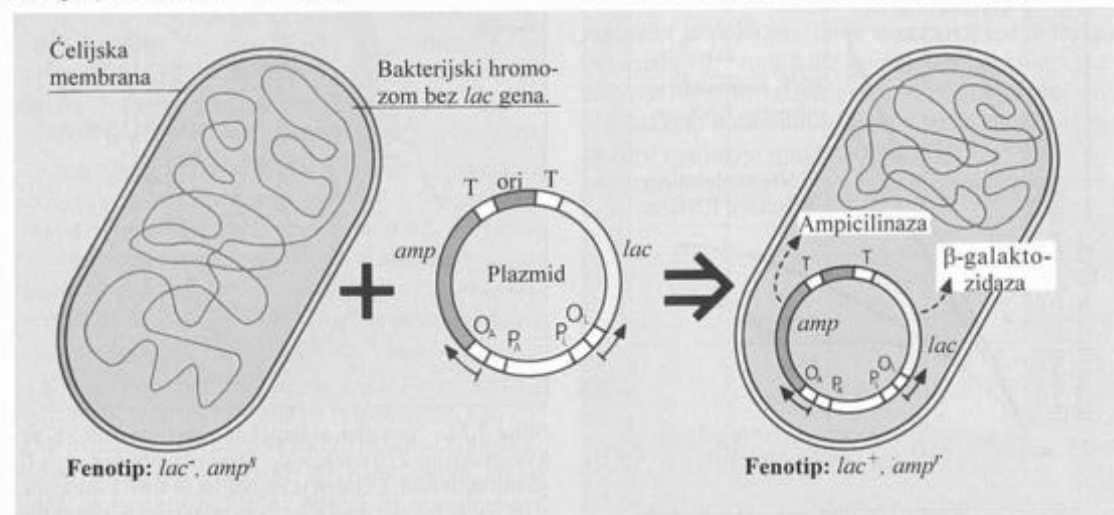


Slika 7.23. Nastanak sintetičkog ribozima iz RNK sekvenci dužine 220 nukleotida. Ovaj ribozim pokazuje ligaznu aktivnost. Učinjen je najboljim *in vitro* evolucijom u toku više koraka selekcije. Žuto markirani nukleotidi su prisutni od početka eksperimenta. Komplementarni RNK molekul je označen zelenim nukleotidima. Označeni molekuli međusobno se povezuju reakcijom ligacije. Strela pokazuje, koja dva nukleotida se međusobno kovalentno povezuju. Ostatak nukleotidne sekvence brine svojom terciarnom strukturom, da se reakcija ligacije može optimalno katalizovati. Veoma spora stopa ligacije odvija se i bez ribozima. (Iz EKLAND et al. 1995, izmenjeno)

Horizontalni transfer gena preko plazmida

Procesi evolucije bakterija ispitivani su pre svega na promenama u metabolizmu. Poznati primer je enzim β galaktosidaza. Enzim cepa laktozu (mlečni šećer) na glukozu i galaktozu (slika 7.25). Kodiran je *lac* genom. Neke bakterije nemaju ovaj gen, dakle ispoljavaju *lac*⁻ fenotip. Gen za β galaktosidazu se može nalaziti na plazmidima (npr. kod bakterija mlečno-kiselinskog vrenja, značajnih u proizvodnji sira i jogurta). Plazmidi su mali, cirkularni DNK molekuli, koji se u citoplazmi bakterija multipliciraju i pod prirodnim uslovima mogu biti preneseni iz ćelije u ćeliju (slika 7.24). Do razmene plazmida dolazi i između različitih vrsta bakterija. Ako se jedan takav *lac*⁺ plazmid prenese u bakterijske sojeve koji su *lac*⁻, bakterija koja usvoji plazmid preobražava se u *Lac*⁺ fenotip. Ovaj transformisani soj stiče mogućnost da koristi laktozu kao izvor ugljenika i u prisustvu laktoze brže će se razmnožavati u odnosu na divlji tip. Tako će biti pod dejstvom pozitivne selekcije.

Između veoma sličnih bakterija može da nastupi prelaz plazmida u toku transfera genomske DNK za vreme paraseksualnog fenomena konjugacije. Ovi procesi mogu se uporediti sa procesom rekombinacije kod živih bića koja se seksualno razmnožavaju (→ IV.7.1.2 i slika 3.22).



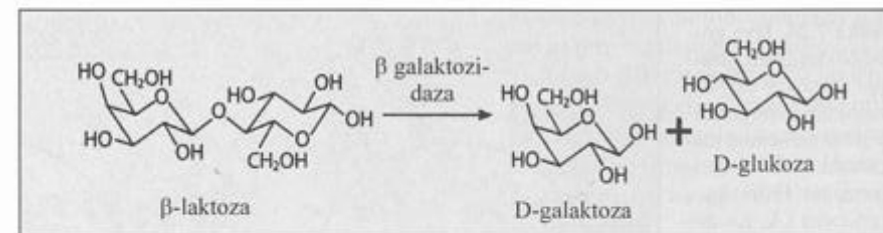
Slika 7.24. Usvajanje plazmida (transformacija). Plazmid se nalazi slobodno, u životnoj sredini bakterija (na primer u zemlji ili u ljudskim crevima), gde može dospeti lizom (razgradnjom) drugih bakterija. U ovom primeru plazmid nosi gen za β galaktosidazu (*lac*) kao i gen rezistencije na antibiotik ampicilin (*amp*) sa regulatornim genima (P=promotor, O=operator, t=terminator; strelice pokazuju pravac transkripcije). *ori*= mesto početka replikacije, sekvenca, koja je potrebna za umnožavanje plazmida. *amp* kodira enzim Ampicilinazu, koji može da razgradi antibiotik ampicilin (izveden iz penicilina). *amp*^S = senzitivno na ampicilin, *amp*^R = rezistentno na ampicilin. U poređenju sa hromozomalnom DNK bakterije, plazmid je nacrtan veoma uvećan.

Horizontalni transfer gena preko plazmida može da poprmi začuđujuće razmere i medicina se toga pribojava. Kao što je već napomenuto, geni koji su odgovorni za rezistenciju na antibiotike često su lokalizovani na plazmidima. Čestom, preteranom i lakomislenom upotrebom antibiotika u zdravstvu i poljoprivredi, čovek je tokom poslednjih nekoliko decenija izvršio veoma snažan selektivni pritisak na izazivače bolesti i time pokrenuo globalni proces evolucije mikroorganizama. Opstali su mnogi izazivači bolesti, koji su različitim putevima stekli gene odgovorne za otpornost na antibiotike. To nastaje pre svega **horizontalnim transferom gena**, ali i drugim mehanizmima rezistencije. Klinike su postale »odgajališta« bakterija rezistentnih na antibiotike. U ovom trenutku broj izazivača bolesti koji su rezistentni na antibiotike alarmantno se povećava. Izolovani su izazivači bolesti koji poseduju gene odgovorne za rezistenciju na 15 različitih antibiotika i više se ne mogu savladati pomoću poznatih lekova.

Horizontalni transfer gena preko bakteriofaga i virusa

Bakteriofazi su virusi koji napadaju bakterije (slika 7.26). Ulaze u bakterije i injektiraju svoju naslednu supstancu u ćeliju domaćina. Extrahromozomalna DNK iz bakteriofaga može značajno genetički

Slika 7.25. β galaktosidaza pretvara laktozu u glukozu i galaktozu

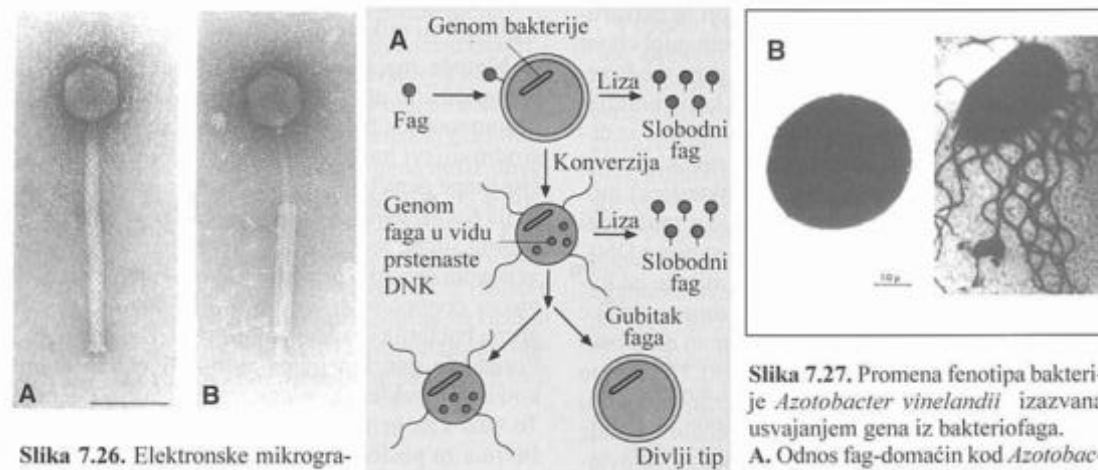


izmeniti inficirani bakterijski soj. Reverzibilne promene koje su nastupile ovim putem pokazuje *Azotobacter vinelandii*, koja živi u tlu i sposobna je za fiksiranje atmosferskog azota. Posle prihvatanja bakteriofaga A21 zapažaju se velike promene u morfologiji (izgledu), bičevima, pigmentaciji i ćelijskoj membrani (slika 7.27B). Ne čudi činjenica da su takve bakterije, koje zbog svojih osobina stečenih transformacijom uopšte ne liče na ishodišni soj pa su ranije smatrane drugom vrstom, rezistentne na fage. Ali pokazalo se sledeće: bakterija je imala izmenjeni izgled samo dok se u njoj nalazio genom faga.

Ulazak DNK bakteriofaga u bakteriju, postojanje plazmidne DNK u bakteriji ili ugradnja strane DNK u bakterijski hromozom (konverzija) može prome-

niti i druga svojstva ćelije. Tako su, za čoveka smrtonosni, toksini difterije i botulizma kod *Corynebacterium diptheriae* i *Clostridium botulinum* zapravo produkti bakteriofagnih gena koje su ove bakterije u jednom trenutku prošlosti usvojile. Nedavno je isto pokazano i za toksin izazivača kolere.

Sticanje novih gena putem virusa je zamislivo i kod eukariota. Genom mnogih virusa se posle infekcije domaćina skladišti u hromozomalnu DNK ćelije domaćina. Posredstvom različitih signala virusna DNK može biti isečena iz hromozoma domaćina. Pri tome se može desiti, da se delovi DNK domaćina zajedno sa njima isecaju, dospevaju u genom virusa i tako prenose u sledećeg domaćina. Zahvaljujući tome što neki virusi mogu inficirati različite tipove



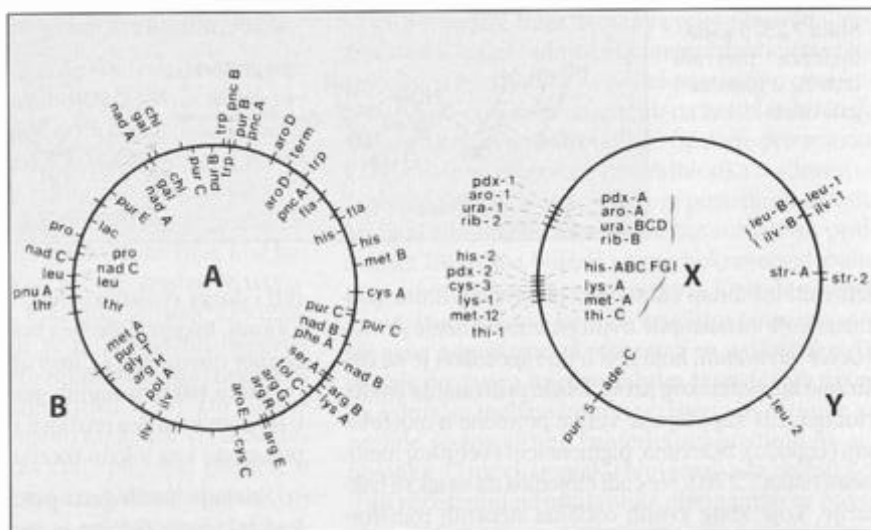
Slika 7.26. Elektronske mikrofografije (snimci) bakteriofaga, koji napadaju izazivača bolesti *Listeria monocytogenes*. Ovaj bakteriofag sastoji se iz ikozaedarne glave i dugog repa. Na kraju repa bakteriofaga nalaze se receptori, koji prepoznaju ćeliju domaćina. **A.** Bakteriofag sa repom koji nije u fazi kontrakcije, razmera: 100 nm. **B.** Pri injektiranju fagne-DNK u ćeliju domaćina, rep bakteriofaga se kontrahuje. (Iz LOESSNER et al. 1994)

ili se fag u ćeliji domaćina umnožava, sve dok ona ne pukne (liza) ili genom faga ostaje u vidu ekstrahromozomalne DNK u ćeliji domaćina i time izaziva konverziju. U drugom slučaju menjaju se svojstva domaćina, na primer izgled. Genom faga može i dalje da se umnožava i izaziva liziranje bakterije. Prilikom deobe ćelije domaćina fag se može izgubiti. Tada se izgled domaćina vraća u svoj prvobitni oblik. (Prema THOMPSON et al. 1980, izmenjeno)

B. Elektronska mikrofografija *Azotobacter vinelandii*: levo: normalna ćelija domaćina, desno: ćelija domaćina posle prijema faga. (Iz THOMPSON et al. 1980, uz dozvolu izdavača)

Slika 7.27. Promena fenotipa bakterije *Azotobacter vinelandii* izazvana usvajanjem gena iz bakteriofaga. **A.** Odnos fag-domaćin kod *Azotobacter*. Ako se ćelija bakterije inficira jednim fagom, moguće su dve posledice:

Slika 7.28. Dve grupe bakterijskih genoma (osnovni tipovi), razlikuju se po principijelno različitim rasporedu gena na hromozomu: Enterobacteriaceae (A: *Escherichia coli*, B: *Salmonella typhimurium*) i Actinomycetaceae (X: *Streptomyces coelicolor*, Y: *Nocardia mediterranea*). Pokazana su samo odabrana mesta. Ostali detalji u DRLICA & RILEY (1990).



domaćina (neki virusi mogu napadati ljude i ptice), na ovaj način moguć je horizontalni transfer gena između prilično različitih vrsta. Za sada, međutim, nema eksperimentalnih dokaza da ovaj mehanizam ima ulogu u makroevolutivnim procesima.

Nespecifično usvajanje DNK kod bakterija

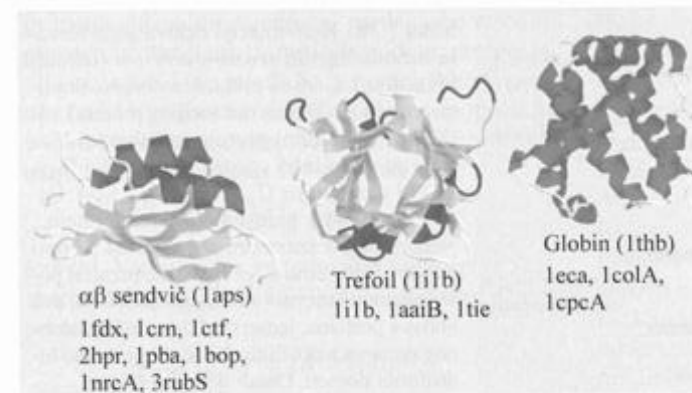
Razmena delova DNK molekula preko granica tipa je relativno specifičan proces, koji se ostvaruje putem razmene plazmida ili virusnom infekcijom (plazmidi i virusi su tako transporteri gena među vrstama ili »vektori«). Pri tome signali koji upravljaju vektorima moraju biti usklađeni sa onima iz ćelija domaćina. Pokazalo se, da bakterije, kada su u određenom stanju (»kompetentne bakterije«) mogu da prime DNK iz svoje okoline. To može biti DNK bakterija, biljaka ili životinja. Usvojena DNK najčešće se razgrađuje u citoplazmi, ali nije isključeno, da se neki fragment DNK na primer iz biljke ili nekog rasalog insekta, ugradi u genom neke bakterije (»prirodni genetički inženjering«). Nejasno je da li se usvojeni geni mogu stabilno integrisati u bakterijski hromozom, ali to ne bi trebalo da bude veliki problem. Međutim, mnogo je manje verovatno da tamo dođu pod kontrolom bakterijskih regulatornih gena (promotora), koji omogućavaju kontrolisanu i svrsishodnu ekspresiju gena. Kada bi se i prepisivali geni sa usvojene DNK iz drugog organizma, još je uvek malo verovatno da bi rezultirajući produkti gena u novom ćelijskom okruženju bili pozitivno selektovani. Bez obzira što je sve ovo ekstremno malo verovatno, mogućnost usvajanja i harmonizovanja strane DNK u organizmu domaćina, uz istovremeno povećanje adaptivne vrednosti, ipak ne može principijelno biti isključena.

Efekti horizontalnog transfera gena

Horizontalnim transferom gena u suštini ne nastaju nove genetičke informacije, nego se već postojeći geni na novi način raspodeljuju između različitih organizama. Za to je po pravilu potreban već unapred postojeći vektor koji je sposoban da strani genetički materijal prenese u svog domaćina. Budući da je u pitanju razmena već postojećih gena, u pitanju su mikroevolutivni procesi.

Metode mapiranja gena i sekvenciranja DNK omogućavaju uporedne studije redosleda gena na hromozomima bakterija. Pri tome se pokazalo, da srodni sojevi imaju slične a nesrodni sasvim različite mape gena (slika 7.28). Karte gena enterobakterija *Escherichia coli* i *Salmonella typhimurium* su veoma slične jedna drugoj (ove vrste žive i u čovekovom crevu). Isto važi za aktinomicete *Streptomyces coelicolor* i *Nocardia mediterranea* (u ovu grupu bakterija spadaju mnoge bakterije zemljišta). Poređenje genskih mapa aktinomiceta sa onima kod enterobakterija ne pokazuje nikakvu sličnost. To važi i za genske mape drugih tipova bakterija što ima za posledicu sasvim različite planove građe, pre svega u njihovim biohemijskim i fiziološkim svojstvima. Sveukupna muštra gena na hromozomu bakterije odlikava »osnovnu arhitekturu« date grupe bakterija. Izvesno je da se na osnovu mapa gena bakterija mogu raspoznati tipovi genoma, koji su uporedivi sa osnovnim tipovima (uporedi II. 3.5).

Stabilne razmene gena hromozomalne DNK (ne putem plazmida, već konjugacijom) između takvih velikih grupa do sada nisu eksperimentalno posmatrane, ali ne mogu biti isključene. Razmenom po-



Slika 7.29. Primer tri proteinska domena prikazan u trodimenzionalnoj projekciji. Jedan domen, prosečne dužine 150-200 aminokiselina, je funkcionalni ili strukturni deo proteina, koji se često i samostalno sklapa. U nekim slučajevima domen je kodiran pojedinačnim egzonom. Stalno rastući broj poznatih sekvenci proteina i njihovih trodimenzionalnih struktura, omogućio je da se ukupni broj u prirodi ostvarenih različitih »foldova domena« proceni na oko 1000. Pod »foldovanjem« se podrazumeva karakteristično sklapanje dela aminokiselinske sekvence (domena) i zauzimanje karakteristične trodimenzionalne strukture jednog lanca polipeptida u prostoru. Skraćenice označavaju šifre proteina u banci podataka proteinskih struktura (uporedi zasebni tekst na str. 98). Prema ORENGO et al. 1994).

jedinačnog gena ili jednog kompleksa gena »osnovna arhitektura« bakterije ostaje nepromenjena.

Pri tome do sada nisu nastale nove vrste bakterija. Čak ni putem ciljanog, inženjerskog kloniranja gena stranih organizama u bakterijama, ne dolazi do principijelnog prepravljanja bakterijskih genoma.

Konačno, horizontalni transfer gena može dovesti do otežavanja klasifikacije bakterija zbog sličnosti sekvenci. Upoređivanje pojedinačnih gena ponekad daje protivrečne rodbinske odnose prilikom rekonstrukcije molekularnih rodoslova. Prisustvo gena kod mikroorganizama kod kojih se ne očekuju, može se objasniti njihovim horizontalnim transferom, ali ova hipoteza mora da se proveriti za svaki pojedinačni slučaj.

7.3.3 Kombinovanje delova gena kod eukariota

Kod eukariota za nastanak novih proteina predlažu se i drugi mehanizmi promenljivosti. Ovi mehanizmi izvode se iz specifične građe eukariotskih gena.

Egzoni i domeni proteina

Proteini eukariota najčešće nisu kodirani neprekidnim nizom DNK nukleotida, već se sastoje iz egzona i introna (→ slika 7.4). Egzoni se prevode u aminokiselinsku sekvencu, dok introni ne kodiraju delove proteina. Otkriće da se iz jedne jedine se-

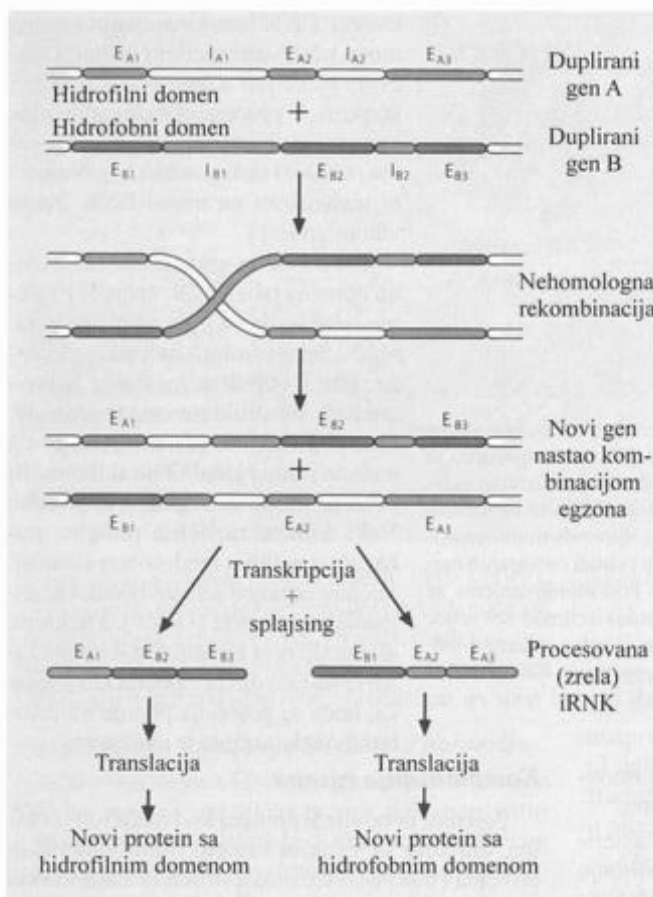
kvence DNK kombinacijama egzona mogu proizvesti različiti proteini izazvalo je veliko uzbuđenje u naučnoj javnosti. U procesu obrazovanja miliona različitih antitela iz sekvenci samo nekoliko gena, ovakvi kombinatorni mehanizmi na nivou DNK imaju vitalni značaj.

Proteini se mogu sastojati iz različitih domena (slika 7.29; uporedi i zaseban tekst na str. 98). To znači, da se određeni delovi aminokiselinske sekvence slažu u određene (najčešće funkcionalne), substrukture unutar proteina. Ove podstrukture (domeni) mogu da nose na primer katalitičku aktivnost ili vezivno mesto za regulatorni protein. Neki domeni različitih proteina pokazuju upadljivu međusobnu sličnost. Sličnost sama po sebi još nije dokaz zajedničkog porekla (→ V.9). Međutim, ako se sličnost proteinskih domena zasniva na razvoju iz zajedničkih predaka, onda se postavlja pitanje molekularnih mehanizama te evolucije.

Kombinovanje egzona

Pojedini ponovljeni domeni kod različitih proteina, zajedno sa velikim brojem multidomenskih proteina i intronsko-egzonska struktura eukariotskih gena, daju povoda za pretpostavku, da se egzoni mogu razmeniti između različitih gena. Ove promenljive kombinacije ne samo što bi objasnile sličnosti, već bi »koracima makroevolucije« mogle dovesti do novih proteina. Ovo je naročito izraženo kod podstrukture, koje su cele kodirane pojedinačnim egzonom. Navodimo odeljak iz knjige – *Linder Biologie* (1995, str. 442):

»Raščlanjivanje mnogih gena eukariota na egzone i introne ima veliko značenje za evoluciju proteina, to znači, za mnogostrukost njihovih funkcija. Jedan egzon često nosi informaciju za jedan deo molekula proteina, koji ima određenu funkciju (na primer učvršćivanje proteina u membrani). Ako u delu susednog introna istog gena nastupi nehologna rekombinacija (rekombinacija sa drugim delom istog, ili sa drugim hromozomom; komentar prevodioca), dotični egzon biće povezan sa drugim genom. Ovaj protein dobija time novi funkcionalni domen (u pomenutom slučaju dodatnu sposobnost ugrađivanja u membranu). Ovim mehanizmom brže bi mogle da nastanu promene u funkciji proteina i u njihovim svojstvima.«



Kod ovog procesa radi se o *novim kombinacijama već postojećih delova gena*. Egzoni gena za proteine A i B trebalo je da se u toku evolucije slučajno međusobno kombinuju, da bi obrazovali novu strukturu proteina. Da bismo ovo ispitali, pokušaćemo da analiziramo ovaj hipotetički proces na molekularnom nivou (slika 7.30). Prilikom pretpostavljenog procesa bile bi uništene funkcije oba predačka gena (i onog koji daje novi domen, i onog gena koji ga prima). Da bi organizam, ipak, mogao da preživi mora da se prihvati (1) duplikacija gena A i (2) duplikacija gena B. Između ova oba duplikata ili između originala, ili između jednog duplikata i jednog originala sada mora (3) doći do nehomologne rekombinacije (*crossing-over-a*). Ovo se mora desiti u okviru oba introna, koji na primer razdvajaju hidrofobni od nekog drugog domena. Kako introni ne kodiraju aminokiselinsku sekvencu, na novu funkciju egzona se putem, takođe, novonastale kombinacije introna ne utiče.

Kolika je verovatnoća, da nastane jedan ovakav događaj? Teško je dati kvantitativnu procenu, jer

Slika 7.30. Kombinacija delova gena nastala nehomolognim *crossing-over-om* (rekombinacijom). Gore su prikazana oba već duplirana gena A (kodira rastvorljivi protein) i B (kodira hidrofobni protein membrane). Sastojte se svaki iz tri egzona (E_{A1}-E_{A3} i E_{B1}-E_{B3}) i dva introna (I_{A1}, I_{A2} i I_{B1}, I_{B2}). Egzon E_{B1} kodira hidrofobni domen proteina. Nehomologni *crossing-over* mora da se desi negde u intronima I_{A1} i I_{B1}. Kao rezultat posledice isecanja introna i translacije nastala su dva »nova« proteina, jedan nosi umesto hidrofobnog domena hidrofili, dok je drugi stekao hidrofobni domen. Ostali detalji u tekstu.

nije moguće tačno navesti učestalost duplikacije gena i nehomolognih rekombinacija. Pojednostavljeno uzimamo, da se kako duplikacije gena, tako i nehomologne rekombinacije, događaju na specifičnim, potrebnim mestima, i to sa velikom učestalošću od $\mu = 10^{-7}$ po jedinki i generaciji. Ova visoka vrednost objašnjava se time, što događaji nisu ograničeni samo na jedan gen, već u genomu ima više gena, koji kodiraju hidrofobne proteinske domene i prema tome mogu služiti kao polazni materijal za željeni evolutivni događaj. Kako su istovremeno potrebne sve tri nezavisne promene da bi se proizvela nova funkcija (naime učvršćivanje proteina u membrani), dobija se ukupna verovatnoća od:

$$P_1 \approx 10^{-7} \times 10^{-7} \times 10^{-7} = 10^{-21}$$

po jedinki i po generaciji, ako duplikacije gena nisu već prethodno bile fiksirane (uporedi: IV.7.4.2, jer je tamo bilo govora o osnovama računanja verovatnoće). Ovo bi se moglo dogoditi u bilo kojoj jedinki ljudske populacije. Verovatnoća da se događaj ostvari, zavisi od veličine populacije N.

Uzmimo da je:

$$N_1 \approx 10^9$$

jedinki, dakle otprilike petinu (u ovom trenutku jednu šestinu; komentar prevodioca) današnjeg ljudskog stanovništva na planeti Zemlji. Verovatnoća da se traženi događaj desi za vreme *jedne* generacije svih ljudi na Zemlji, je prema tome otprilike ($\rightarrow$ IV.7.4.2):

$$P_2 \approx 10^{-21} \times 10^9 = 10^{-12}$$

Dalje, uzmimo da se šimpanza i čovek u traženom obeležju razlikuju; prema evolucionizmu se

prihvata, da zadnji zajednički predak obe vrste sigurno nije stariji od 10 miliona godina, pretpostavlja se da je i dosta mladi. Sa generacijskim vremenom od 15 godina i stalnom veličinom populacije u toku 10 miliona godina od 10^9 jedinki u tom vremenu bi živelo ukupno 10^6 generacija sa:

$$N_2 \approx 10^6 \times 10^9 = 10^{15}$$

jedinki. Verovatnoća za najmanje *jednokratno* nastupanje događaja u toku 10 miliona godina iznosi prema tome

$$P_3 \approx 10^{-21} \times 10^{15} = 10^{-6}$$

Ova verovatnoća je tako mala, da bi čovek umesto 10 miliona godina morao da čeka otprilike 10.000 milijardi godina, da bi se događaj prosečno jednom desio. Jasno je da je to predug period.

Da li bi na ovom mestu *neutralna* evolucija mogla da reši problem? (uporedi: IV.7.1.3) Ako se prihvati, da su obe duplikacije gena fiksirane u populaciji neutralnom evolucijom, onda bi bio potreban samo nehomologni *crossing-over*. Kako je pretpostavka da je u 10 miliona godina živelo 10^{15} jedinki, verovatnoća bi bila $P = 10^{-7}$ što je već izvesniji događaj. Međutim, koliko je verovatno, da se obe duplikacije gena fiksiraju u populaciji? Prema zakonima neutralne evolucije kod konstantne veličine populacije, razmak između dva fiksiranja prema jednačini (4) u IV.7.1.3 zavisi od stope mutiranja μ , (u našem slučaju 10^{-7}) i iznosi:

$$\text{Freq}_{\text{fix}} = 1/\mu = 10^7$$

generacija. Ako fiksiranje obe različite duplikacije može teći paralelno, ono se pri generacijskom periodu od 15 godina očekuje nakon 50 miliona godina. Čim nešto više od 10^7 jedinki (1% populacije) nose obe duplikacije gena, treba čekati još i nehomologni *crossing-over* za koji smo rekli da je potreban. I mehanizam koji pretpostavlja neutralna teorija, još uvek je previše »spor«, ali ipak verovatniji nego varijanta koju smo prvo razmatrali.

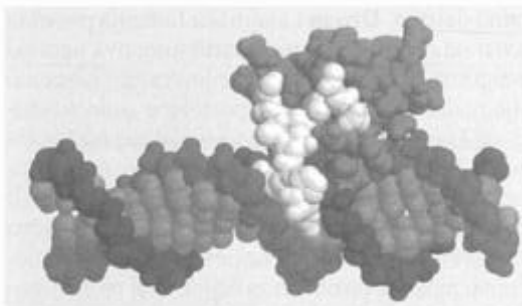
Do sada se prećutno polazilo od toga, da su tri opisana događaja već proizvela novu selektivno pozitivnu funkciju. Ali šta to »znači« za protein čija je funkcija zavisila od njegove dobre rastvorljivosti u vodi, da posle niza od možda 150 aminokiselina odjednom dobije prikačen hidrofobni lanac (koji odbija vodu) od otprilike 50 aminokiselina, da bi time bio učvršćen u membrani? **Kao prvo** ovaj protein ne može više biti sintetisan u citoplazmi, jer posle sinteze kao nerastvorljivi protein on bi se taložio. Zbog toga se mora tražiti mehanizam, koji bi preovladao takve negativne efekte da ne bi imali

štetno dejstvo. **Drugo** katalitička funkcija proteina zavisi od njegove prostorne strukture, ova opet od mnogostrukih međusticajica pojedinih aminokiselina. Nije realno očekivati da se postojeće aminokiseline, od kojih su neke veoma fino podešene za katalitičku ili regulatornu funkciju, usklade sa novim dodanim aminokiselinama, a da ne dođe do gubitka ili bar narušavanja funkcije proteina. Ako jedan od dva nova proteina (slika 7.30) nekim slučajem, ipak, nosi novu funkciju pozitivnu za ćeliju, ovaj protein mora, **kao treće** da se uklopi u harmoničnu zajedničku igru sa ostalim učesnicima metabolizma u ispravnoj količini i u pravo vreme. Kako prevelika produkcija tako i premala produkcija ili sinteza u pogrešnom momentu ponovo bi poništila dobijenu selektivnu prednost. Novi gen morao bi dakle još slučajno da dospe pod ispravni regulatorni režim na DNK. Ako bi se to sve *nekako* i dogodilo, novo obeležje moralo bi se, **kao četvrto** probiti u populaciju (fiksirati). Dok se selekcijom fiksira (a to bi pri maloj selektivnoj prednosti dugo trajalo, uporedi: slika 7.9), ne bi smeo da se ponovo izgubi slučajnim procesima genetičkog drifta, što je naročito problem na početku procesa fiksiranja.

Na prvi pogled izgleda jasan u *Linder Biologie* citiran i ne mnogo detaljno analiziran mehanizam evolucije. Privid objašnjenja drastično se menja, ako se u hipotezi uzmu u obzir realni molekularnobiološki podaci. Tada postaje jasno, da zanimljiva ideja »makroevolutivne« proizvodnje novih proteina slučajnim kombinacijama domena, eksperimentalno nije dokazana i prema sadašnjim teorijskim saznanjima teško se može očekivati i u veoma dugim vremenskim periodima. Ispitivanje drugih hipoteza u vezi sa kombinovanjem egzona (npr. alternativni splajsing) ovde se ne pominje, ali vodi do sličnih rezultata, kada se radi o mogućnosti nastanka sasvim novih proteina.

7.3.4. Skokovite promene morfogeneze putem homeoboks gena

U okviru ove knjige zanimaju nas hipoteze o mehanizmima evolucije živih bića, dakle i one u vezi sa evolucijom morfogeneze. Molekularni uzroci obrazovanja morfoloških struktura tokom individualnog razvoja još uvek su malo poznati. Zašto i kojim procesima živo biće u toku svog individualnog razvika prima određeno obličje? Embriologija je razradila morfološke i anatomske opise obrazovanja morfoloških struktura i međusobno uporedila embrionalni razvoj (ontogenezu) različitih životinja ($\rightarrow$ V.10), ali analiza uzroka na genetičkom nivou, tek je upravo počela. Dakle, s obzirom da o tome sko-



Slika 7.31. Domen homeoboks proteina *engrailed* veže se za ciljnu sekvencu na DNK. Ovaj protein učestvuje u utvrđivanju granica segmenata embriona mušice drozofile, iz kojih kasnije nastaju pojedinačne strukture odrasle mušice. (Banka podataka kod: 1hdd.pdb; uporedi Str. 98, Internet)



Slika 7.32. Genetičke manipulacije ekspresije homeotičkog gena *eyeless* u drozofilu.

Gore: Usled ekspresije ovog gena u segmentu toraksa (grudi) ispod krila se obrazuje oko (strelica). Struktura ovog malog oka je veoma slična normalnom oku, međutim životinja njime ne može da vidi, jer nedostaje pripadajuća inervacija koja normalno oko povezuje sa moždanim centrima za analizu slike.

Dole: Indukcija oka u drozofila mušici pomoću ekspresije mišjeg gena *eyeless*. Ovaj eksperiment demonstrira, da su homeoboks geni prekidači, koji ništa nemaju sa određivanjem stvarnog plana građe organa – ovde oka. Homeoboks geni samo određuju lokaciju ili vreme nastanka složenih morfoloških struktura. Gen miša indukuje razvoj oka karakterističan za drozofilu, a ne oko kičmenjaka. (Iz HALDER et al. 1995; uz odobrenje autora i izdavača)

ro ništa nije poznato, može se dati vrlo malo izjava zasnovanih na činjenicama o granicama varijabilnosti neke biološke forme. Istina, mutacije se dešavaju i u regulatornim regionima DNK, koji izazivaju iznenađujuće promene fenotipa. U III.5.2 bilo je reči o čitavom nizu mutacija, koje su imale za posledicu dalekosežne fenotipske promene. Ovakve mutacije poznate su kao **homeotičke mutacije**.

Kod *antennapedia* mutanta vinske mušice *Drosophila*, umesto antena, na glavi se formiraju srednje noge. Radi se o mutaciji, kojom genski produkt gena *antp* dolazi do izražaja na pogrešnom mestu u embrionu muve. To vodi do pomenutog fenotipa. Molekularnobiološke tehnike su omogućile identifikaciju i sekvenciranje gena *antp*. Ovaj gen kodira protein sa tipičnom homeoboks sekvencom u jednom egzonu. Ova sekvencija, dužine otprilike 60 aminokiselina, naziva se i **homeoboks**. Genetičari su otkrili da se homeoboks proteini vežu za specifične sekvence na DNK (slika 7.31). Ovi proteini utiču na obrazovanje morfologije organizma, time što određuju koji geni, odnosno kompleksi gena, na kojim mestima u embrionu i u kom trenutku će se prepisivati. Dalji, naročito upečatljiv primer je *eyeless*-gen vinske mušice. Ovaj gen je kloniran i ciljano ekspimiran na različitim delovima embriona mušice. Time je postignuto da se na različitim delovima tela vinske mušice, na primer na krilima ili nogama, razviju oči (slika 7.32).

Mutacije u homeoboks genima mogu dakle dovesti do toga, da strukture, koje se u normalnom slučaju formiraju na određenom mestu ili u određeno vreme u toku embrionalnog razvoja, uopšte ne nastaju ili nastaju na pogrešnom mestu ili u pogrešno vreme.

Ponekad se homeotičke mutacije označavaju i kao makromutacije.

Koje značenje homeotičke mutacije imaju za proces evolucije? Bez sumnje mutacije u ovim genima dovode do nagle promene morfologije. Bez daljnjeg je zamislivo, da usled ovih mutacija povremeno nastaju jedinke, koje će se pod odgovarajućim uslovima razviti u nove vrste. Kao primer na-

Čovek	GENTNSISSNG
Miš	GENTNSISSNG
Žaba	GENTNSISSNG
Insekt	GENSNGGASNI

EDSDEAQMRLQLKRKLQR
EDSDEAQMRLQLKRKLQR
EDSDEAQMRLQLKRKLQK
GNTEDDQARLI LKRKLQR

NRTSFTQE QIEALEKEFE
NRTSFTQE QIEALEKEFE
NRTSFTQE QIEALEKEFE
NRTSFTNDQIDSLEKEFE

Slika 7.33. Deo aminokiselinske sekvence homeoboks proteina (poreklom iz različitih organizama) sličnih »eyeless« proteinu drozofile. Sekvence ovog proteina kod čoveka i miša su identične i u prikazanom isečku imaju samo jednu razliku u odnosu na ovaj protein kod žabe. Naprotiv, aminokiselinska sekvencija kod insekata je u skoro polovini pozicija različita. (»EntreZ«-brojevi za pristup sekvencama: 1082677, 417450, 1669587, 641810; uporedi: Str. 98, Internet)

vedeni su beskrilni insekti, koji potiču od formi sposobnih za letenje. Ako ovi insekti žive na ostrvima, na kojima su izloženi jakim vetrovima, gubitak sposobnosti letenja odgovarajućom homeotičkom mutacijom može se ispostaviti kao selektivno pozitivno svojstvo (→ III.5.2.5).

Dokazano je da su homeoboks geni genetički prekidači: označavaju se i kao »mastergeni«, čiji genski produkti u nekom određenom području embriona uključuju ili isključuju formiranje neke kompleksne strukture (na primer nekog dela tela). Prekidači za uporedive programe razvoja mogu pri tome u različitim osnovnim tipovima živih bića biti slični. Pomenuti master-kontrolni gen *eyeless* je u mišu, čoveku i vinskoj mušici začuđujuće sličan (slika 7.33). Duboke sličnosti DNK sekvenci homolognih homeoboks gena daju povoda za spekulaciju, da nastanak ekstremiteta ili mnogih različitih tipova očiju kod insekata, kičmenjaka ili glavonožaca (hobotnice, lignje i sipe, komentar prevodioca) imaju zajedničko poreklo.

Makroevolucija *podrazumeva* nastanak novih struktura. Samo *uključivanje* ili *isključivanje* posto-

jećih struktura na nekarakterističnim delovima tela, u pokušaju odgovora na ovo pitanje ne pomažu mnogo. Kod miša i drozofile *eyeless* gen je odgovoran za uključivanje programa »gradnja oka«. Sličnost oba gena ide toliko daleko, da odgovarajući mišji gen, ako se molekularno biološkim metodama eksprimira u embrionu mušice, tamo indukuje razvoj oka muve (a ne »mišje oko«). To znači: *homeoboks geni, sami po sebi, nemaju ništa sa procesom izgradnje neke kompleksne strukture*.

Međutim, potrebno je da razumemo upravo genetičku osnovu plana morfološke građe, ako želimo da donesemo neki zaključak o mehanizmima makroevolucije, tj. zaključke o nastanku neke nove strukture kao, na primer, oka ili krila. U programu razvoja oka kod drozofile prema Valteru Geringu (Walter GEHRING) učestvuje verovatno više od 2000 gena. Šta je funkcija ovih gena? Kako su nastali? Kako su se sastavili radi nastanka jedne tako kompleksne strukture kao što je oko i kako je došlo do toga, da su ovi geni došli pod režiju »master-gena« *eyeless*? Ova pitanja nisu razjašnjena.

Fascinantna otkrića o homeoboks genima do sada su dala malo informacija koje bi bile od pomoći u rešavanju problema makroevolutivnog nastanka složenih morfoloških struktura. Slikovito rečeno: ako smo razumeli kako se aktivira određeni kompjuterski program, to još uvek ne znači da nam je jasno, kako je taj program napisan i kako funkcioniše.

7.3.5. Zaključci

1. Eksperimenti *in vitro* pokazali su da darvinistički mehanizam mutacije – selekcija može da se odvija i izvan živih ćelija, na molekularnom nivou. Putem takvih eksperimenata u okviru određenih granica mogu biti proizvedene strukture, kojih pre nije bilo. One tada procesom evolucije mogu da budu prilagođene za određenu funkciju.

2. Horizontalnim transferom gena mogu nastati skokovite promene mikroorganizama. Međutim, nema indicija o nastanku novih struktura, jer su odgovarajući geni već postojali u drugim organizmima. Horizontalni transfer gena može imati važnu ulogu u mikroevolutivnom rasprostranju postojećih struktura i funkcija.

3. Slučajno kombinovanje delova gena (egzona) kod eukariota dešava se u vrlo uskim granicama. Za sada nije poznato kako bi pod realnim uslovima, uz pomoć ovakvih mehanizama mogli nastati novi, funkcionalni proteini.

4. Skokovite promene plana građe nekog organizma prouzrokovane su mutacijama u homeoboks-genima. Međutim, tako nastale strukture nisu nove,

već se radi o prostornim i vremenskim greškama u razvoju kompleksnih, ranije postojećih struktura. Homeoboks geni su kao »molekularni prekidači« veoma važni za morfogenezu. Međutim, time još nije rečeno ništa o samom »morfogenetskom programu«. Zato su se samo u skromnim razmerama ispunila očekivanja, da se uz pomoć homeoboks gena može razumeti fenomen morfogeneze.

7.4. Verovatnoća nastanka neke molekularne mašine

7.4.1. Evolutivna prepravka udvojenih gena

Kao što je već iscrpno opisano (IV.7.1.2) mutacije obezbeđuju »sirovinu« za hipotetički proces evolucije. Putem prirodne selekcije odabiraju se jedinke koje su se najbolje prilagodile uslovima u životnoj sredini. Selekcija se zapaža na organizmičkom (III.5.4) i molekularnom (IV.7.2 i 7.3) nivou. Međutim, postoje različita mišljenja o tome, da li putem poznatih procesa mogu nastati promene, koje su potrebne za nastanak sasvim novih struktura ili funkcija i koje bi konačno mogle dovesti do evolutivnog napretka. Citiramo odgovarajući deo iz *Linder Biologie* (1995, S. 441). Citat govori o mehanizmu duplikacije gena, pomoću koga nastaju neaktivne kopije gena. Na slici 7.34. prikazan je mehanizam duplikacije gena i nastanak pseudogena, »ogledno polje evolucije«.

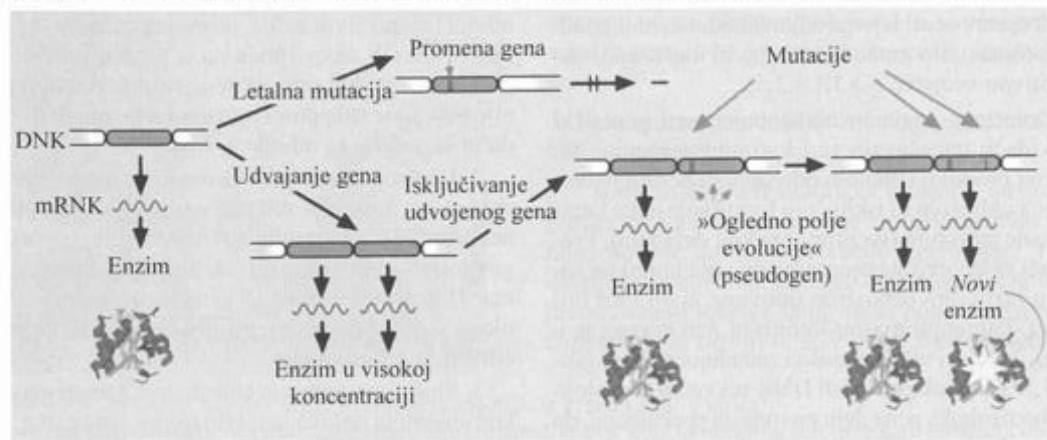
»Mnogi od ovih gena su inaktivni. U genomu čoveka i mnogih sisara dokazani su mnogobrojni ovakvi inaktivni geni koji su veoma slični određenim funkcionalnim genima, od kojih verovatno i potiču.

Inaktivni, takozvani **pseudogeni** su rezerva gena za buduću evoluciju. Mutacije u pseudogenima nemaju fenotipske posledice. Vremenom se mutacije u pseudogenu nakupljaju i on se menja. Ako neki pseudogen u toku evolucije postane aktivan i time postane gen, može obrazovati protein sa novim funkcijama. Tako nastaju mnoga nova svojstva tokom evolucije organizama.

Na prvi pogled ovo objašnjenje izgleda prihvatljivo, ali to je čest slučaj u teoriji evolucije, kada se odričemo prikazivanja pojedinosti ili konkretnih primera, mnogo toga izgleda logično, iako zapravo nije. Sposobnost nekog zamišljenog modela proverena je, međutim tek onda, kada uspe ili ne uspe primena u konkretnim problemima sa svim njihovim detaljima. Da bi mogla da bude ostvarena temeljna ocena navedene izjave, mora se ispitati neki konkretni problem, uzimajući u obzir sve detalje i pretpostavke teorijskog okvira evolucionizma. U tu svrhu izabrali smo primer jedne molekularne mašine, rotacioni motor bakterije. To je dobar primer, jer se o metabolizmu i mutagenizi na molekularnom nivou najviše zna kod bakterija (uporedi: IV.7.2). Međutim, najpre se moraju dati neke osnove za procenu verovatnoće nastanka mutacija u nekom pretpostavljenom procesu evolucije.

7.4.2. Osnove procene verovatnoće

Verovatnoća P nekog događaja izražena je pomoću razlomka čija je vrednost između 0 i 1. Uvek se odnosi na određenu situaciju ili na određeno vremensko razdoblje. $P=1$ znači, da će se očekivani događaj sa sigurnošću odigrati pod odabranim uslovi-



Str. 7.34. Duplikacija gena i prestanak aktivnosti udvojenog gena. U različitim genomima nađeni su neaktivni geni slični funkcionalnim genima, za koje se pretpostavlja da su nastali duplikacijama gena. Takvi geni nazivaju se pseudogenima. Posle duplikacije nekog gena, ćelija bez gubitka prvobitne funkcije može da podnese bilo kakve promene na neaktivnoj kopiji. Zato što se gen ne prevodi u protein, sve nastale mutacije najpre su neutralne. Nakon niza mutacija gen bi mogao da se ponovo uključi i da posle toga vrši novu funkciju.

Jednostavni eksperimenti za izračunavanje verovatnoće

$$\text{Verovatnoća} = \frac{\text{povoljni slučajevi}}{\text{mogući slučajevi}}$$

Želimo da odredimo verovatnoću, sa kojom dva bacanja (kocke) jedno za drugim daju određeni isti broj. Različite mogućnosti su $1/1+1/2+1/3+1/4+1/5+1/6+2/1+2/2+2/3+\dots+6/6$. Dolazimo do ukupno 6×6 mogućnosti. A verovatnoća jednog povoljnog događaja je (na primer 2×6),

$$P_{2 \times 6} = 1/36 = 0,02778.$$

Izvedimo 100 duplih bacanja i posebno zabeležimo za svaki od šest brojeva učestalost bacanja kod kojih uzastopno dobijamo iste brojeve (dakle ili 2×1 ili 2×2 ili 2×3 itd.). Podelimo ove brojeve svaki sa 100 (ukupni zbir bacanja). Pojedini razlomci bi po računu verovatnoće trebalo grubo da imaju vrednost negde oko 0,03. Iz šest dobijenih razlomaka, možemo obrazovati srednju vrednost, koja leži bliže 0,03.

Na kraju je srednja vrednost najtačnija

Verovatnoća, da se baci »šestica«, je 1 povoljno / 6 mogućih. Dakle, moglo bi se očekivati, da se prosečno mora bacati otprilike šest puta, da bi se dobila »šestica«. Međutim, kako se to događa u stvarnosti?

Uzmimo kocku i bacajmo toliko dugo, dok prvi put ne dobijemo »šesticu«. Zabeležimo broj potrebnih bacanja. Ovo je jedna serija bacanja. Ponovimo postupak 100 puta i svaki put zabeležimo koliko nam je bacanja bilo potrebno, da bi smo dobili »šesticu«. Utvrdićemo da nam je ponekad potrebno manje od 6, a ponekad više od 6

bacanja. Utvrdimo u koliko smo od 100 serija bacanja dobili »šesticu« kod prvog, kod drugog, kod trećeg pokušaja itd. Videćemo da može doći do iznenađujućih odstupanja.

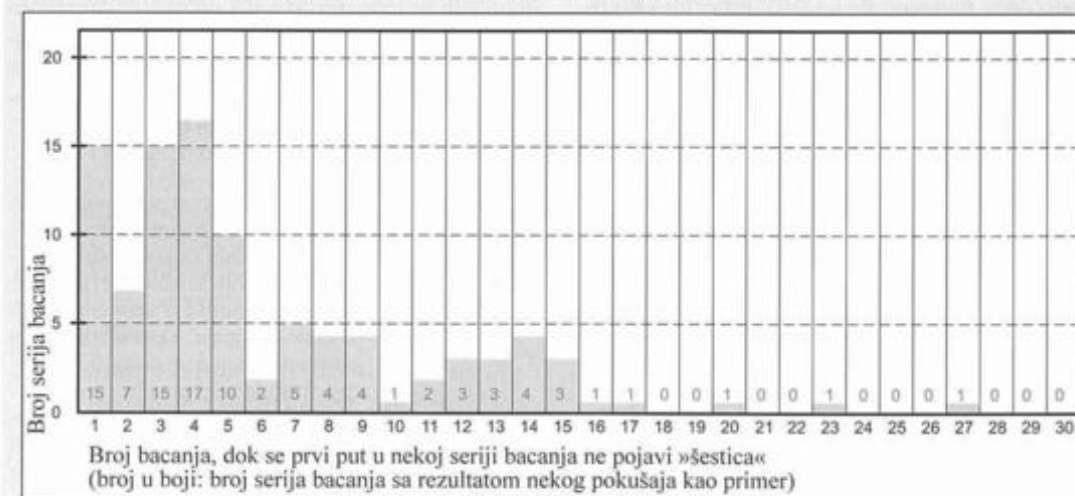
Upišimo rezultate eksperimenta u donji crtež. Sada možemo izračunati srednju vrednost bacanja (na primeru: $15 \times 1 + 7 \times 2 + 15 \times 3 + 17 \times 4$ itd., podeljeno sa $100 = 6,18$). Što više serija bacanja napravimo, to će srednja vrednost biti bliža našem računu od šest potrebnih bacanja da bi smo dobili jedan određeni od šest mogućih brojeva.

Selekcija međurezultata

Posmatramo četiri uzastopna bacanja i želimo da postignemo četiri uzastopne »šestice«. Verovatnoća tog događaja je:

$$P_{4 \times 6} = 1/6 \times 1/6 \times 1/6 \times 1/6 = (1/6)^4 = 1/1296$$

$\approx 7,72 \times 10^{-4}$. Morali bi smo u proseku da napravimo 1300 pokušaja da bismo jednom zaredom dobili četiri šestice. Međutim, promenimo pravila igre i uvedimo selekciju pojedinačnih rezultata sledećim pravilima: Bacajmo prvu kocku, dok ne dobijemo »šesticu«; ostavimo kocku da leži. Uzmimo drugu kocku i bacajmo ponovo, dok se ne pojavi »šestica«, uzmimo sada treću kocku i konačno četvrtu kocku, dok nemamo 4 »šestice« jednu pored druge. Zabeležimo broj bacanja, koji je ukupno bio potreban za četiri šestice pod ovakvim uslovima. Prema računu verovatnoće, umesto preko 1000 bacanja bilo nam je potrebno samo otprilike 20 do 30 bacanja. Selekcijom događaja, pojedinačni događaji nisu više bili nezavisni jedan od drugog. Ovaj princip važi i za proces selekcije u evoluciji.



ma, dok je mogućnost događaja čija je verovatnoća $P=0$ isključena. Vrednosti između 0 i 1 daju prognozu verovatnoće nastupanja nekog određenog događaja, ako se broj ponavljanja ili pokušaja proteže u beskonačnost. Jedan takav broj doduše *ne može dati sugurno predviđanje* za određeni pojedinačni događaj, ali ukazuje na okvirnu mogućnost njegovog dešavanja.

Na primeru kocke ovaj princip postaje jasan. Verovatnoća P , da se prilikom jednog bacanja dobije određeni broj (na primer šestica), jednak je obrnutoj vrednosti broja raspoloživih mogućnosti dakle $1/6$ ili

$$P_{1 \times 6} \approx 0,167 = 1,67 \times 10^{-1}$$

po bacanju. To možemo i drugačije izraziti: ako se kocka baca 6 puta, prilikom svakog bacanja za događaj da se pokaže šestica verovatnoća je $P_{1 \times 6} = 1/6$; komplementarna verovatnoća da ne padne šestica je

$$P_{ne\ 6} = 1 - 1/6 = 5/6$$

Verovatnoće događaja koji se međusobno isključuju, uvek se dopunjavaju do 1, jer nema drugih raspoloživih varijanti. Pošto su sva bacanja nezavisna jedna od drugih verovatnoće pojedinačnih događaja moraju se međusobno pomnožiti, ako treba izračunati verovatnoću ukupnog događaja. Dakle verovatnoća, da će se u šest uzastopnih bacanja kocke svaki put pokazati 6 iznosi:

$$P_{6 \times 6} = (1/6)^6 \approx 2,1 \times 10^{-5}$$

dok verovatnoća, da se u 6 bacanja ne dobije ni jedna šestica iznosi $(1 - 1/6)^6 \approx 0,33$. Ovi rezultati mogu se potvrditi i na osnovu jednostavnih eksperimenata bacanjem kocke ($\rightarrow$ zaseban tekst S. 127).

Ako je, na primer, kod bakterija verovatnoća neke određene mutacije $P=1 \times 10^{-9}$ po ćeliji i po replikaciji, intuitivno očekujemo jednog mutanta među 10^9 bakterija. Verovatnoća, da će se jedna takva mutacija zaista dogoditi je:

$$P = 1 - (1 - 10^{-9})^{1000.000.000} \approx 0,63$$

Jedna milijarda bakterija nije naročito veliki broj. Toliko bakterija ima u 1 ml tečne kulture. U 10 ml postoji željena mutacija sa »verovatnoćom koja se graniči sa sigurnošću« ($P \approx 0,999955$). Ako, međutim, postoji samo 10^6 bakterija, veoma je mala verovatnoća da će među njima doći do te mutacije. U tom slučaju račun se može pojednostaviti:

$$P = 1 - (1 - 10^{-9})^{1000.000} \approx 10^{-9} \times 10^6 = 10^{-3}$$

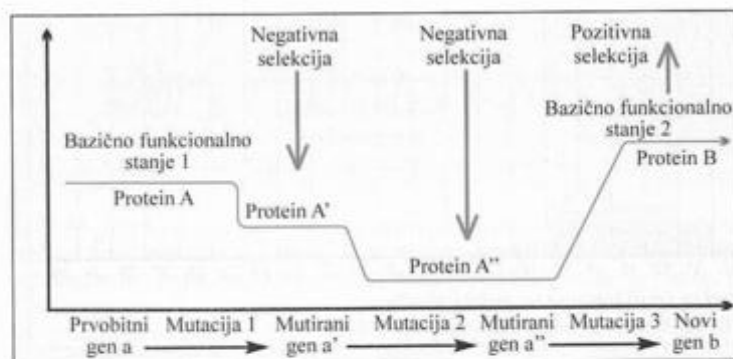
Sada treba izračunati verovatnoću, istovremeno dešavanja dve mutacije, a u tome treba da pomogne primer dve kocke, koje bi mogle da odgovaraju dvema pozicijama u jednoj DNK sekvenci. Koliko je često uzastopno dobijanje šestice na obe kocke? Verovatnoća za šesticu je bila $1/6$. Obe kocke su za vreme bacanja nezavisne jedna od druge. Verovatnoća za dva nezavisna bacanja »šestice« može se zbog toga izračunati množenjem pojedinačnih verovatnoća, pa je $P_{2 \times 6} = 1/6 \times 1/6 = 1/36 \approx 0,028$. Kao generalna zakonitost mogla bi se formulisati sledeća definicija:

Verovatnoća za istovremeno nastupanje različitih, jednog od drugog nezavisnih događaja, jednaka je proizvodu verovatnoća svakog pojedinačnog događaja.

Verovatnoća za uzastopno dobijanje tri šestice u tri bacanja kocke je prema tome:

$$P_{3 \times 6} = 1/6 \times 1/6 \times 1/6 = 1/216 \approx 0,00463$$

Primenimo ovaj rezultat u genetici bakterija: dve mutacije sa pojedinačnim verovatnoćama od po 10^{-9} po jednoj ćeliji i replikaciji dešavaju se zajedno sa ukupnom verovatnoćom $P_{2 \text{ mut}} = 10^{-9} \times 10^{-9} = 10^{-18}$ po ćeliji i po replikaciji. To je veoma mali broj: da bismo našli najmanje jednog dvostrukog mutanta sa verovatnoćom od otprilike 0,63 u eksperimentu, što bi trebalo ispitati otprilike 10^9 ml ili 1000 tona bakterijske suspenzije sa 10^9 bakterija po 1 ml. Međutim, nije nemoguće da dođe do ovakvih događaja; u biološkom postrojenju za prečišćavanje vode moguće je da postoji tolika količina bakterija.



Slika 7.35. Koncept postizanja stanja bazične funkcije tokom evolucije, prikazano u skladu sa konceptom »pejzaža adaptivnih vrednosti« (uporedi: slika 6.5). Radi se o veoma grubom pojednostavljenju. Ako dođe samo do jedne od tri potrebne mutacije, ne nastaje funkcionalni protein, pa odgovarajuće stanje ne pripada pozitivnoj selekciji, jer se ili neutralnom mutacijom fiksira ili nestaje iz populacije zbog negativne selekcije.

Teže je, kada treba da nastupe tri mutacije u jednoj ćeliji, jer $P_{3 \text{ mut}} = 10^{-9} \times 10^{-9} \times 10^{-9} = 10^{-27}$. Sada moramo ispitati 10^{18} ml guste bakterijske suspenzije, što po gruboj proceni odgovara dvadesetostrukoj zapremini Bodenskog jezera. Međutim, ako pretpostavimo, da se evolucija dešava u okeanu, onda ni ovaj događaj nije nerealan.

Uslovi pod kojima postaje ispravna ovakva procena imaju veiki značaj: Posmatrani rezultati moraju biti nezavisni jedan od drugog. To međutim, nije obavezno. Jednostavno množenje pojedinačnih verovatnoća nije dozvoljeno, ako deluju procesi selekcije. Ovo demonstrira treći eksperiment prikazan na str. 127. Ako je neki cilj evolucije moguće dostići pomoću mnogo međustadijuma, pri čemu svaki od ovih međustadijuma može biti pod pozitivnom selekcijom, tada je veća verovatnoća za dostizanje ukupnog cilja za red veličine. Ove procese nazivamo *procesima prilagođavanja*. U odeljku o laboratorijskoj evoluciji kod bakterija (IV.7.2) govorili smo o jednom takvom slučaju. Da bi se očuvala amida-za, koja pored acetamida može da koristi i novi supstrat valeramid, potrebne su upravo 3 mutacije (uporedi: slika 7.18). Verovatnoća za to bila bi kod nezavisnih događaja otprilike 10^{-27} . Međutim, ne ispituju se okeani bakterija. Događaj se odigrao u malo mililitara u veoma kratkom vremenu. Ovo je u vezi sa selekcijom: nakon što je nastupila mutacija, ona je selektirana. Tek nakon što je ovaj mutant bio fiksiran u populaciji, eksperimentator je proizveo sledeću mutaciju. Na ovom primeru postaje jasna sledeća važna zakonitost:

Ako pojedinačni događaji izazovu procese selekcije (prirodno ili veštačko odabiranje), onda su zavisi jedan od drugog. Ukupna verovatnoća nastupanja svih događaja ne može se u tom slučaju više računati množenjem pojedinačnih verovatnoća, već je mnogo verovatnija.

U ovome leži principijelna sposobnost Darvinove teorije prirodne selekcije, sposobnost da se proizvedu i naizgled neverovatne strukture. Ovo se na primer koristi u kompjuterskim evolutivnim programima u području tehnike ($\rightarrow$ III.6.2). Imajući na umu ove zakonitosti, u sledećim poglavljima potrebno je odgovoriti na pitanje: *Mogu li se procesi makroevolucije na molekularnom nivou svesti na ovakve programe?*

7.4.3. Stanja minimalne funkcionalnosti: najmanji mogući koraci hipotetičkog evolutivnog puta

Kasnije ćemo proučiti rotacioni motor bakterijskog biča koji se sastoji od mnogobrojnih proteina

sa tačno utvrđenim funkcijama. Kolika je verovatnoća nastanka pojedinih proteina u tom kompleksu? Odakle dolaze novi, funkcionalno sposobni proteini? Klasična teorija verovatnoće u smislu različitih pokušaja kombinacija aminokiselina nije podesna za ovo razmatranje jer, da bi se u okviru uobičajeno prihvaćene starosti Zemlje proizvele sasvim određene sekvence aminokiselina koje srećemo u konkretnim proteinima, ni iz daleka nije bilo dovoljno vremena. Verovatnoća, da se dobije određeni redosled od 20 mogućih aminokiselina u jednom proteinu dužine od 100 aminokiselina, iznosi:

$$1/20^{100} \approx 10^{-130}$$

Ova verovatnoća je nepojmljivo mala. Teoretičari evolucije ne sumnjaju, da proteini današnje funkcionalnosti nisu nastali pojedinačnim događajima makroevolucije. Oni polaze od principa postupnosti, i veruju da je u prvom koraku evolucije nastao veoma, veoma jednostavni (»primitivni«) protein, koji je novu funkciju na početku mogao samo veoma rđavo da izvršava. U početku postojeća, iako rđava funkcija, morala je da bude do te mere formirana, da je nosiocu obezbedila odgovarajuću selektivnu prednost u preživljavanju. Time bi se došla bakterija (mutant) brže razmnožavala u odnosu na bakterije koje nisu mutirale (divlji tip) postala bi dominantna u populaciji i služila kao nova polazna tačka za dalje mutacije i cikluse selekcije. Pojmom »probiti« označeno je povećano selektivno preživljavanje u odnosu na neizmenjene jedinke unutar populacije. U IV.7.2 upoznali smo primere takvih procesa kod bakterija. Zato nema mnogo sumnje da se funkcija proteina pod povoljnim uslovima može evolutivno prilagoditi, pod uslovom da već postoji »primitivna« osnovna funkcija. Takvi procesi ne izlaze iz okvira mikroevolucije. Drugim rečima:

Mikroevolucija je problem prilagođavanja

Potrebno je najpre razjasniti, da li i kao »primitivna« funkcija, nešto novo može nastati iz neke prethodne, druge funkcije. Uzmimo, da gen a kodira protein sa funkcijom A (slika 7.35). Ovaj gen procesima evolucije treba da se prevede u gen b , koji kodira protein sa funkcijom B. Pri tome podrazumevamo da su funkcije A i B različite. Dalje uzmimo činjenicu da gen a ne može više mutirati u pravcu gena b , a da ne izgubi funkciju A. I gen b ne može više da se menja u pravcu gena a , i da u isto vreme opstane funkcija B. U tom slučaju oba gena a i b označavamo kao stanja bazičnih funkcija, jer se razlika između njih više ne može premostiti međustepenima, čiji bi opstanak podržavala selekcija.

Dva stanja bazičnih funkcija su definisana, kada evolutivni prelaz između njih više ne može biti podeljen u dalje selekciono pozitivne međukorake.

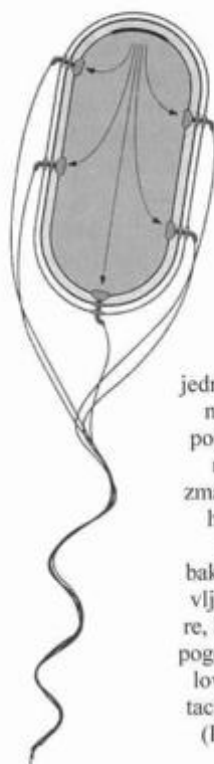
Distanca između gena *a* i *b* dakle mora biti pre-skočena krupnim koracima evolucije bez selektivno pozitivnih međukoraka. Evolucionisti smatraju da su proteini rotacionog motora bakterijskog biča nastajali upravo skokovitim evolucijom. Oni smatraju da zbog toga što su ti proteini nastajali bez određene funkcije, nisu mogli biti izloženi ni dejstvu selekcije. Tako bi nastanak proteina ove molekularne mašine bio u domenu makроеvolucije.

Makроеvolucija je problem konstrukcije

Svi prihvaćeni mehanizmi evolucije moraju zato najpre biti razloženi u nizove stanja bazičnih funkcija. Potrebne genetičke promene, koje povezuju dve susedne bazične funkcije, mogu se tada navesti i može se proceniti verovatnoća njihovog nastanka množenjem pojedinačnih verovatnoća. Samo tako moguće je proceniti, da li je neki pretpostavljeni evolutivni događaj uopšte moguć.

7.4.4. Elektrorotacioni motor bakterije *Escherichia coli*

Bakterije su za rast i održavanje životnih funkcija upućene na uzimanje hranljivih materija iz svoje okoline. Pri tome se može pokazati kao korisno, ako se bakterija može kretati u pravcu rastućeg gradijenta, ka izvoru hranljivih materija. Sa druge strane bakterije su izložene i negativnim uticajima okoline, na primer otrovnim materijama. I ovde je od koristi sposobnost aktivnog kretanja, i udaljavanja od izvora opasnosti. Mnogobrojne bakterije mogu se aktivno kretati (slika 7.36) i neke u tu svrhu raspolazu rotacionim motorom. Svakom motoru, pa i bakterijskom, potrebno je upravljanje. Tu funkciju obavljaju senzorski proteini (oni npr. mogu prepoznati molekule hranljive materije, kao recimo šećer) u okolini bakterije. Ovi senzorski proteini su u neku ruku bakterijski »nos«. Za kompletiranje funkcija upravljanja rotacionim motorom potrebni su još i proteini za prenos signala (transportuju primljeni signal do motora) i proteini prekidači (za direktno upravljanje motorom). U svetu bakterija nadeni su motori najrazličitijih konstrukcija. Na genetičkom nivou je najbolje ispitani motor *E. coli*. Danas se zna, da je on sačinjen od preko 40 proteina. Mehanizam upravljanja (kretanja ka ili od izvora neke hemikalije – hemotaksija) sa kojim je motor u tesnoj sprezi sastoji se od otprilike 8 proteina (tabela 7.1). Preko 60.000 baznih parova u DNK, bakterije kodiraju odgovarajuće gene sistema za kreta-



Slika 7.36. Šematski crtež jedne bakterijske ćelije sa rotacionim motorima i bičem. Tamnije polje na »prednjem kraju« bakterije označava područje citoplazmatične membrane, koje je puno hemosenzora. Ovo polje hemosenzora neki nazivaju i »nos« bakterije. Odatle se prenose upravljački signali (strelice) na motore, koji sa svoje strane stavljaju u pogon rotaciju bičeva (flagele; delovi tela). Flagele usled svoje rotacije uzrokuju kretanje bakterije. (Prema MADDOCK & SHAPIRO, 1993 i PARKINSON & BLAIR 1993, izmenjeno).

Tabela 7.1. Broj proteina koji grade određene delove rotacionog motora bakterije

Motor sa bičem	19
Mehanizam sklapanja (montaža)	12
Regulacija gena	7
Hemotaksija	8
Funkcija nepoznata	6

nje sa njihovim regionima regulacije. Zahvaljujući molekularno genetičkim istraživanjima, može se rekonstruisati osnovna struktura motora (slika 7.37). Najpre da razjasnimo njegovu strukturu i funkciju. Posle toga ćemo se okrenuti pitanju, koji bi molekularni procesi evolucije bili neophodni, da bi nastao jedan takav motor i koliko je verovatno nastajanje jednog ovakvog mehanizma. Motor bakterije sastoji se od pet osnovnih funkcionalnih elemenata: **Bič bakterije** (lat. Flagellum) odgovara »brodskom propeleru«. Okretanjem fleksibilnih bičeva, bakterija se kreće u suprotnom smeru. Bič je građen pre svega od proteina flagelina. Ovaj protein sastoji se od nešto više od 400 aminokiselina. Njegov

Slika 7.37. Šematski crtež komponenti glavne strukture bakterijskog motora za kretanje. Sastavni delovi biča, vezni element, osovine sa ležajevima, pogonski kompleks kao i elementi upravljanja označeni su skraćenicama za nazive odgovarajućih gena. Motor je kod Gram-negativnih bakterija lokalizovan između spoljne membrane, ćelijskog zida i citoplazmatične membrane. (Prema FALKE et al. 1995, izmenjeno)

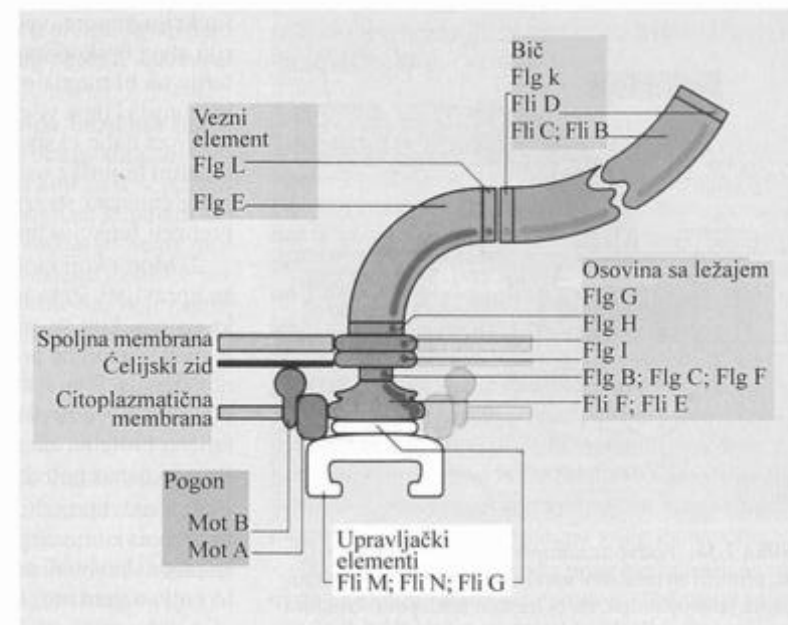


Tabela 7.2. Mere i biofizički podaci o rotacionom motoru *E. coli* (Prema MACNAB 1996)

Dimenzije bakterijskog motora

Dužina ćelije	2 µm
	500 ćelija = 1 mm
Dužina biča	10 µm
prečnik biča	15 µm
Dužina osovine motora	30 µm
	35.000 motora = 1 mm
Komada	do 15 motora po ćeliji
	tipično: 8 motora

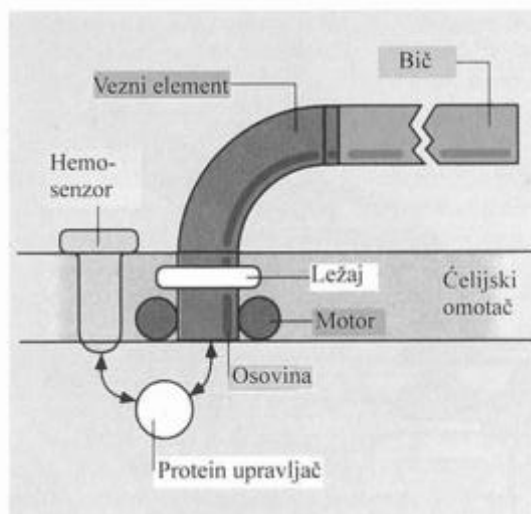
Tehnički podaci o bakterijskom motoru

Radni napon	25-200 mV; linearno između 25-125 mV
Potrošnja energije	1200 protona/po obrtaju
	0,1% potrošnje energije ćelije
Najveći broj obrtaja	100 rpm
Obrtni moment po motoru	3×10^{-18} Njutna
Snaga po motoru	10^{-16} W pri 20 rpm
Najveća brzina	25 µm/sec
	proporcionalno odgovara 180 km/čas kod vozila
Troškovi produkcije	2% ćelijskog utroška biosinteze

va aminokiselinska sekvenca i DNK sekvenca gena koji ga kodira su poznate. Ovi bičevi povezani su pomoću **veznog elementa** na **rotacionu osovinu (rotor)**, koja se **ležajevima (stator)** drži u stabilnoj poziciji u ćelijskoj membrani i ćelijskom zidu bakterije. Geni, koji kodiraju proteine osovine i ležaja, takođe su poznati. Rotaciona osovinu i time bič bakterije stavljaju se u pogon preko **pogonskih proteina**. Pri tome još nije sasvim jasno, kako sve to funkcioniše, iako je poznata sekvenca gena odgovarajućih proteina. Sigurno je samo, da motor koristi energiju, koja je uskladištena u gradijentima protona preko citoplazmatične membrane. Ovaj gradijent protona proizvodi na spoljnoj strani membrane, u odnosu na citoplazmu, pozitivni električni naboj. Pad napona (=potencijal membrane) iznosi oko 0,2V. Slikovito rečeno bakterija je jedna »0,2V baterija«, koja može staviti u pogon »super minijaturni elektromotor«. Važni podaci o motoru dati su u tabeli 7.2.

7.4.5. Minimalni zahtevi jednog primitivnog rotacionog motora bakterije

Među biolozima postoji saglasnost o tome, da bakterije u nekom ranom vremenu evolucije nisu raspolagale motorom. Kako je moglo doći do njegovog nastanka procesom evolucije? Isto tako nema sumnje, da struktura poput »modernog« rotacionog motora bakterije ne može nastati jednim jedinim događajem makromutacije. To važi ne samo za složenu strukturu celog aparata, već i za



Slika 7.38. Potrebne komponente za jedan hipotetički, primitivan rotacioni motor bakterije. Svaka komponenta je neophodna, da bi nastala neka prva struktura motora sposobna da odgovori svojoj funkciji. Pojednosti u tekstu.

mного »jednostavnije« strukture kao npr. pojedinačni protein.

Kako je mogao izgledati prvi, veoma primitivan bakterijski motor i od kakvih je sastavnih delova preteča mogao nastati? Da bismo mogli detaljnije razmotriti ovo pitanje, problem ćemo radikalno pojednostaviti i u tu svrhu odrediti delimično *veoma ne-realistične postavke u korist hipoteze makroevolucije*:

1. Prvom motoru potreban je svaki od napred navedenih pet osnovnih elemenata, dakle bič, vezni element, rotaciona osovinica, ležaj i pogonski protein (slika 7.38). Ako neki od ovih osnovnih elemenata nedostaje, nastala struktura ne bi mogla da obavlja

Tabela 7.3. Hipotetički mutacioni događaji potrebni za nastanak nekog prvog, jednostavnog bakterijskog motora (uporedi: slika 7.38)

Mašinski elementi	Udvajanje gena preteče	Broj mutacija u strukturnom genu
Protein biča	1	3
Protein veze	1	3
Protein osovine	1	3
Protein ležaja	1	3
Protein motora	1	3
Upravljački protein	1	3
Senzorni protein	1	3
Broj udvajanja	7	
Broj mutacija u udvojenim genima		21

funkciju motora, već bi samo skupo koštala bakteriju zbog beskorisno utrošene energije. Takva bakterija ne bi mogla opstati u procesu selekcije, već bi izumrla i time više ne bi bila na raspolaganju evoluciji za dalje eksperimente. Zapravo nema molekularno biološke osnove za spekulaciju, da bi ovih pet elemenata stvarno – ako i nesavršeni – mogli preuzeti funkciju preko 40 današnjih proteina.

2. Motor koji radi je štetan, ako se njime ne može upravljati. Zato je sigurno postojao i upravljački sistem, koji se verovatno sastojao najmanje od jednog senzornog proteina i jednog proteina za prenos signala. Prema tome opet nema molekularno biološke osnove za pretpostavku, da bi ova dva hipotetična proteina zaista mogla obavljati funkciju za koju je danas potrebno čak 8 proteina.

3. Svi ovi proteini trebalo bi da budu proizvedeni prepravkom već postojećih sličnih proteina koji su prethodno imali neku drugu funkciju. Nije poznato koji su geni mogli biti upotrebljeni u tu svrhu.

4. Iako su imali neku drugu funkciju, pretpostavlja se da su ovi proteini preteče kasnijih proteina motora. Ako spekuliramo da su zahvaljujući nepoznatoj preadaptaciji proteini preteče bili toliko slični današnjim proteinima motora, da je samo za tri nepoznate aminokiselinske pozicije bila potrebna zamena da bi se proizveo protein motora sa novom funkcijom, to je opet prilično neverovatno i nesaglasno sa empirijskim podacima, jer je protein sa tri promenjene aminokiseline praktično još uvek isti kao što je i bio. Pogled u banku podataka pokazuje, da proteini, kod kojih je čak do 50% aminokiselina različito, skoro uvek imaju identičnu funkciju.

5. Prepravke potrebne za nastanak novih struktura treba da slede u duplikatima »preadaptiranih« gena. Kao što je to OSCHE dobro zapazio, živo bi-

će ne može za vreme promena u pretpostavljenom procesu evolucije staviti u izlog poruku »zatvoreno zbog prepravki«.

Time smo definisali dva stanja bazičnih funkcija. Polazno stanje je bakterija bez motora, ali spekulacijom od 7 nepoznatih gena koji su iz nepoznatih razloga »preadaptirani« i mogli su se putem samo tri nepoznate promene prevesti u proteine motora, dostižemo sledeće stanje bazične funkcije: sedam hipotetički promenjenih proteina, koji zajedno grade prvi, još veoma primitivan, ali ipak funkcionalno sposoban motor.

7.4.6. Verovatnoća nastanka »primitivnog« motora bakterije

Mutacioni događaji mogu se kod bakterija naročito dobro pratiti. Današnja učestalost tačkastih mutacija kod bakterija je 10^{-9} po nukleotidu. Međutim, ako je reč o »mutacijama« kao prirodnim pokretačima evolucije, tada se ne smemo ograničiti samo na tačkaste mutacije. Sve druge vrste mutacija ($\rightarrow$ IV.7.1) takođe moramo uzeti u obzir. Pri tome polazimo od grubog pojednostavljenja, da se sve mutacije dešavaju otprilike sa istom učestalošću kao i tačkaste mutacije. Međutim, želimo da u korist evolucione hipoteze pretpostavimo, da je učestalost mutacija u ranijim vremenskim razdobljima Zemlje bila preko deset puta veća nego danas (10^{-8}). Ako se jedan gen sastoji od 1000 baznih parova, onda je verovatnoća za bilo kakvu mutaciju u ovom genu:

$$P_{(1)} \approx 1000 \times 10^{-8} = 10^{-5}$$

To znači, da je izvesno da otprilike 0,63 ($\rightarrow$ IV.7.4.2) od 100.000 bakterija najmanje jedna u ovom genu nosi mutaciju na bilo kojoj poziciji (!).

Dalje, pretpostavimo, da su mutacioni događaji međusobno nezavisni ($\rightarrow$ IV.7.4.2). Ovo je tačno ako jedna mutacija nije dovoljna da proizvede neku novu, prvu, jednostavnu funkciju gena koja bi svome nosiocu mogla doneti selektivnu prednost. Ako jedan od napred zamišljenih »preadaptiranih« gena želimo »prepraviti« u jedan jednostavan pro-

tein motora bakterije putem samo tri mutacije, onda se za to dobija verovatnoća:

$$P_{(3)} \approx (10^{-5})^3 = 10^{-15}$$

Kratko se zaustavljamo, da bismo prokomentarisali ovu procenu. Pretpostavke na kojima se ovo zasniva su upravo fantastične – u jednom genu samo tri mutacije na *bilo kojim* mestima (!) treba da dovedu do nove funkcije! Takva pretpostavka suproti se svim eksperimentalnim podacima, koji jasno pokazuju, da je za to potrebno mnogo više mutacija na *određenim* mestima. Međutim, ova pretpostavka odabrana je zbog toga što nije tačno poznato, koliko je stvarno mutacija potrebno i koliko bi različite kombinacije ovih mutacija proizvele željenu funkciju. Zbog toga, potpuno u korist evolucionizma, prihvatamo u ovom razmatranju da sve moguće kombinacije mutacija vode ka uspehu.

Nastanak jednog jedinog proteina motora ne vodi do selektabilne funkcije motora. Bakterija sa samo *jednim* takvim proteinom bila bi eliminisana selekcijom, jer bi dragocena metabolička energija bila potrošena na proizvodnju i održavanje trenutno beskorisnih proteina. Za kasniju uočljivu selektivnu prednost je potrebno, kao što je ranije pomenu-to, bar pet proteina motora kao i dva upravljačka proteina – jer smo zaključili da je motor kojim se ne može upravljati štetan za preživljavanje svog nosioca. Za prepravku sedam odgovarajućih »preadaptiranih« proteina potrebno nam je ukupno $3 \times 7 = 21$ mutacija. Kako se ove mutacije moraju odigrati u udvojenim genima, da postojeće funkcije ćelije ne bi bile ometane, potrebno je još dodatno i sedam duplikacija gena (tabela 7.3).

Ovih 28 promena nastupaju zbog svoje međusobne nezavisnosti sa verovatnoćom od

$$P_{(28)} \approx (10^{-5})^{28} = 10^{-140}$$

Ovaj broj je neopisivo mali (poređenja radi, apsolutne vrednosti eksponenta, računa se da je ukupni broj svih atoma u celom univerzumu 10^{80} ; komentar prevodioca). Doduše verovatnoća 10^{-140} , odnosi se na jednu bakterijsku ćeliju i jednu jedinu

Ukupan teoretski broj bakterija tokom istorije planete Zemlje

Ukupna zapremina svih okeana	$1,4 \times 10^{24}$ ml
Gustina ćelija (konstantno)	10^8 po ml
Broj ćelija u jednom datom momentu	10^{32}
Generacijsko vreme	20 min
Broj generacija u četiri milijarde godina	10^{14}
Maksimalan ukupan broj ćelija u istoriji Zemlje ($10^{32} \times 10^{14}$)	10^{46}

Tabela 7.4. Procena maksimalnog ukupnog broja prokariota koji su živeli za vreme istorije planete Zemlje. Radi se u svim slučajevima o podacima čija je svrha samo da nam ilustruju red veličina o kojima razgovaramo.

deobu (generacijsko vreme). Teoretičari evolucije brane se pričom, da je na Zemlji za prirodne eksperimente evolucije bilo na raspolaganju skoro 4 milijarde godina i ogroman broj bakterija. U tako dugom razdoblju i sa velikim brojem bakterija, i jedan veoma neverovatan događaj, ipak bi se jednom dogodio. Ovaj argument želimo da preispitmo na osnovu realnih brojeva, a ne uopštene priče. Koliko je bakterija ukupno moglo da živi za vreme procenjene radiometrijske starosti Zemlje? U tabeli 7.4. polazi se od gornje granice od otprilike 10^{46} bakterija, koje su tokom tog perioda maksimalno mogle da egzistiraju na celoj Zemlji.

Verovatnoća, da je u jednoj od ovih bakterija nekada ipak, nastupilo željenih 28 mutacija, iznosi prema tome:

$$P_{(28, \text{Zemlja})} \approx 10^{-140} \times 10^{46} = 10^{-94}$$

Ovaj broj je još uvek neopisivo mali. Mogući prigovor protiv naše procene bila bi pretpostavka, da je za funkcionalno sposoban motor potrebno manje od sedam novih proteina. Želimo zbog toga još da pretpostavimo da je hemosenzor u početku bio povezan neposredno na motor (nije bilo upravljačkog proteina) i da je pramotor mogao da funkcioniše bez veznog elementa, (bič bakterije povezan neposredno na rotacionu osovinu).

Ako svoj misaoni eksperiment i redukujemo na pet gena sa po 3 mutacije, u celokupnoj istoriji Zemlje ovo bi se u nekom mikroorganizmu dogodilo sa verovatnoćom:

$$P_{(15, \text{Zemlja})} \approx (10^{-5})^{5 \times 3} \times 10^{46} = 10^{-29}$$

Radi poređenja: Otprilike je 1.000.000.000.000.000.000 puta verovatnije da ćete iz prvog pokušaja u igri loto imati šest tačnih pogodaka. Protiv date procene verovatnoće mogu se uputiti neki prigovori. Oni su pojedinačno razmatrani na drugom mestu (SCHERER 1995; 1996). Uglavnom, ti prigovori ne vode do rešenja problema.

Ponovimo još jednom, da su prilikom ove procene osnovni parametri odabrani u korist evolucionizma, iako su u oštroj protivrečnosti sa sadašnjim biološkim znanjem. Čak i pod tim uslovima ne može se objasniti evolutivni nastanak kompleksnih bioloških struktura kao što je rotacioni motor bakterijskog biča. Ipak, time makroevolucija nije opovrgnuta: konačno, niko sa sigurnošću ne može da isključi, da su sasvim nepoznati faktori mogli omogućiti nastanak ovakvih struktura. Međutim, za ovu pretpostavku za sada nema naučnog obrazloženja.

7.4.7. Zaključci

1. Ako različiti mutacioni događaji nisu povezani selektivno pozitivnim međukoracima, ukupna verovatnoća istovremenog nastupanja tih događaja može se izračunati prostim množenjem pojedinačnih verovatnoća.

2. Da bi se na molekularnoj osnovi mogao analizirati neki pretpostavljeni put evolucije, moraju se najpre razgraničiti stanja baznih funkcija. Ona međusobno nisu povezana međukoracima selekcije. Tada se mogu – pod određenim pojednostavljenim uslovima – proceniti verovatnoće makroevolutivnih prelaza.

3. Ako se ova metoda primenjuje na konkretne biološke primere, npr. na nastanak rotacionog motora bakterije, dobijaju se ekstremno male verovatnoće za evolutivni nastanak takvih kompleksnih struktura. Slični rezultati mogu se očekivati i u drugim slučajevima, u kojima se analizira evolucija neke strukture, kod koje mora zajedno delovati više komponenata.

4. Ako uvažavamo današnja biološka znanja neminovno dolazimo do zaključka da kompleksne molekularne strukture ne mogu nastati u poznatim procesima evolucije. To drugim rečima znači, da za sada nije poznat mehanizam evolutivnog napretka. Ovo, međutim, nije naučni dokaz protiv makroevolucije, jer ne isključuje mogućnost postojanja današnjoj nauci nepoznatih mehanizama evolucije.

5. U ovom poglavlju pokušali smo da kompletiramo razmatranje pojma »makroevolucija« na molekularnom nivou. Pod makroevolucijom kod mikroorganizama možemo podrazumevati sve mehanizme evolucije, koji mogu dovesti do nastanka novih stanja bazičnih funkcija, za čije je formiranje potrebno više od 4-5 mutacija. Ova definicija dostupna je proveriti putem eksperimenata.

7.5. Makroevolucija: granice biološkog znanja

U prethodnim delovima razjašnjene su molekularne osnove varijabilnosti živih bića. Dati su mnogi primeri. Analizirali smo kakve mikroevolucione promene omogućava ta varijabilnost. Sa druge strane ispitana je i evolucionistička tvrdnja da se putem ovih procesa, samo na znatno dužoj vremenskoj skali, dešava i makroevolucija.

Pod makroevolucijom se na organizmičkom nivou podrazumeva nastanak suštinski novih tipova novim planom građe ili kompleksnim adaptacijama. U okviru ove knjige data je i dodatna definicija koja kaže da se pod makroevolucijom smatra prelaz

granice osnovnog tipa. Može li se makroevolucija definisati i na molekularnom nivou?

Još uvek postoji velika nepremošćena praznina između organizmičkog nivoa opisivanja živih bića i molekularne analize procesa morfogeneze tokom ontogenetskog razvoja.

Mi smo istina u mogućnosti, da identifikujemo genetičke prekidače, koji uključuju ili isključuju pojedine procese morfogeneze (na primer homeotički geni). Međutim, ovi podaci su nam dali veoma malo saznanja o samim morfogenetičkim programima koje aktiviraju prekidači. Zato za sada nije moguća čak ni procena reda veličina verovatnoće za makroevolutivni nastanak kompleksnih struktura kao što je npr. oko kičmenjaka. U najvećem broju slučajeva ne može se razmatrati ni hipotetički molekularni put evolucije.

Analiza nastanka molekularnih mašina (pojedinačni proteini ili kompleksi nekoliko međuzavisnih proteina) je isto tako još uvek veoma ograničena. Da bismo mogli navesti, sa kojom verovatnoćom nastaje jedan određeni protein (na primer citohrom C koji se sastoji od otprilike 100 aminokiselina), morali bismo znati, koliko je od ukupno mogućih alternativnih sekvenci, trodimenzionalno podesno za vršenje funkcije datog proteina. Za to treba da analiziramo 10^{130} potencijalnih varijanti (uporedi: IV 7.4.3) što je nemoguće. Kada bismo znali koji bi procenat od potencijalno mogućih kombinacija omogućio citohromu C bar »primitivnu« funkciju, tada bismo bez sumnje mogli računati na mogućnost finog podešavanja te strukture darvinističkim mehanizmima. Za sada ne postoji ovakva informacija, iako nekoliko radnih grupa godinama intenzivno istražuje ovakva pitanja. I na molekularnom nivou možemo vršiti samo procene, koje se moraju sprovesti pod što je moguće više realističnim, tačno definisanim okvirnim uslovima. Ovde je to pokušano na primeru bakterijskog rotacionog motora.

U formi radnog zaključka možemo tvrditi da kada je u pitanju nastanak novih struktura, kako na organizmičkom tako i na molekularnom nivou, za sada ne postoje tačni odgovori. Samo se mogu navesti apstraktni uslovi, pod kojima se očekuje, da se neki hipotetički evolutivni postupak stvarno može odigrati. Jedna takva analiza u suštini se zasniva na posmatranju verovatnoće. Kod bakterija bi se moglo spekulirati, da bi se pretpostavljeni evolutivni procesi mogli nekako stesniti u okvir geoloških vremenskih razdoblja. Uz pretpostavku da stanja bazičnih funkcija (uporedi: slika 7.35) nisu međusobno razdvojena sa više od 4 do 5 mutacija. Kod kič-

menjaka procena je mnogo teža; međutim, razmak između dva stanja bazičnih funkcija morao bi da bude manji zbog manjih veličina populacija i mnogo dužeg generacijskog vremena. Pod makroevolucijom bi se dakle podrazumevali svi složeni mehanizmi evolucije, koji bi mogli da objasne nastanak novih bazičnih funkcija koje se ne mogu objasniti ni premostiti klasičnim mutacijama. Gde je granica takvih događaja u odnosu na klasične mehanizme evolucije i mutacije, koju treba odrediti pomoću molekularno-bioloških i ekoloških podataka.

Makroevolucija u teorijskoj evolucionističkoj literaturi prema znanju autora još nije u tom smislu kvantifikovana. U ovoj knjizi predložene su dve postavke za definiciju pojmova »makroevolucija-mikroevolucija«. Obe se u principu mogu proveriti u skladu sa naučnim podacima i sa njima povezanim proračunima o verovatnoći ili neverovatnoći odigravanja određenih evolutivnih događaja.

Međutim, prilikom iznošenja ovakvih argumenata uvek moramo biti svesni privremenosti i ograničenosti sadašnjeg biološkog znanja. Iako smo u IV 7.4. formulirali, da je evolutivni nastanak motora bakterija neverovatan, ova izjava ne sadrži »dokaz protiv makroevolucije«. Kao prvo može se verovati i u veoma neverovatne mehanizme. Kao drugo, nije nam poznato, da li će, i koji novi mehanizmi makroevolucije u budućnosti biti otkriveni.

U svakom slučaju možemo se držati mišljenja, da nastanak kompleksnih bioloških struktura za sada nije protumačen procesima evolucije.

NAKON
150 GODINA
POKUŠAJA!

Prekoračenje granice Nauka o stvaranju

U delu III i IV pokazano je, da poznati empirijski nalazi dokazuju samo ograničenu promenljivost vrsta. Osim toga izgleda da neki podaci ukazuju na principijelno ograničenje mogućnosti promena (→ III 5.2.4). Teorije o makroevoluciji su spekulativne i za sada se ne mogu dovoljno istražiti i naučno proveriti. Ograničenost poznatih promena organizama može se tumačiti u okviru nauke o stvaranju, prema kojoj mehanizmi varijacija stvaraju samo promene u okviru osnovnih tipova. Teorijski koncept o stvaranju ograničeno promenljivih živih bića, ne stoji u suprotnosti sa empirijskim nalazima istraživanja uzroka evolucije, već upravo traži dalja istraživanja, da bi priroda promenljivosti živih bića bila bolje shvaćena.

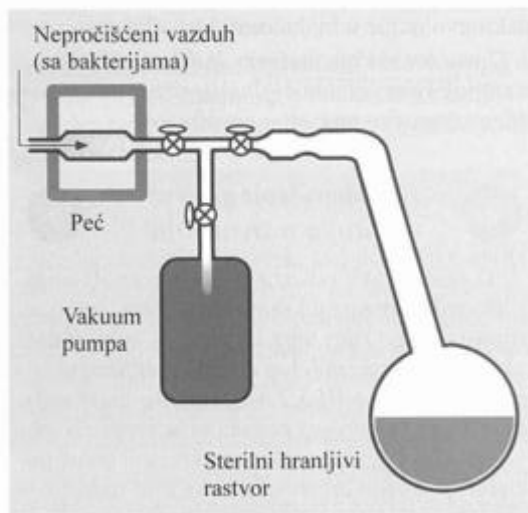
8. Hemijska evolucija – koraci ka životu?

Kako je život mogao da nastane? Ovo pitanje oduvek je obuzimalo čoveka i do danas je ostalo izazov za ljudski razum. Koliko su bile utemeljene predstave prošlosti i kolika je podudarnost između aktuelnih modela nastanka života i saznanja različitih disciplina prirodnih nauka?

8.1. Pogled unazad

Već u najranijim pismenim predanjima srećemo ljudska razmišljanja o nastanku života. Pri tome, uvek iznova, nailazimo na ideju da su živa bića proizašla iz nežive materije. Iz opažanja, da vlažan materijal često i veoma brzo naseljavaju organizmi, Aristotel (ARISTOTELES 384-322. pre Hrista) izveo je zaključak, da su živa bića nastala iz nežive materije. Jan van Helmont (Jan VAN HELMONT (1577-1644) dao je čak recepturu, kako se eksperimentalno mogu proizvesti miševi iz vlažnih žitarica i prljavih krpa u pokrivenim vrčevima.

U 18. veku Škotlanđanin Nidam (NEEDHAM) i Talijan Spalancani (SPALLANZONI) žučno su raspravljali o spontanom nastanku mikroba u skuvanoj čorbi od mesa (supi); došli su do različitih zaključaka. Rasprave su do sredine 19. veka dobijale takve razmere, da je Francuska akademija nauka obećala nagradu onome, ko egzaktnim eksperimen-



Slika 8.2. Šematski prikaz eksperimentalne aparature pomoću koje je Paster opovrgao učenje o *generatio spontanea*, spontanom nastanku života iz nežive materije. Vazduh koji ulazi u aparaturu sterilise se prolaskom kroz peć (uništava bakterije iz vazduha). Isti princip, samo bez zagrevanja vazduha, važi za retortu sa grlićem izvijenim u obliku labudovog vrata (gore); kada se grlić preseče u retorti se razvijaju bakterije koje su preko vazduha dospale unutra.



Slika 8.1. Luj Paster (Louis PASTEUR) u svojoj laboratoriji. (AKG Berlin)



U Pasterovo vreme verovano je da u vazduhu postoji prirodna sila *vis vitalis*, koja neživu materiju može da pretvori u živu. Zato je cilj njegovog eksperimenta bio da omogući dotok vazduha, ali ne i bakterija do sterilne hranljive podloge, i da na taj način pokaže da u vazduhu ne deluje *vis vitalis*, već da se žive bakterije mogu razviti samo od drugih živih bakterija. On je najpre sterilisao vazduh u peći, ali su mu vitalisti uputili prigovor da na taj način toplotom uništava *vis vitalis*. Zato je u drugom eksperimentu sterilisanu hranljivu podlogu stavio u retortu sa otvorenim grlićem izvijenim u obliku labudovog vrata. Pošto je hranljiva podloga ostala nezagađena, jer su se mikrobi iz vazduha zaustavljali u prevoju grlića, Paster je neoborivo dokazao da *vis vitalis* ne deluje i da živo nastaje samo od živog. (komentar prevodioca)

tima dokaže da život ne može nastati spontano iz nežive materije. Ovu nagradu dobio je Luj Paster (Louis PASTEUR; slika 8.1), time što je nizom briljantnih eksperimenata pokazao, da živa bića (mikroorganizmi) ne nastaju spontano (slika 8.2). U svom radu objavljenom 1862. (tri godine nakon objavljivanja Darvinovog *Porekla vrsta*; → I.1) razumno je objasnio i izvore grešaka i nesporazuma svojih prethodnika i idejnih protivnika. Time je pokazao, da živa bića nastaju samo od živih bića: *omne vivum ex vivo*. Živa bića poznajemo samo kao potomke prethodno postojećih organizama.

Bez obzira na ovu do sada neopovrnutu Pasterovu izreku, nisu prekinuta nastojanja, da se »život« svede na neživotno, na »neživot« – naprotiv: u našem veku preduzeti su veliki teorijski i eksperimentalni naponi sa ciljem, da se nastanak života objasni naturalistički. I ako danas život ne nastaje sam od sebe, većina biologa i daje veruje da je to u prošlosti, ipak, moglo biti drugačije. Tako je na primer, obrazloženo da su na Zemlji ranije vladali drugačiji uslovi, koji su činili mogućim abiotski nastanak života. Cilj ovih istraživanja je, da se pojedina razdoblja nastanka života razjasne sa što manje praznina i da se fenomen života učini razumljivim samo na bazi fizičko-hemijskih procesa (naturalistički redukcionizam; komentar prevodioca).

Sovjetski naučnik Oparin (A.I. OPARIN) je 1924. objavio rad, u kome uzimajući u obzir tada važeća znanja iz hemije, biohemije i biologije detaljno spekulira o nastanku života. Ova publikacija važi kao početak modernog naučnog raspravljanja o ovom problemu.

Oparin je kao polaznu tačku za svoju spekulaciju o nastanku života koristio pre svega saznanja o svojstvima koloida (rastvori velikih molekula) do kojih je došao Grejem (GRAHAM; 1861), upoređujući koloidne sa ćelijskom plazmom. Verovao je da sposobnost koloida, da na svojoj površini vezuju materije (adsorpcija) predstavlja sliku prapočetka razmene materija (metabolizam). Svoj ideološki opterećen članak Oparin je zaključio čvrstim, iako ničim izazvanim optimizmom:

»Rad je već daleko uznapredovao i vrlo brzo će pasti zadnje prepreke između živog i neživog pod pritiskom strpljivog rada i moćnih naučnih misli.« Godine 1938. objavljeno je englesko izdanje Oparinovog obimnog rada »Poreklo života« *Origin of Life* (1936. na ruskom). Ovaj rad stekao je široku čitalačku publiku i uticao na mnoge naučnike.

Za Haldejna (J.B.S. HALDANE) su bakteriofazi (→ IV 7.2) polazna tačka za spekulacije o nastan-

ku života. U svom radu iz 1929. godine, koji je prema vlastitim tvrdnjama objavio ne znajući za Oparinov rad, tvrdi da je hiralnost biomolekula (→ IV 8.6) indicija o poreklu svih živih bića od jedne jedine slučajno nastale prve ćelije. Haldejn, međutim, navodi da će ideja o spontanom nastanku života ostati spekulacija toliko dugo, »dok se u biohemijskoj laboratoriji ne sintetišu živa bića«. Svoju misao završava ovako: »Ali ovakve spekulacije nisu beskorisne, jer se eksperimentalno mogu potvrditi ili opovrgnuti«.

I ako se kao početak naučnih rasprava o pitanjima nastanka života uzima objavljivanje Oparinovih (1924, 1938) i Haldejinovih (1929) radova, a početak sistematskih eksperimentalnih istraživanja dovodi u vezu sa eksperimentima simulacije biosinteze (Miler MILLER, 1953; → IV 8.3.2), mora se skrenuti pažnja na činjenicu da su i ovi autori već imali svoje preteče. Tako je Pfluger (PFLUGER) još 1875. spekulisao o značaju cijanovodonika (HCN) u vezi sa prebiotičkim sintezama, a Lob (LOB) (1913) sintetisao aminokiseline iz amonijaka, ugljene kiseline i vode, pod dejstvom blagog električnog pražnjenja.

8.2. Šta je život?

Za razvoj modela pojedinih stepena između nežive materije i prvih oblika života neophodna je jasna karakterizacija fenomena »život«. Život je često definisan nabrojanjem različitih osobina živih organizama, kao što su usvajanje materije i energije iz okoline, razmena materije, razmnožavanje, rast, pokretljivost i nadražljivost. Korisno je pomenuti i popularni, redukcionistički eksperiment fizičara Ervina Šredingera (Erwin SCHRODINGER; 1943). U svojim izvođenjima pod naslovom: »Šta je život« posmatra ćeliju i kaže: »... Najvažniji deo žive ćelije – hromozomi – ponašaju se kao aperiodični kristal.« Ovim poređenjem pojedinačnih aspekata živog mogu se približiti neživom, ali ne smemo zaboraviti da su to poređenja pojedinačnih svojstava života sa neživim. Život se, međutim, uvek pojavljuje kao čitav paket različitih svojstava i redukcionizam samo prividno ide ka rešenju problema porekla života.

Obimnije, upoznavanje fascinantnih detalja o (makro-) molekulima, koji učestvuju u izgradnji živih bića (proteini, DNK), kao i upoznavanje njihovih međusobnih dejstava, nisu razrešili zagonetku fenomena »život«. Živa bića poznajemo samo kao zbir materijalnih komponenata od kojih su sačinjena, međutim, gradivni blokovi od kojih su izgrađena, na primer makromolekul DNK, svoju



A. I. Oparin (©Kluwer Academic Publishers, Origins of Life 7(2), 1976)

funkciju može da obavlja samo u visokostrukturalnoj kompleksnosti i celovitosti jedne žive ćelije. Ova neophodna celovitost sistema u kome mogu opstati njegovi pojedinačni delovi, može se u proučavanju pojedinačnih izolovanih funkcija nadoknaditi eksperimentima u laboratoriji. Ako se celovitost kao uslov za život pokaže kao neophodna, potraga za stepenicama od nežive materije, preko različitih nivoa kompleksnosti do živog bića, ne bi imala izgleda na uspeh, jer bi nam suština života izmakla tokom bavljenja njegovim komponentama.

8.3. Praatmosfera i pračorba

Kako trenutno izgledaju teorijske evolucionističke predstave o hipotetičnim početnim uslovima, u kojima su hemijske sinteze mogle dovesti do nastanka života? Nakon što je nastao kosmos sa našim Sunčevim sistemom, moglo je doći do sinteze organskih molekula usled dejstva energije na smešu gasova hipotetičke Zemljine praatmosfere. Ti organski molekuli su iz atmosfere mogli da dospeju u »praookeane« i time da proizvedu »pračorbu«.

Ideju pračorbe nalazimo već kod Čarlsa Darvina (→ I.2) a konkretizovana je u dvadesetom veku od strane oba napred navedena istraživača (OPARIN i HALDANE). Pračorba je polazna osnova za

obrazovanje složenijih jedinjenja, potrebnih za gradnju živih sistema kao i njihovih hipotetičnih preteča. Razne hipoteze, skice i ideje, koje treba da logično i naučno dokažu prelaz od nežive materije ka prvim »jednostavnim« živim oblicima, objedinjene su pojmom »hemijska evolucija« ili »prebiotička hemija«.

8.3.1. Hipoteze o praatmosferi

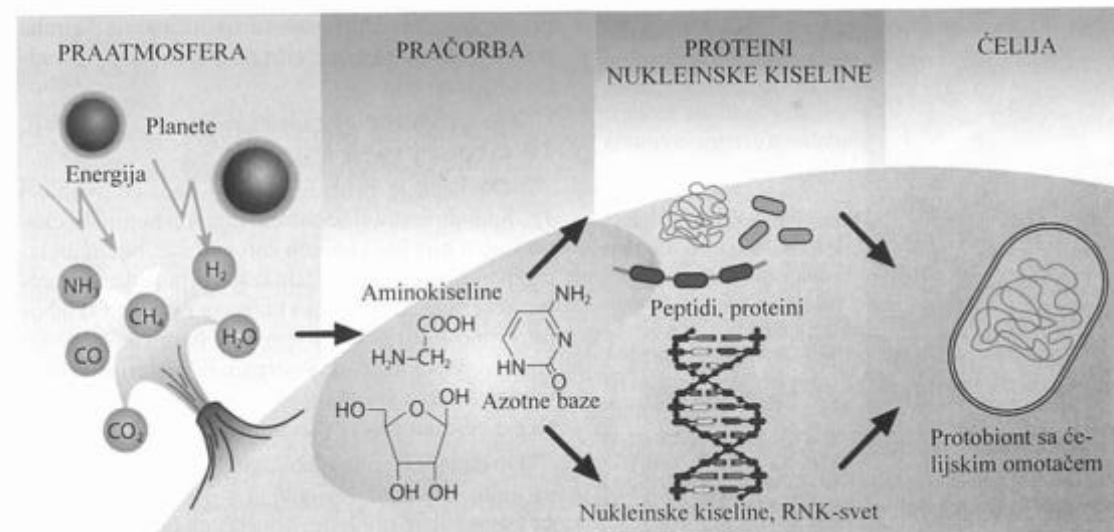
Koja jednostavna polazna jedinjenja i pod kojim uslovima su bila na raspolaganju, da bi spontana sinteza dovela do složenijih molekula, koji su neophodni za izgradnju ćelije? Atmosfera, dakle gasovite komponente hipotetičke pradažne Zemlje, su jedan mogući izvor ovih polaznih supstanci.

Juri (H. UREY) je pretpostavio, na osnovu procentualne zastupljenosti vodonika u svemiru (90 atom% vodonik (H_2), 9 atom% Helijum (He), ostali elementi 1 atom%), da se praatmosfera mogla sastojati od metana (zemni gas, biogas, CH_4), amonijaka (NH_3), azota (N_2), vode (H_2O) i vodonika (H_2). Takvu smesu gasova karakteriše nedostatak kiseonika, pa je hipotetična praatmosfera nazvana redukujuća atmosfera. Ako se povećava količina kiseonika, govori se o *neutralnoj* ili čak *oksidirajućoj* atmosferi. Tačne podatke o sastavu praatmosfere nemoguće je utvrditi. Svi podaci o tome zasni-vaju se na modelima i proračunima izvedenim iz tih modela.

U različitim eksperimentima bivaju istraživane različite, često protivrečne mešavine gasova. Ako su na primer gasovi iz unutrašnjosti Zemlje prouzrokovani vulkanskim aktivnostima imali uticaja na sastav gasova praatmosfere, pre svega bili bi očekivani voda (H_2O), ugljen-dioksid (CO_2), azot (N_2) a u malim količinama i drugi gasovi. Ako se za poređenje uzme nebesko telo kao što je Saturnov mesec Titan, ovaj bi prema Juriju mogao da posluži kao

Empirijski podaci i modeli nastanka života

Polazna tačka za sva razmišljanja u vezi sa nastankom života nisu bila i nisu to ni danas saznanja, koja se zasni-vaju na činjenicama (→ I.1.1), već teorijski modeli (»misaoni eksperimenti«), koje treba preispitati iz perspektive aktuelnih naučnih saznanja. Pri tome se mora obratiti pažnja na to, da su pitanja nastanka prvih živih bića istorijska pitanja (pitanje se odnosi na moguće događaje iz dalekih prošlih vremena; → I.1.2). *Stvaran proces nastanka života na našoj planeti ne može se empirijski neposredno ispitati*. Svi pokušaji za pronalaženje odgovora zasni-vaju se na metodama istorijskih, a ne prirodnih nauka. To znači, da se s obzirom na indicije, koje bi mogle predstavljati, ali nužno ne moraju predstavljati realnost geološke prošlosti, ili na osnovu simulativnih eksperimenata, moraju rekonstruisati prošla dešavanja, koja ne smeju biti u protivrečnosti sa tim indicijama. (Drugim rečima, u istorijskim naukama postoji opasnost usklađivanja rezultata sa našim pretkonceptijama, a ne sa objektivnim činjenicama o prošlosti koje nam stoje na raspolaganju, jer nam često ništa ne stoji na raspolaganju; komentar prevodioca.)



Slika 8.3. Četiri stanice na hipotetičkom putu od neživog do živog, koje su u toku »hemijske evolucije« morale biti predene. Pojedinačni koraci su teme sledećih poglavlja. Ako samo jedan od ovih koraka prirodnim putem nije moguć (na osnovu prirodnih zakona), ni život ne bi mogao nastati »sam od sebe«.

model za praatmosferu (Titan je obavljen redukujućom smesom gasova). Uslovi na Marsu i Veneri su za pretpostavljeni nastanak primitivnog života mnogo nepovoljniji.

Da bi nastali povoljni uslovi za prebiotiku sintezu aminokiselina, azotnih baza (purin i pirimidin) i šećera, neophodna je redukujuća praatmosfera, po Jurijevom receptu. Pod neutralnim ili oksidirajućim uslovima ima malo nade da se sačuvaju čak i male količine sintetisanih supstanci potrebnih za nastanak složenijih makromolekula. Međutim, podaci iz geologije i astronomije do danas su pružili jasne zaključke o sastavu i karakteristikama Zemljine praatmosfere. Segan i Čiba (SAGAN & CHYBA, 1997, S. 1217) pišu: »Moguće je, međutim, da Zemljin omotač ima više redukujućih svojstava nego što se misli, a geohemijski podaci za pitanje sastava ranije atmosfere nisu definitivno utvrđeni.«

Možemo zaključiti: U zavisnosti od pretpostavljenih polaznih uslova, još uvek se u evolucionističkim krugovima razmatraju veoma protivrečni modeli praatmosfere. Takođe, ne postoji jedinstveni stav ni u pitanju povoljnih uslova za prebiotiku hemiju. Za svaku razmatranu hipotezu postojeći podaci iz astronomije i geologije ne mogu se uzeti kao odlučujući dokazi. Uslovi koji su mogli prethoditi sintezi važnijih gradivnih blokova prvih živih ćelija potpuno su nerazjašnjeni. Bez obzira na sve to, u daljem tekstu ćemo se držati principa maksimalnih olakšica u korist teorije evolucije, da

bismo pokušali da damo objašnjenja i sagledamo probleme.

8.3.2. Pračorba - eksperimenti simulacije

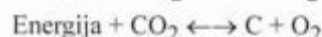
Stenli Miler (Stanley MILLER) je 1953. godine objavljivanjem svog rada »Proizvodnja aminokiselina u mogućim uslovima jednostavne Zemljine atmosfere«, dao odlučujući impuls za eksperimentalno ispitivanje modela nastanka života. Iuri je u laboratoriji simulirao uslove na hipotetičkoj pradažnoj planeti Zemlji. Na slici 8.4. prikazana je tipična ogledna aparatura Milerovog simulativnog eksperimenta. Posle višednevnog delovanja električnih varničnih pražnjenja na odgovarajuću smesu gasova, formira se heterogena mešavina produkata, tamno obojena, neprijatnog mirisa i gusto-uljaste konzistencije (= »pračorba«). U njoj je MILLER našao produkte reakcije, iz kojih je posle odgovarajuće prerade (hidroliza sonom kiselinom, koraci ekstrakcije) među mnogim drugim jedinjenjima mogao da dokaže postojanje nekoliko aminokiselina. Među njima su bile i takve aminokiseline, koje su prisutne u živim bićima.

Postavka Milerovog eksperimenta (→ slika 8.4) je uređena tako da može da da očekivane odnosno poželjne rezultate (biološki značajni produkti sinteze). Ovo možemo ilustrovati na primeru ugljenika: ugljenik (C) je u smesu gasova dodat u redukovanom obliku kao metan (CH_4). Ako bi se ugljenik uključio u eksperiment kao oksidirajuće jedinjenje

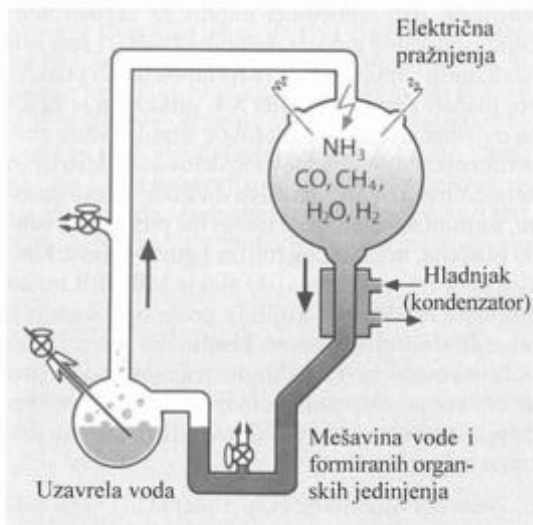


Stanley Miller (© National Geographic Magazine)

u obliku ugljen-dioksida (CO_2), ne bi učestvovao u izgradnji kompleksnih molekula. Uzrok tome je činjenica da CO_2 predstavlja veoma stabilno jedinjenje. To znači da CO_2 hemijski reaguje samo pod uticajem velike količine energije i tada se raspada u ugljen-monoksid odnosno ugljenik i kiseonik:



Pod ovim okolnostima mora se zahtevati neki prabiotski model mehanizama, koji bi ponovo redukovao oksidovani ugljenik. To je, istina, principijelno moguće, ali zato model u celini čini komplikovanijim. Ovo se suproti postavljenom cilju



Slika 8.4. Tipična ogledna aparatura (otprilike 60 cm visoka), koju je Miller prvi upotrebio 1953. godine. Pomoću nje bilo je moguće dokazati formiranje organskih jedinjenja iz neorganskih materija u uslovima pretpostavljene »praatmosfere«.

prebiotskih modela nastanka života, naime da treba poći od što je moguće više nespecifičnih (»primitivnih«) modela.

Značaj Milerovog rada, De Duve (DE DUVE, 1994) opisuje na sledeći način:

»Od kada je Fridrih Voller (Friedrich Wohler) 1828. godine sintetisao ureu, nijedan hemijski eksperiment nije bio slavljen kao putokaz budućim istraživanjima. Posle organskog sveta sada je i prebiotski svet oslobođen vitalizma i uveden u laboratoriju.« Fridrih Voller je naime hemijskom sintezom ureje pokazao, da se organske materije ne proizvode samo u živim bićima, već se mogu proizvesti i u laboratoriji, iz neorganskih molekula.

Do danas su ponavljani ogledi slični Milerovim, sa mnogostrukim varijacijama u pogledu sastava smese gasova, njihovim koncentracijama kao i primeni različitih izvora energije. Predstavićemo rezultate ovakvih simulativnih eksperimenata o praćorbi i razmotriti njihov značaj za teorijske modele nastanka života.

8.4. Nastanak proteina

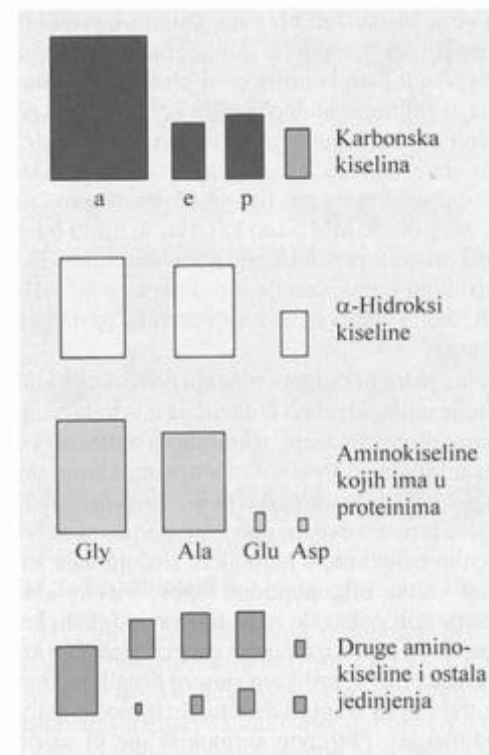
8.4.1. Sintaza aminokiselina

U eksperimentu koji je izveo MILLER formira se veliki broj jedinjenja. Slika 8.5. pruža informacije o sastavu hidrolizata polimernih produkata reakcije. Mnogi dobijeni produkti reakcije su za današnja živa bića otrovi.

Što su dobijeni molekuli kompleksniji, odnosno što je veći broj C-atoma i što više atoma različitih elemenata sadrže, to je manja koncentracija takvih jedinjenja u dobijenoj smesi produkata. Ovakav rezultat poklapa se sa teorijskim očekivanjima za reakcije pod nespecifičnim uslovima.

Analiza produkata reakcije pokazala je da dominiraju monokarbonske kiseline (u slici 8.6. A prikazane su dve). Sastavi produkata u simulativnim eksperimentima odgovaraju onima, koji se očekuju na osnovu termodinamičkih i kinetičkih podataka. Drugim simulativnim ogledima do danas su sintetisane skoro sve aminokiseline koje nalazimo u prirodi. Pored toga dobijen je i višak supstanci koji u živoj prirodi nisu u vezi sa sintezom proteina.

Tako je među C 3-aminokiselinama pored alanina dobijen još i β alanin i sarkozin (slika 8.6.B), među C 4-aminokiselinama dobijeno je čak sedam izomera, od kojih nijedan ne ulazi u sastav današnjih proteina. Nepoznato je kako i zbog čega u živim ćelijama došlo do ograničenja na samo 20 **proteinogenih** (=učesnici u izgradnji proteina) aminokise-



lina uprkos mnogo većoj raznovrsnosti koja je na raspolaganju. Pretpostavka, da su najpre bile iskorišćene sve aminokiseline, ali kasnije mnoge su »izumrle«, jer su odgovarajući sistemi bili manje »sposobni za život« (uporedi prirodna selekcija) ima uverljivu empirijsku podršku.

Osim toga pokazano je da se u eksperimentima, već prema postavljenim uslovima, (sastav gasa, vreme reakcije itd.) od 20 proteinogenih aminokiselina sintetizuju samo neke od njih. U krajnje optimističkoj interpretaciji dosadašnjih rezultata, prema Mileru (1986) se u pojedinačnom eksperimentu može sintetisati do 13 proteinogenih aminokiselina. Bazne aminokiseline (lizin, arginin i histidin) do sada nisu sintetisane u prebiotskim simulativnim eksperimentima. Povoljni spoljašni fizički uslovi, kao što su odgovarajući pritisak i temperatura, moraju biti u uskim zadatim granicama da bi pro-

Slika 8.5. U eksperimentima sa aparaturom prikazanom na slici 8.4. moguće je proizvesti veliki broj organskih jedinjenja. Na ovoj slici prikazan je prosečni rezultat analize. Veličina pravougaonika predstavlja relativnu meru za količinu sintetizovanih jedinjenja (mereno po sadržini ugljenika) u odnosu na ukupnu količinu metana, korišćenog kao izvor ugljenika na početku eksperimenta. Veliki deo produkata (a, e, p) su monofunkcionalni molekuli, odnosno poseduju samo jedan reaktivni centar. Ova jedinjenja već u malim koncentracijama sprečavaju lančani rast. a: mravlja kiselina, e: sirćetna kiselina, p: propionska kiselina. Jedan deo dobijenih supstanci su aminokiseline, koje su i sastavni delovi proteina (3. red). Pri tome se, međutim, radi o optički inaktivnim mešavinama, koje nisu podesne kao polazne materije za formiranje proteina. Glycin, Alanin, Glutaminska kiselina, Asparaginska kiselina. (prema CAIRNS-SMITH 1982)

dukti reakcija ostali stabilni. U eksperimentima se zadaju upravo ovakvi uslovi. U »modelu praćorbe« mora se istražiti mogućnost da su razni molekuli formirani na različitim mestima kasnije vodom doneti u iste oblasti da bi mogli zajedno reagovati u narednim etapama hemijske evolucije. Time ovaj scenario postaje sve neverovatniji.

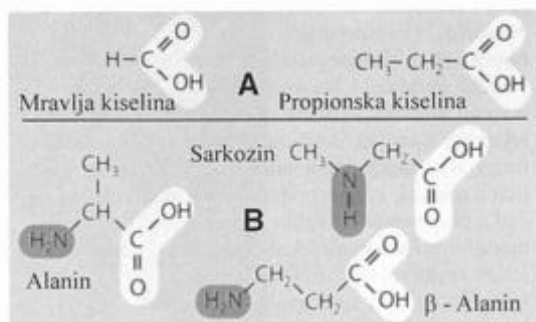
Među rezultatima Milerovih eksperimenata naročito je značajna činjenica da se uglavnom sintetišu monofunkcionalna i polifunkcionalna jedinjenja, odnosno jedinjenja, koja se mogu povezati sa samo jednim, odnosno mnogim partnerima, u daljim hemijskim reakcijama. Za prebiotsku hemiju ovo ima značajne posledice, kao što će dalje u tekstu biti pokazano.

8.4.2. Formiranje polipeptidnih lanaca

Belančevine se sastoje od aminokiselina, koje su povezane u duge lance i prema svojoj hemijskoj strukturi označavaju se kao **polipeptidi**. Ako su lanci povezanih aminokiselina kratki, nazivaju se **oligopeptidi**. Jedna peptidna veza nastaje, kao što je to prikazano na slici 8.7. u hemijskoj ravnotežnoj reakciji, povezivanjem amino-grupe jedne aminokiseline sa karboksilnom grupom druge aminokiseline, pri čemu se izdvaja jedan molekul vode. Ve-

Poređenje: aminokiseline u Milerovim eksperimentima i u živim bićima

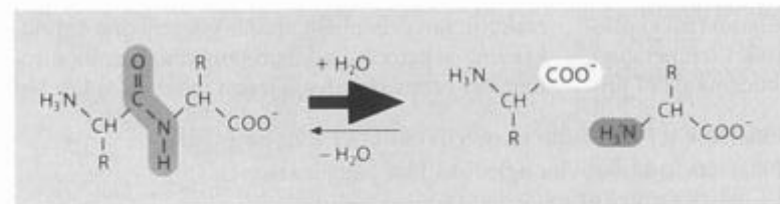
- U živim bićima ima 20 aminokiselina, u Milerovim ogledima ima mnogo više.
- U Milerovim ogledima ne formiraju se bazne proteinogene aminokiseline.
- U ogledu je formirano maksimalno 13 različitih proteinogenih aminokiselina.
- Sastav jedinjenja u Milerovim ogledima jasno se razlikuje od sastava materija u živim ćelijama.
- Dobijeno je previše monofunkcionalnih jedinjenja koja često sprečavaju formiranje polimernih molekula, koji su neophodni u svim životnim procesima.



Slika 8.6. Monokarbonska (mravlja) i trikarbonska (propionska) organska kiselina A, koje se u »pračorba« eksperimentima često sintetišu, a toksične su za današnje žive sisteme. B: Aminokiselina β-alanin i sarkozin se takođe sintetišu, u ovakvim eksperimentima, a u prirodnim proteinima ih nema.

liki problem u razmatranju spontanog formiranja lanaca aminokiselina sastoji se u tome što se hipotetička pračorba najvećim delom sastojala od vode. Teško da su se u takvim uslovima mogli formirati oligo ili polipeptidi. Zbog hemijske ravnoteže ova reakcija u vodenim sistemima teče zbog velikog viška vode skoro isključivo u drugom smeru, u smeru hidrolize (razlaganje aminokiselinskog lanca uz pomoć vode). Tako bi se jedna eventualno nastala peptidna veza ponovo brzo razložila u odgovarajuće aminokiseline. Prisustvo vode je dakle fatalno za procese polimerizacije. (U živim ćelijama se polimerizacija sve vreme dešava u vodenoj sredini, ali zahvaljujući kompleksnom sistemu enzima koji pomeraju ravnotežu hemijske reakcije u smeru nastanka polimera. U razmatranju početaka eventualne hemijske evolucije ne može se računati na taj mehanizam, komentar prevodioca.)

I u sistemima koji nisu vođeni, voda koja se stvara za vreme reakcije formiranja peptidnih veza, mora se stalno uklanjati, da bi se makromolekuli zaštitili od raspada (u živim ćelijama se pep-

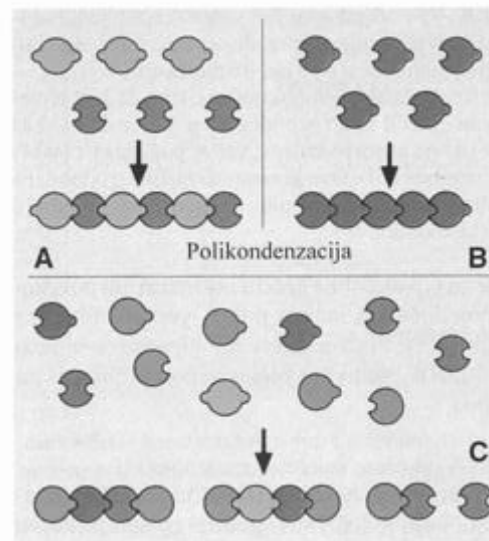


Slika 8.7. Kondenzacija dve aminokiseline u jedan dipeptid uz izdvajanje jednog molekula vode (od desna prema levo: reakcija kondenzacije, s leva na desno: hidroliza). Peptidna veza je istaknuta bojom. Ako nisu prisutni specifični katalizatori (enzimi), hemijska ravnoteža ove reakcije je pomerena u smeru razgradnje, a ne sinteze lanca.

tidne veze štite višim nivoima strukture proteina; → zaseban tekst, str. 98). Učinjeni su pokušaji da se u »prebiotčkoj hemiji« ovaj problem reši modelima, u kojima se aminokiseline koncentrišu u periodično suvim lagunama i kondenzuju pod dejstvom suve toplote. Ove dodatne pretpostavke, međutim, još uvek ostavljaju mnoga otvorena pitanja. Na primer, nije jasno kako su se samo u tragovima prisutne proteinogene aminokiseline odvojile prilikom kondenzacije u polipeptide od viška raznih štetnih komponenti koje nastaju u spontanom sintezama?

Prema jednom drugom modelu do reakcija kondenzacije aminokiselina dolazilo je u vrlo koncentrovanim rastvorima soli, u kojima su molekuli vode vezani jonima i time samo u malom obimu stoji na raspolaganju za reakciju hidrolize. Eksperimentalna provera ove mogućnosti, pod do sada primenjenim uslovima, u najboljem slučaju daje kao rezultat kratke oligopeptidne lance. Visoke koncentracije soli pokazale su se u ovom pogledu kao pomoć, ali su štetne u mnogim drugim sledećim koracima (na primer, prilikom sinteze drugih jedinjenja potrebnih za život ili denaturišu biološki aktivna jedinjenja). Potrebne aminokiseline bi se pre sinteze morale izolovati iz viška drugih jedinjenja koja štetno deluju na formiranje makromolekula. Prisustvo monofunkcionalnih komponenti (na primer karbonske kiseline; → slika 8.5) sprečava formiranje dužih lanaca, time što višak monofunkcionalnih molekula blokira krajeve malobrojnih kratkih lanaca i onemogućava pristup drugim aminokiselinama neophodnim za dalje produženje lanaca (→ slika 8.8). Pri tome odnos monofunkcionalnih jedinjenja prema bifunkcionalnim statistički određuje dužinu lanca na predvidljiv način.

Milerovi ogledi mogli bi se vrednovati kao prvi korak u pravcu sinteze životno važnih molekula, ali ovaj korak očigledno vodi u slepu ulicu, jer u svim eksperimentima istovremeno sa aminokiselinama nastaje mnogo drugih jedinjenja, koja sprečavaju sledeće potrebne korake. Sva ispitivanja povezana sa ovim daljim koracima polaze od čistih mešavina aminokiselina, a ne od smese produkata početnih eksperimenata, što znači da su problemi izolovanja i prečišćavanja aminokiselina preskočeni i bez daljeg razmatranja u pretpostavci smatraju se rešenim.



Slika 8.8. Radi predočavanja nastanka makromolekula putem polikondenzacije može poslužiti model kuglica koje imaju »udubljenja« i »ispupčenja«, koja samo u određenoj kombinaciji omogućavaju specifično spajanje kao što je to nacrtao Volmert (B. VOLLMERT). Pod A i B su prikazane dve različite mogućnosti nastanka lančanih molekula polikondenzacijom. DNK (odgovara A) i proteini (odgovara B) su lančani molekuli, koji nastaju polikondenzacijom bifunkcionalnih molekula. Pod uslovima pračorbe veliki deo sintetisanih jedinjenja su monofunkcionalni molekuli (C). Osim toga različite vrste molekula nisu međusobno u podjednako koncentraciji (uporedi: slika 8.5). Oba stanja sprečavaju nastanak dužih molekularnih lanaca. U pračorbi zato ne mogu nastati makromolekuli potrebni za nastanak živih bića, jer tamo ne mogu biti očekivani mehanizmi, kojima će biti sprečeno razlaganje lanaca. Dalja objašnjenja u tekstu. (prema VOLLMERT 1983 i 1985).

8.4.3. Proteinoidi

U ranijoj fazi istraživanja, proteinima je u poređenju sa nukleinskim kiselinama (DNK i RNK) - drugačije nego u današnjim teorijama (vidi dole) - pridavan srazmerno veliki značaj. Foks (S. Fox) je preduzeo obimne eksperimente sa polimerizacijom iz čistih mešavina aminokiselina i studirao njihova fizička svojstva u vodenim sistemima. Time ostaje u okvirima Oparinove škole. Međutim, Foks kao polazište za svoje eksperimente ne uzima u obzir rezultate Milerovih simulativnih eksperimenata, jer ne počinje njegovim mešavinama produkata, već čistim aminokiselinama, ne pokazujući odakle su se mogle naći na primitivnoj Zemlji. Prilikom upotrebe čistih mešavina aminokiselina za simulativne eksperimente nastupaju teškoće: jedinjenja, koja imaju više od dve mogućnosti povezivanja (više od polovine proteogenih aminokiselina pripada ovom tipu multifunkcionalnih jedinjenja) pod nespecifičnim uslovima reakcije (suva toplota: 70-200 °C) ne daju linearne lance, već trodimenzionalno umotane, takozvane **proteinoidne** (slika 8.9), koji su

slični denaturisanim proteinima (kao u barenim jajima; komentar prevodioca) i nisu podesni za obavljanje funkcija i integraciju u ćelijski metabolizam. Tako je sprečeno formiranje makromolekula neophodnih za život.

Foks je ispitivao katalitičku aktivnost proteinoida. Katalizirane reakcije obuhvataju razlaganje estara, dekarboksilaciju (izdvajanje ugljen-dioksida iz neke karbonske kiseline), deaminaciju i oksidaciju. Međutim, pokazalo se da je ubrzavanje ovih hemijskih reakcija u poređenju sa primenom tehničkih ili bioloških katalizatora veoma skromno i ne pokazuje specifičnost za određene molekule ili reakcije, kao što je to tipično za enzime. Mnogi od opisanih efekata mogu se postići i zagađivanjem metalima.

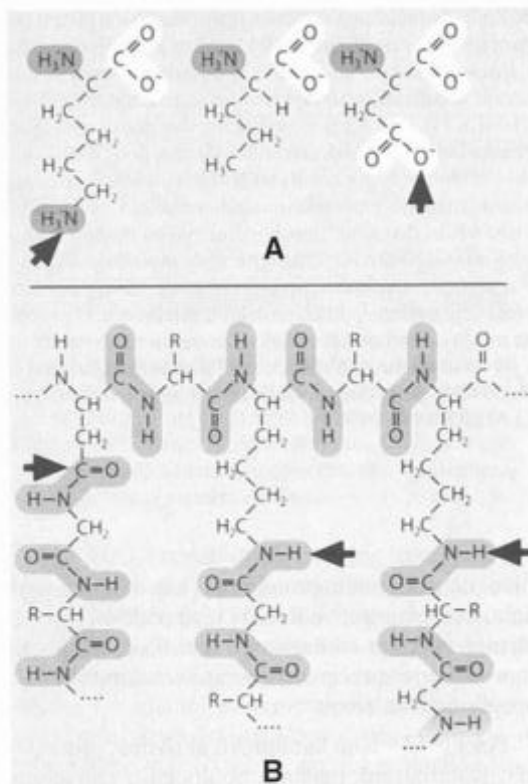
Proteinoidima danas se pridaje mali značaj u diskusiji o hemijskoj evoluciji.

Od otkrića enzimske aktivnosti RNK molekula početkom osamdesetih godina od strane Keča i Altmana (CECH i ALTMAN; Nobelova nagrada 1989) nukleinskim kiselinama pridaje se veliki značaj u

Od pračorbe do makromolekula

Ako bi se iz heterogene mešavine produkata nekog simulativnog eksperimenta (na primer Milero-vog) sintetisali lanci aminokiselina, tada bi pored ostalog morale biti prevaziđene sledeće teškoće:

- selektivno uklanjanje svih monofunkcionalnih jedinjenja (odnosno selektivna izolacija gradivnih blokova lanca).
- Prisutni multifunkcionalni gradivni blokovi ne smeju biti hidratizirani.
- Obavezno povoljno uticati na smer ravnotežne reakcije kondenzacije (formiranja lanca).
- Obavezno prevazići uticaj entropije, koja se suproti formiranju makromolekula od mnogih malih gradivnih blokova.



Slika 8.9. Više od polovine frekventno zastupljenih aminokiselina u današnjim proteinima imaju treću aktiviranu poziciju (strelice u A) u okviru molekula (A: jedna bi i dve trifunkcionalne aminokiseline), tako da kod proteina ne nastaju samo peptidne veze (narandžasto bez strelice) u linearnom redosledu, već se javljaju i u poprečnim ... (strelice u B). Ovo je osnovna razlika u odnosu na današnje proteine. Proteinoidi zbog toga ne mogu biti genetički kodirani.

vezane sa C1-atomima šećera i osiguravaju povezanost pojedinačnih lanaca putem vodoničnih veza (→ slika 7.2). Postoji čitav niz hipoteza o sintezi RNK i DNK građivnih blokova pod prebiotičkim uslovima.

Šećer

U pitanju sinteze šećera ukazano je na formoza-reakciju, koju je još 1861. godine opisao Butlerov (BUTLEROW). On je uvideo, da u vodenom alkalnom rastvoru formaldehida nastaju produkti sa slatkim ukusom. Kasnije su Fišer (E. FISCHER) i njegovi saradnici (1888) iz mešavine produkata izolovali i identifikovali pojedine šećere. Formaldehid je spektroskopskim metodama dokazan u međuzvezdanom prostoru.

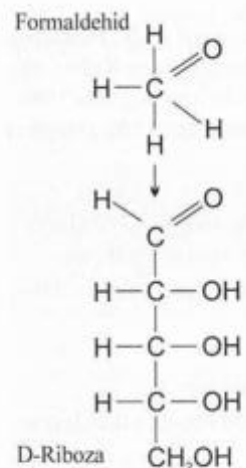
Međutim, eksperimentalna ispitivanja povodom ovih predloga otkrivaju prilikom detaljne analize tako velike teškoće, da faktički diskvalifikuju modele koji se na tome zasnivaju.

Kao prvo formaldehid je veoma reaktivan i brzo se veže sa jedinjenjima azota, upravo i sa onim, kojima se prilikom sinteze azotnih baza pridaje veliki značaj. Kao drugo formaldehid se u publikovanim simulativnim eksperimentima daje u koncentracijama i u čistoći, koje pod prebiotičkim uslovima do sada nisu postignute.

Treće, reakcija formoze daje heterogenu mešavinu produkata, u kojoj se riboza javlja samo u veoma malim koncentracijama. Do sada nema ideje, kako je pod prebiotičkim uslovima riboza mogla biti ciljno izolovana. Čak i u laboratoriji, u kojoj se primenjuju sofisticirane metode razdvajanja, koje su na raspolaganju hemičarima, to je težak poduhvat.

Kao četvrto, kinetička ispitivanja (ispitivanja o vremenskom toku reakcija) pokazuju da u reakciji formoze ona grupa šećera, kojoj se pridodaje riboza (aldopentoze), istina, nastaje na početku reakcije, ali se već posle kratkog vremena ponovo raspada. Ako reakcija ispravno startuje, količina aldopentoza je opet sasvim mala (slika 8.11).

Godine 1990. Ešenmoser (ESCHENMOSER) i saradnici objavili su sintezu riboze (riboza-2,4-bi-



Slika 8.10 Sinteza riboze iz formaldehida putem reakcije formoze.

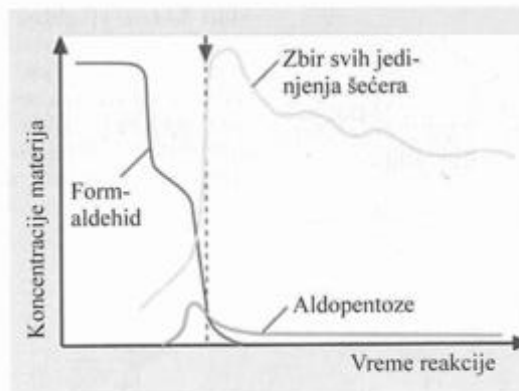
razmatranjima pitanja nastanka života. Sledeći deo posvećujemo ispitivanjima sprovedenim na ovoj grupi molekula.

8.5. Nastanak nukleinskih kiselina

8.5.1. Sinteza nukleotida – građivnih blokova

Nukleinske kiseline (DNK i RNK) izgrađene su od tri različita tipa molekula (→ sl. 7.2): **šećera, fosforne kiseline i azotnih baza**. Šećer (riboza u RNK odnosno dezoksiriboza u DNK) su preko hidroksi-

grupa povezane na 3' odnosno 5' poziciji preko fosfodiesterarnog mosta i formiraju kičmu nukleinskih kiselina. Azotne baze su preko atoma azota po-



Slika 8.11. Kinetički tok sinteze aldopentoza (crvena kriva) pod simuliranim uslovima praćorbe. Aldopentoze (tu spada i riboza) posle kratkog vremena dostižu maksimum, koji ubrzo ponovo opada. I druga jedinjenja šećera imaju kratka vremena poluraspada. Detaljnija objašnjenja u tekstu.

fosfat) u do tada rekordnoj koncentraciji u smesi produkata od 33%. Do sada, međutim još nije pokazano, da su data polazna jedinjenja i uslovi reakcije u skladu sa prebiotičkim okvirnim uslovima. Polazna jedinjenja nastaju u višestepenim sintezama, pri čemu se moraju upotrebiti i hidrofobni rastvarači (bez prisustva vode). Do sada nije dobijena selektivna sinteza riboze u uslovima praćorbe.

Pored otvorenih pitanja prebiotičke sinteze šećera, teškoće pravi i njegova mala hemijska stabilnost. Poluvreme njegovog raspada (vreme, potrebno da se polovina materijala raspadne) iznosi 44 godine pri pH 7 i 0 °C. Pod više alkalnim ili kiselim uslovima ili na višoj temperaturi ovo vreme se još znatno skraćuje. Životni vek ovih jedinjenja je u poređenju sa dugim geološkim vremenima veoma kratak, što znači da praktično ne stoji na raspolaganju za dalje hemijske reakcije pod prebiotičkim uslovima sinteze i izolacije. U ovoj situaciji zahtevana duga vremena evolucije su kontraproduktivna. Larralde sa saradnicima (LARRALDE et al. 1995) iz toga zaključuje: »Merenje stabilnosti isključuje ribozu i druge šećere kao moguće prebiotičke reagense, osim pod veoma specijalnim uslovima. Iz toga sledi, da riboza i drugi šećeri nisu mogli biti sastavni deo prvog genetičkog materijala. Treba ispitati druge mogućnosti, kao peptid-nukleinske kiseline i druge tipove lanaca nukleinskih kiselina.«

Azotne baze

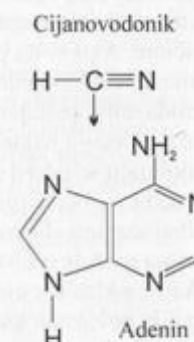
Sinteza azotnih baza je moguća oligomerizacijom cijanovodonika (HCN) (sabiranje malobrojnih

HCN-molekula). Oro (ORO) i saradnici su 1961. godine na ovaj način proizveli adenin. Više dana su kuvali koncentrovani rastvor amonijumcijanida i dobili adenin u koncentraciji do 0,5%.

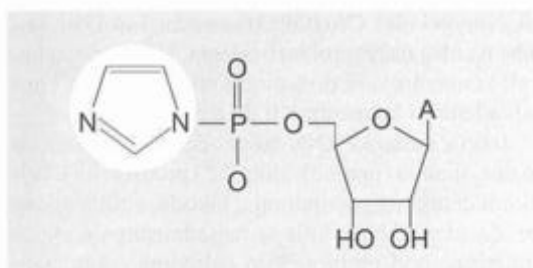
Teorije nastanka RNK-baza: adenina, guanina, citozina, uracila (uporedi: slika 7.2) predstavljaju prilikom detaljnog posmatranja, takođe, velike teškoće. Za adenin, bazu koja se najjednostavnije može sintetisati pod prebiotičkim uslovima sjedinjavanjem 5 HCN-molekula (slika 8.12), navodi se pod najpovoljnijim uslovima životni vek od 100 godina. To je opet premalo, da bi mogli stajati na raspolaganju duži periodi vremena za dalje reakcije. Adenin pokazuje u svojoj strukturi više pozicija, na kojima su moguće dalje reakcije. To znači ako je adenin sintetisan u uslovima praćorbe, može da se menja u druge produkte.

Sinteza drugih azotnih baza nailazi na još veće teškoće. Za guanin je potrebna nerealno visoka koncentracija HCN, da bi bio proizveden barem u koncentraciji od 0,1% guanina u ukupnoj smesi proizvoda reakcije. Prisustvo formaldehida, kome se isto vreme pripisuje centralni značaj u sintezi šećera, sprečava željenu reakciju HCN prilikom formiranja azotnih baza, jer on reaguje sa HCN. Za sintezu pirimidinskih baza citozina i uracila predložene su reakcije sa visokim koncentracijama ureje. Visoke koncentracije uree postavile su teške zahteve pred prebiotičke modele i traže višestruka ponavljanja reakcija (periodično suve lagune). Međutim, za to vreme bile bi uništene druge pomenute komponente.

Teškoće prebiotičke sinteze i mala hemijska stabilnost jedinjenja, koja dolazi do izražaja u relativno kratkim vremenima poluraspada, podstakla je Šapiroa (SHAPIRO; 1996) na sledeći zaključak: »Nalazi, koji trenutno stoje na raspolaganju, ne potvrđuju ideju, da je RNK ili neki alternativni sistem replikacije uz korišćenje azotnih baza učestvovao u početku života. Ovaj zaključak može se opovrgnuti, ako se razvije prebiotički simulativni eksperiment,



Slika 8.12. Sinteza adenina iz cijanovodonika. Sinteza se uspešno izvodi u laboratoriji u vrlo niskoj koncentraciji.



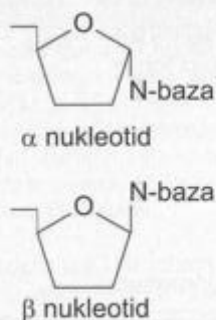
Slika 8.13. Adenozin-nukleotid aktiviran imidazolom. Ovakvi molekuli su korišćeni u Orgelovim eksperimentima istraživanja uslova spontane polimerizacije nukleinskih kiselina.

u kome se sve azotne baze sintetišu u visokoj koncentraciji, pod jedinstvenim uslovima, koji obuhvataju prihvatljivu kombinaciju vode, atmosferskih gasova i minerala. Tako dugo dok ne bude dobijen jedan takav model, više pažnje trebalo bi posvetiti teorijama nastanka života, koje ne zahtevaju azotne baze.

8.5.2. Od građivnih blokova do RNK i DNK

Kao što je gore pokazano, nastanak nukleotida potrebnih za formiranje RNK i DNK molekula u uslovima pračorbe do sada se nije mogao eksperimentalno potvrditi. U eksperimentima, koji treba da pokažu da je moguće spontano organizovanje lanaca nukleotida u nukleinske kiseline (RNK ili DNK molekule), moraju se upotrebiti građivni blokovi, koji nisu nastali pod prebiotičkim uslovima, već su sintetisani pod kontrolisanim laboratorijskim uslovima.

Orgel, Džojcs, Feris, fon Kidrovski (ORGEL, JOYCE, FERRIS, VON KIEDROWSKI) i drugi istraživači, napravili su obimne eksperimentalne i teorijske studije, u kojima pretenduju da pokažu kako su se kratki i duži lanci nukleinskih kiselina (**oligo i polinukleotidi**) mogli izgraditi od pojedinačnih nukleotida. Međutim, pokazano je da bi nukleotidi reagovali, i da bi reakcija tekla na potreban, specifičan način, njihova struktura treba da je upravo onakva kakva je u živim bićima. Ako se na petoj poziciji riboze umesto biološki funkcionalnih azotnih baza nađu različita imidazolna jedinjenja (slika 8.13), koja na prvi pogled izgledaju jednako podesna kao i biološke baze, dobijaju se pored 3'-5'-povezanih nukleotida i 2'-5'-spojevi. To račvanje onemogućava potencijalnu kodirajuću funkciju ovakvih polimera. U drugim radovima se zbog ovih teškoća za izgradnju lanca nukleinske kiseline koriste trinukleotidi, ali prethodno nije pokazano kako se oni mogu dobiti u uslovima pračorbe.



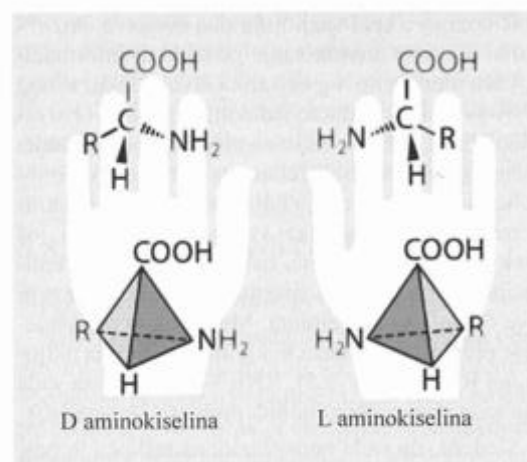
Slika 8.14. α - i β -glikozidna jedinjenja. U prirodnim nukleinskim kiselinama ugrađeni su samo β -nukleotidi (Nukleozid+fosfat). α -nukleotidi ne mogu se ugrađiti.

I modeli, u kojima se radi simulacije prvih koraka replikacije dodaju kratki oligonukleotidi kao matrice sinteze (templati sinteze), vodili su pod do sada primenjenim uslovima samo do nastanka produkata sa skromnom dužinom lanca (oligomeri sačinjeni od manje od 50 nukleotida). Kod imitiranja replikacije javljaju se nove teškoće. Tako se, na primer, jednolančani oligonukleotidi mogu relativno uspešno primeniti kao matrice ako su sačinjeni od pirimidinskih baza. To znači da se na pirimidinskom templateu može sintetisati komplementarni purinski lanac. Obrnuta reakcija, međutim, nije moguća.

Dalja teškoća sastoji se u tome što azotne baze mogu na dva različita načina biti povezane sa ribozom (α - i β -glikozidna veza, slika 8.14). Prilikom hemijske sinteze dolazi do realizacije obe mogućnosti povezivanja u odnosu 1:1. U prirodnim lancima nukleotida, dok nalazimo isključivo povezane β -nukleotide, α -nukleotidi sprečavaju rast lanca u sintezama na templateu. Međutim, dok god se ne razjasni, kako su prvobitne matrice nastale, sinteza sa templatea ionako nije relevantna za modele nastanka života.

8.6. Hiralnost

Mnogi molekuli u živim bićima pokazuju dve energetske ekvivalentne forme, koje jedna drugoj odgovaraju kao desna i leva ruka (kao neki predmet i njegov lik u ogledalu). Svaka od dve moguće hiralne forme iste hemijske vrste molekula, označava se kao **enantomer**. Ovaj fenomen poznat je pod pojmom hiralnost. U živim bićima često nalazimo samo jednu od dve moguće forme (na primer D- a ne L-ribozu u RNK, L aminokiseline u proteinima; slika 8.15). Postojanje enantiomernih jedinjenja je elementarni uslov za funkcionisanje proteina i nukleinskih kiselina. Ako se u eksperimentima pokuša sinteza proteina od D- umesto L aminokiselina, ometa se trodimenzionalna struktura proteina (se-



kundarna-, terciarna- i kvaternarna- struktura) i time i pokretljivost (dinamika) sintetisanog proteina, važna za njegovo funkcionisanje. Isto važi i za ugradnju L pentoza u nukleinske kiseline (npr. narušava se geometrija dvostruke zavojnice DNK). Biološka funkcija je nerazdvojivo povezana sa specifičnim strukturama jasno definisane hiralnosti. Neke nakaznosti u embrionalnom razvitku su posledica nedostupnosti potrebnih enantiomera određenih jedinjenja. U eksperimentima rađenim na životinjama moguće je sprečiti razvoj takve nakaznosti ponovnom dostupnošću potrebnog enantiomera.

Prilikom hemijske sinteze enantiomernih jedinjenja nastaju obe forme u odnosu 1:1 (ova mešavina

Slika 8.15. D- i L aminokiselina. L i D forma se jedna prema drugoj odnose kao predmet i njegov lik u ogledalu. Sve aminokiseline koje ulaze u sastav proteina imaju istu osnovnu strukturu (L aminokiseline) i razlikuju se samo po ostatku R, uporedi sliku 8.9. U eksperimentima simuliranja pračorbe formiraju se uvek i L i D forme aminokiselina u proporciji 1:1.

naziva se **racemat**). Ovo važi i za prebiotičke uslove. Nastanak samo jedne od dve hiralne izoforme jedinjenja moguće je samo ako su strogo definisani uslovi hemijske sinteze. (Na primer, sinteza potpomognuta hiralnim katalizatorom, enzim koji kao supstrat prepoznaje samo jednu hiralnu formu jedinjenja ili korišćenje polaznih jedinjenja koja pokazuju samo jednu od dve moguće forme.)

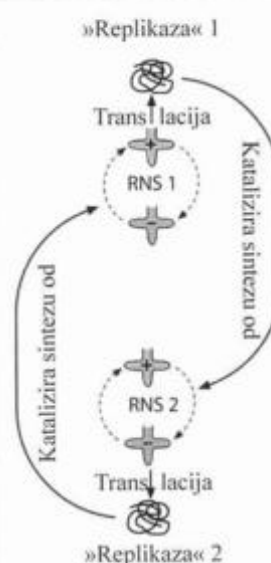
Zato što slučajno mogu nastupiti neznatni viškovi jedne forme hiralnog molekula, predloženo je, da autokataliza može biti uzrok prebiotičke selektivne sinteze. Ali ni matematički modeli ni eksperimentalni podaci ne podržavaju takvu ideju. Naprotiv, čist enantiomer, laboratorijskim prečišćavanjem oslobođen svog 'lika u ogledalu', izvan žive ćelije

Slika 8.16. Najjednostavniji hipotetički ciklus replikacije sačinjen od dva RNK-lanca i dve »replikaze« (+) i (-). RNK-lanci se smenjuju prilikom svake replikacije, jer uvek nastaje komplementarni lanac. Termin za pojmove »translacija« i »replikaza« dati su pod navodnicima, jer se u ovom modelu ne podrazumevaju u smislu današnjeg značenja i mehanizama translacije i replikacije. (Prema EIGEN et al. 1981)

Nastanak i evolucija replikacionog sistema

Kako je spontano mogla da nastane replikaciona mašinerija sa funkcijom »memorisanja genetičkih informacija« i »katalitičkom aktivnošću«? Kako je sistem postao stabilan i kako je tokom vremena mogao da postaje složeniji bez narušavanja uspostavljenih funkcija? Manfred Ajgen (Manfred EIGEN) sa svojim saradnicima formulisao je matematički model hiperciklusa. To je zaokruženi sistem replikacije, koji se sastoji iz kodiranog proteina replikaze i odgovarajućeg mehanizma translacije (slika 8.16). Ovaj mehanizam je moguće primeniti i na ribozime sa aktivnošću replikaze. Prema ovom konceptu jedinice replikacije međusobno su ciklično povezane prema sledećoj shemi: ribozim 1 katalizuje sintezu ribozima 2, ovaj opet katalizuje sintezu ribozima 3, ..., ribozim n katalizuje sintezu ribozima 1. Ovakvi sistemi mogu se simulirati po-

moću kompjutera i njihovo ponašanje moguće je ispitivati pod različitim okvirnim uslovima. Eksperimentima, koje su izveli Ajgen i saradnici sa mehanizmom evolucije, koji su oni osmislili, nije se mogla dokazati mogućnost nastanka hiperciklusa. Štaviše, autori su mogli da pokažu samo da se već unapred zadati sistemi RNK sa slabo izraženim katalitičkim osobinama mogu stabilizovati i usavršavati. Čak i ako jedan hiperciklus baziran na ribozimima nastaje na sasvim nepoznat način, i ako pretpostavimo da bi on u nekoj nepoznatoj prebiotičkoj sredini bio stabilan, ne bi se mogla očekivati evolucija u pravcu pračelije; posledica bi bila samo prilagodavanje i time specijalizacija hiperciklusa. Što bolje funkcioniše takav hiperciklus, to je stabilniji i manje podesan kao prelazni međustadijum na putu prema primitivnoj ćeliji.

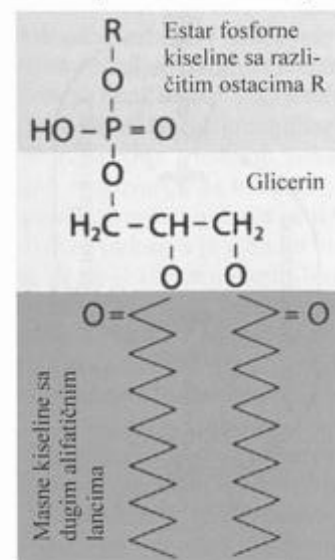


opet teži racemiziranju odnosno ponovo se formiraju 1:1 mešavine. Tako posle smrti organizma, aminokiseline njegovih proteina koji se raspadaju racemiziraju u otpadne produkte. Nastanak čistih enantiomernih jedinjenja je glavni problem u prebiotičkoj hemiji i do sada nije rešen kako teorijski tako ni eksperimentalno.

8.7. RNK-svet

Dok su proteini zbog svoje enzimske funkcije neophodni za funkcionisanje kompletnog metabolizma, molekuli nukleinskih kiselina potrebni su za memorisanje genetičke informacije. Za sintezu nukleinskih kiselina je, u najjednostavnijim danas poznatim ćelijama, potrebno više od stotinu različitih enzima. Radi biosinteze proteina u ćelijama je pored genetičkih informacija, DNK, potreban kompleksni proteinski aparat. Da li su prvo nastale nukleinske kiseline ili proteini? Oba tipa jedinjenja su istovremeno potrebna. Ovaj problem ima naročiti značaj za prebiotičku hemiju. Stojimo pred prebiotičkom varijantom poznate dileme kokoška-jaje: da li je najpre bila: kokoška (proteini) ili jaje (nukleinske kiseline DNK ili RNK)? Ili da drugačije formulišemo pitanje: kako je nastala prva jedinica replikacije, dakle molekularna konstelacija sačinjena od proteina i RNK, koja je sama mogla da se umnoži?

Otkrićem **ribozima** (ribonukleinske kiseline sa enzimskom aktivnošću) i njegove sposobnosti da iseče interne delove, molekule RNK (introne) i preostale fragmente (egzone) međusobno poveže (→ IV 7.1), izgledalo je da je ovaj dugo i intenzivno razmatran problem rešen ili da je rešenje postalo bliže.

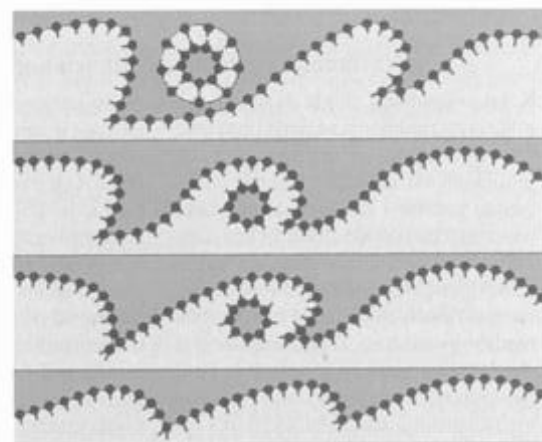


Slika 8.17. Sastav jednog fosfolipida

Ribozimi u sebi sjedinjuju oba svojstva, enzimsku aktivnost i memorisanje genetičkih informacija, i sve modele novog nastanka života, takozvanog RNK-sveta i to u jednom jedinom molekulu. Ovo otkriće bilo je polazna tačka za njegovo formulisanje. Ovaj pojam predstavlja etapu na putu od prebiotičke hemije do živih ćelija koju mnogi autori smatraju značajnom. U ovoj fazi verovatno su nastali, još uvek bez učešća proteina, sistemi sposobni za replikaciju. Na bazi takvih sistema, mogle su se razviti prve ćelije – sa proteinima. Međutim, nerazjašnjena je prebiotička sinteza nukleinskih kiselina uključujući RNK (→ IV 8.5). RNK – svet tako za sada nije zasnovan na rezultatima prebiotičke hemije.

Sledeća, do sada neprevaziđena teškoća je prelaz od RNK-sveta bez proteina do faze u kojoj se značajni deo metabolizma i razmnožavanje zasnivaju na proteinima.

Pod određenim, komplikovanim reakcionim uslovima mogu se proizvesti ribozimi (→ IV 7.3.1, slika 7.23). Razvojem i ispitivanjem takvih *in vitro* tehnika selekcije, postalo je dostupno novo polje istraživanja sa izgledom za mnoge zamislive mogućnosti primene »evolutivne biotehnologije«. Za sada se, međutim, ne može razaznati povezanost takve »kontrolisane molekularne evolucije« sa pitanjem nastanka života. Radi se o izrazito veštačkim sistemima, u kojima se neka funkcija primenom specijalne selekcije ciljano čini korisnom podeša-



Slika 8.18. Zamišljeni modeli nastanka lipidnog dvosloja u pračorbi. Tačke sa drškama predstavljaju molekule masnih kiselina na graničnoj površini voda/vazduh, pri čemu tačka predstavlja hidrofilni kraj (prihvatanje vode), a crtica hidrofobni (odbijanje vode). Takvi lipidni dvosloji mogu samo izdaleka biti upoređeni sa ćelijskom membranom, kao što to objašnjava slika 8.19. (prema FLOR 1980)

vanjem okvirnih uslova. Po pitanju RNK-sveta kao moguće stanice na putu nastanka života sve više se među istraživačima širi talas otrežnjenja. Orgel je to već 1989. rezimirao sledećom kratkom rečenicom: »Za sada nema ubedljive teorije, koja bi mogla objasniti nastanak samoreplikujuće RNK.« Njegov zaključak važi do danas.

8.8. Nastanak prvih ćelija

8.8.1. Kako su nastale prve membrane?

U nekoj od faza u nastanku života, do tada obrazovani mehanizmi, morali su biti razdvojeni od spoljašnje sredine u pojedine razgraničene prostorne odeljke. Ovaj korak je elementarni sastavni deo u svakom modelu nastanka života. Međutim, nema precizne i naučno zasnovane ideje o tome, u kojem se stadijumu evolucije to moglo desiti.

Glavni sastavni deo bioloških membrana su fosfolipidi (slika 8.17), koji se sastoje od glicerina, fosforne kiseline i dugih lanaca alifatičnih jedinjenja (koja su povezana sa glicerinom etarskom ili estarskom vezom). Ovi molekuli sadrže, kao uostalom i sve druge granično površinske supstance (tenzidi), jedan hidrofobni (koji izbegava vodu) i jedan hidrofilni (koji podnosi vodu) deo. Molekuli sa ovakvim strukturnim obeležjima mogu se spontano povezati u agregate (na primer dvostruki slojevi, micle, vezikule). Mogućnosti sinteze takvih supstanci su pod prebiotičkim uslovima nepoznate.

Biološki aktivne membrane, onakve kakve poznajemo kod živih ćelija, nastaju uvek rastom i deobom iz već postojećih i ne sintetišu se *de novo*. Zadaćima biomembrana ne pripada samo odvajanje ćelije od spoljašnje sredine, već pored ostalog i transport materija kroz membranu. Kompleksna grada biomembrana odlikava mnogostruke zadatke ko-

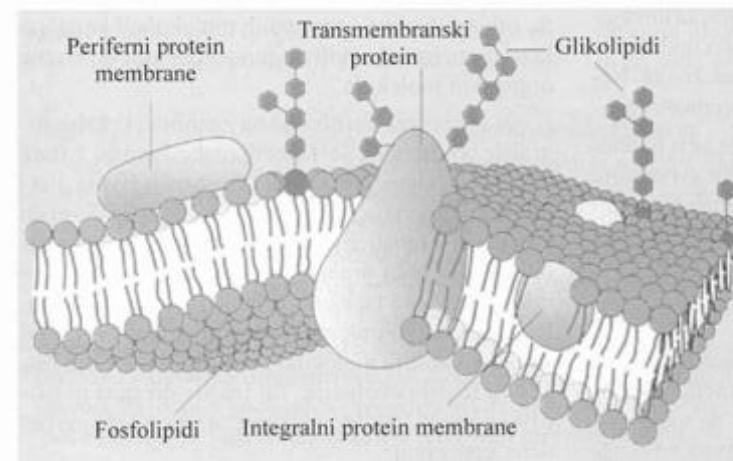
je one neprestano izvršavaju (kao na primer mehanizmi prepoznavanja molekula, komunikacije među ćelijama itd. uporedi sliku 8.19).

Kompartimentiranje (izolacija od spoljašnje sredine) kompleksnih sistema sposobnih za replikaciju, odnosno njihovo umotavanje i razgraničavanje od spoljašnje sredine, znači istovremeno i njihov kraj, ako nisu od samog početka osigurani različiti transportni mehanizmi kroz membranu. Prema dosadašnjim saznanjima, dakle, sa obrazovanjem membrana vremenski bi morale biti usko povezane i prve funkcije transporta kroz te membrane. Ovaj zahtev čini teško zamislivim prebiotički nastanak celog sistema.

Foks je mešanjem proteinoida u vodi (napomenuto u IV. 8.4.3) dobio proizvod koji je na osnovu mikroskopskog izgleda označio kao **mikrosfere** i smatrao ih protoorganizmima. Takve strukture koje podsećaju na ćelije mogu se, međutim, dobiti i sušenjem različitih sintetičkih rastvora polimernih jedinjenja i nemaju ništa zajedničko sa biološkim ćelijama. Proteinidne mikrosfere koje je opisao Foks u svom razmatranju modela nastanka života više nisu značajne sa naučnog stanovišta.

8.8.2. Protoćelije: »jednostavna« živa bića

Napred navedeni argumenti otkrivaju teškoće modela prebiotičke hemije, modela koji pretenduju da rasvetle put od jednostavnih hemijskih jedinjenja do živih struktura sličnih ćelijama. Problematika se može razmatrati i sa druge strane: Koliko se živi sistemi mogu pojednostaviti, da bi izašli u susret mogućnostima prebiotičke hemije? Kakav mora biti sistem, koju minimalnu kompleksnost mora imati, da bi se mogao nazvati sličnim živom ćelijom? O tome nema jasnih predstava, već samo hipotetičnih pojmova kao npr. »protoćelija« ili »proto-



Slika 8.19. Ćelijske membrane se osim lipidno-dvoslojnog »skeleta« sastoje i od velikog broja različitih proteina i ugljenih hidrata (jedinjenja sa C₆-prstenovima, prikazana šestougaonici; koji simbolišu molekule heksopiranoze). Sva ova jedinjenja koja ulaze u sastav bioloških membrana potrebna su za pravilnu razmenu materija sa spoljašnjom sredinom. Biološke membrane su izvanredno složene tvorevine, koje se intenzivno istražuju.

biont«. Upotrebom ovakvih naziva u različitim modelima prezentuju se ideje, koje bi prema mišljenju datog autora bile zamislive kao preteča, kao prototip ćelije.

Otkriće **arhebakterija (Archaeobacteria)** hranilo je nadanjem spekulacije, da bi ovi mikroorganizmi mogli biti dobri modeli za prve žive sisteme nastale prebiotičkom hemijom. Međutim, detaljna ispitivanja ovih organizama pokazuju fascinantne sisteme razmene materija, koji su sve drugo nego »primitivni«. Arhebakterije su štaviše pravi »umetnici razmene materija«. Miler reaguje na spekulaciju, da bi hipertermofilne arhebakterije mogle biti model za jednostavne, rane oblike života sledećim rečima: »Hipertermofili bi mogli biti shvaćeni kao preteče u odnosu na kasnije forme života, ali teško da ih možemo nazvati primitivnima. Biohemijski su komplikovane kao i mi.«

Jedna velika ekipa naučnika pod vodstvom Ventera (VENTER) je 1995. objavila kompletnu DNK-sequencu genoma mikroorganizma *Mycoplasma genitalium*. Radi se o bakteriji, koja živi kao parazit. *Mycoplasma genitalium* se smatra organizmom sa najmanjim genomom, koji je sposoban za samoreplikaciju. U tabeli 8.1 navedeni su brojevi gena, koji u *Mycoplasma genitalium* kodiraju proteine, koji su potrebni za transkripciju, translaciju i replikaciju. Radi uporedjenja navedeni su brojevi gena arhebakterije *Methanococcus jannaschii*. Ovi podaci pružaju uvid u minimalnu kompleksnost, koju radi razmnožavanja zahtevaju najjednostavniji poznati organizmi (parazit kome je za razmnožavanje neophodan organizam domaćina, i arhebakterija). Manje kompleksno građena živa bića nisu poznata. Ovde je dokumentovan danas poznati nivo, do koga mora stići sposobnost prebiotičkih simulativnih eksperimenata ako želi da objasni nastanak života. Ovaj nivo organizacije treba obavezno postići, zasnivajući se na eksperimentalnim simulativnim podacima, da bi se naučno mogao objasniti nastanak života. Neslaganje u ovom trenutku izgleda nepremostivo.

Doduše, ne može se isključiti, da će se u budućnosti pronaći mikroorganizmi sa manjim genomom. Takođe, nije tačno poznato, koliko može biti mali genom, da bi omogućio postojanje samostalno replicirajućeg organizma.

8.9. Putevi izlaska iz krize?

Pošto dosadašnje ideje i eksperimentalni rezultati prebiotičke hemije ne zadovoljavaju mnoge naučnike, neki istraživači su motivisani, da traže moguće alternative i da ih formulišu. Navešćemo ne-

koliko najznačajnijih alternativnih pogleda na problem nastanka života.

Jednostavniji preci nukleinskih kiselina?

Opisani problemi koji se javljaju prilikom sinteze nukleotida potrebnih za enzimski aktivne nukleinske kiseline, podstakli su traganje za hipotetičnim jednostavnijim jedinjenjima koja su mogla da vrše sličnu biohemijsku funkciju u davnoj prošlosti. I šećer (riboza odnosno dezoksiriboza) koji gradi kičmu DNK odnosno RNK, tako i azotne baze, koje osiguravaju bočno povezivanje dvostruke spirale, moguće je da su prvobitno imali jednostavno građene preteče. Pomoću ove strategije zaobilaze se neke teškoće, druge se premeštaju ili samo pomeraju: Kako su mogli izgledati putevi sinteze za jednostavnije molekule preteča? Kako je usledila kasnija sinteza današnjih komponenti? Na koji način je u ovom slučaju došlo do prelaza između jednostavnijih preteča i današnjih nukleinskih kiselina?

Živi kristali?

Kejrs-Smit (CAIRNS-SMITH; 1982, 1985) je na osnovu jedne kritike modela pračorbe razvio hipotezu, da bi pre organskog života (pre egzistencije živih bića, kako ih danas poznajemo) mogao egzistirati predstepen na bazi *minerala gline*. U takvim kristalima mogle su nastati neke manifestacije života kao npr. razmena materija, rast, memorisanje genetičkih informacija i replikacija: razmena materija u obliku ugradnje jona u rešetku kristala i njihovo oslobađanje, rast u smislu rasta kristala, memorisanje naslednih informacija u periodičnoj rešetki kristala odnosno u obliku defekta rešetke, i replikacija cepanjem kristala. Kejrs-Smitova shvatanja podudaraju se sa idejom, koju je još 1967. skicirao kristalograf Bernal (BERNAL). U daljem toku razvoja Kejrs-Smit traži fazu kooperacije između minerala gline i organskih molekula, i konačno fazu preuzimanja svih životnih funkcija od strane organskih molekula.

Ova hipoteza zasniva se na znanjima iz kristalografije, mineralogije i neorganske hemije i time unosi nove elemente u modele nastanka života. Formulisanje modela je, međutim, toliko uopšteno da do sada nije moguće eksperimentalno ispitivanje detalja. Osim toga prelaz životnih funkcija sa minerala gline preko faze kooperacije sa organskim molekulima do kompletnog preuzimanja razvoja od strane organskih molekula predstavlja poseban izazov za teoriju evolucije. Taj izazov do sada ni teorijski nije »zadovoljio« parametre jedne ozbiljne naučne koncepcije.

Broj gena za	<i>Mycoplasma genitalium</i>	<i>Methanococcus jannaschii</i>
Replikaciju	32	38
Transkripciju	12	19
Translaciju	101	114
Ukupan broj gena	470	1738

Tabela 8.1. Geni koji su potrebni za transkripciju, translaciju i replikaciju kod parazitske bakterije *Mycoplasma genitalium* i kod arhebakterije *Methanococcus jannaschii*.

Život na bazi gvožđa i sumpora?

Vahteršojzer (WACHTERSHAUSER) je 1988. godine predstavio još jedan model, u kome minerali igraju takode važnu ulogu, u ovom slučaju minerali sulfida gvožđa (pirit). Ranije opisanim modelima pračorbe sintetisana su potrebna hemijska jedinjenja i zatim stavljeni kao hrana na raspolaganje nekim sistemima, koji su trebalo da se razviju u strukturu slične ćelijama. Ovaj mehanizam je *heterotrof*, što znači da su reakcioni sistemi upućeni na organsku hranu. Prema Vahteršojzerovom konceptu, prvi proces sličan razmeni materija protiče na površini kristala pirita, i kao hrana su mu potrebna samo neorganska jedinjenja. Radi se dakle o *autotrof* načinu ishrane jednog »dvodimenzionalnog organizma« na površini pirita. Energiju za ovu razmenu materije daju hemijske reakcije, koje vode do obrazovanja kristala pirita. U pozadini ovog modela u međuvremenu je objavljeno nekoliko eksperimentalnih radova, koji su sa njim u saglasnosti i time podupiru ovu hipotezu. Ipak, još je prerano za konačnu ocenu mogućnosti za objašnjenje ovog modela. U stvari, od dva autoritativna zastupnika prebiotičke evolucije, De Duvea i Milera (1991), već je stigao veoma kritički nastrojen komentar: »Vahteršojzerova teorija je maštovita i originalna, ali ništa od toga nije prihvatljivo u okviru hemije u vodenim sistemima.

Ako su zbivanja na površini minerala toliko različita od vodene hemije, onda bi se to moralo eksperimentalno dokazati. Posmatrano sa teorijskog staništa izgleda nam da model sadrži više veoma ozbiljnih besmislenosti kad je u pitanju mehanizam, kinetika i naročito termodinamika. Odlučujuća tačka odnosi se na činjenicu, da li pretpostavljena hemija funkcioniše, naročito pod geološki dugim uslovima.«

Život – infekcija iz svemira?

U 19. veku Švedanin Arenijus (ARRHENIUS) lansirao je i vrlo aktivno zastupao ideju **panspermije**. Ova hipoteza polazi od toga, da su klice života nastale negde u širinama beskonačnog univerzuma i da je Zemlja inficirana životom iz svemira. Ova ideja samo premešta problem nastanka života sa Zemlje u svemir, bez davanja bilo kakvih konstruktivnih rešenja za napred razmatrane probleme njegovog nastanka. Poznati zastupnik ove ideje je (nobelovac, koautor na otkriću strukture DNK; komentar prevodioca) F. Krik (F. CRICK), koji zbog nepredvidljivih teškoća prebiotičke hemije traži pribežište u ovom predlogu rešenja. Sposobnost preživljavanja klica života u svemiru ispitivana je eksperimentalno na bakterijama. Rezultati Dozea i Klajna (DOSE & KLEINE) pokazuju da se ćelije zračenjem bogatim energijom teško oštećuju. Time su boravku u svemiru date vremenski uske granice, a time i ograničene razdaljine koje bi se mogle preći.

8.10. Zaključci

1. Od prvog Milerovog objavljivanja razmišljanja (1953), o pitanju nastanka života eksperimentalno su ispitivane najrazličitije teorije prebiotičke hemije. Dobijeni podaci iz toga stoje u suprotnosti sa do sada predloženim modelima i zahtevaju njihovu modifikaciju ili odbacivanje.

2. Pojedinačne hipotetičke etape prebiotičke evolucije, kao na primer sinteza pojedinih amino-kiselina ili drugih smatranih esencijalnih molekula do sada stoje sasvim izolovane jedna od druge.

Prekoračenje granice:

Aktuelni bilans rezultata prebiotičke hemije

De Duve (1997) opisuje probleme čisto materijalističkog objašnjenja nastanka života sledećim rečima: »Još uvek je enormno naše nepoznavanje uslova na prebiotičkoj Zemlji. To pokazuju u prošlosti i sadašnjosti mnogi različiti predlozi o nastanku života. Naročito, što se tiče koncentracije jedinjenja, a ni tačno poznavanje globalnih geohemijskih uslova nije dovoljno za stvarnu ocenu. To što još uvek nedostaje je informacija o broju lokalnih faktora, kao na primer vrsta specijalne sredine u kojoj su se dogodile rane prebiotičke sinteze, brzine reakcija sinteze različitih jedinjenja, stepen u kome su moguća prelazna jedinjenja bila sakrivena ili na drugi način zaštićena od uništavajućih procesa, itd. Ako ne polazimo od ideje o posebnom stvaranju živih bića, moramo prihvatiti, da su lokalni uslovi tamo gde je počeo život, bili takvi, da su se svi navedeni problemi mogli prevazići.«

Produkti koji u maloj količini, pored velikih količina nečistoća, nastaju u eksperimentu, u sledećim eksperimentima postavljeni su u laboratorijski prečišćenom obliku kao polazne supstance. Pri tome nema prihvatljivih objašnjenja često neophodnih procesa koncentrovanja i prečišćavanja na ranijoj Zemlji.

3. Kako sa teoretskog tako i sa eksperimentalnog stanovišta materijalistički modeli, koji pretenduju

da rasvetle mogućnosti nastanka života, veoma su nezadovoljavajući.

4. Izjava koju je formulisao Paster, *omne vivum ex vivo* do sada je u potpunoj saglasnosti sa svim eksperimentalnim podacima prebiotičke hemije. Do danas se nije moglo pokazati, da su ovde prve ćelije iznimka i da su nastale od nežive materije. Da li će buduća istraživanja naći put za tu do sada bezuspešno traženu iznimku, pokazaće vreme.

9. Sličnosti155

9.1. Uporedna morfologija i anatomija155

- 9.1.1. Homologija i analogija156
- 9.1.2. Sličnosti na osnovu zajedničkog porekla157
- 9.1.3. Sličnosti na osnovu sličnih funkcija158
- 9.1.4. Teškoće određivanja evolutivne homologije160
- 9.1.5. Zaključci163

9.2. Istraživanje ponašanja164

Ponašanje čoveka i životinje

9.3. Biohemija i molekularna biologija164

»Univerzalni« genetički kod nije univerzalan • Sličnosti na biohemijskom nivou • Konstrukcija molekularnih evolutivnih stabala • »Pogrešna« i »tačna« proteinska evolutivna stabla •

Molekularni časovnici evolucije? • Zaključci

9.4. Endosimbionitska hipoteza170

9.5. »Istorijski ostaci« kod današnjih živih organizama172

9.5.1. Rudimentarni organi172
Teološki argumenti u evolutivnoj biologiji • Rudimentacija kao degenerativna mikroevolucija • Rudimentarni organi koji se ne mogu tumačiti mikroevolucijom • Nepostojanje funkcije teško je dokazati • Primeri • Višestruka funkcionalnost kod »rudimentarnih« organa • Rudimentarni organi kod ljudi • Sličnost kao argument za utvrđivanje rudimentata? Delimičan gubitak funkcija?

9.5.2. Atavizmi176

9.5.3. Zaključci177

9.6. Parazitologija177

10. Embriologija i istorija179

10.1. Šta je ontogeneza?180

10.2. Značaj embriologije za početak nauke o poreklu181

10.3. Hekelovo shvatanje ontogeneze-biogenetski zakon182

- 10.3.1. Ernst Hekel – prirodnjak i filozof182
- 10.3.2. Osnove Hekelovog biogenetskog razmišljanja182
- 10.3.3. Zaključci184

10.4. Kritika biogenetskog zakona184

- 10.4.1. Kritika kauzalnih izjava185
- 10.4.2. Kritika deskriptivnih izjava186
- 10.4.3. Današnja vrednost biogenetskog zakona u istraživanju evolucije188

10.4.4. Zaključci189

10.5. Rekapitulacije u ljudskoj ontogenezi?190

- 10.5.1. »Škržni lukovi«190
- 10.5.2. Teorija Rajharta i Gaupa193
- 10.5.3. Rep«194
- 10.5.4. »Plovne kožice«196
- 10.5.5. Mišići uha196
- 10.5.6. »Krzno«197
- 10.5.7. »Žumančana kesa«197
- 10.5.8. »Refleksija«197
- 10.5.9. Zaključci198

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju • Biogenetsko pravilo i pitanje abortusa

10.6. Zaključci198

11. Biogeografija200

11.1. Uvod200

11.2. Darvinove zebe – primer201

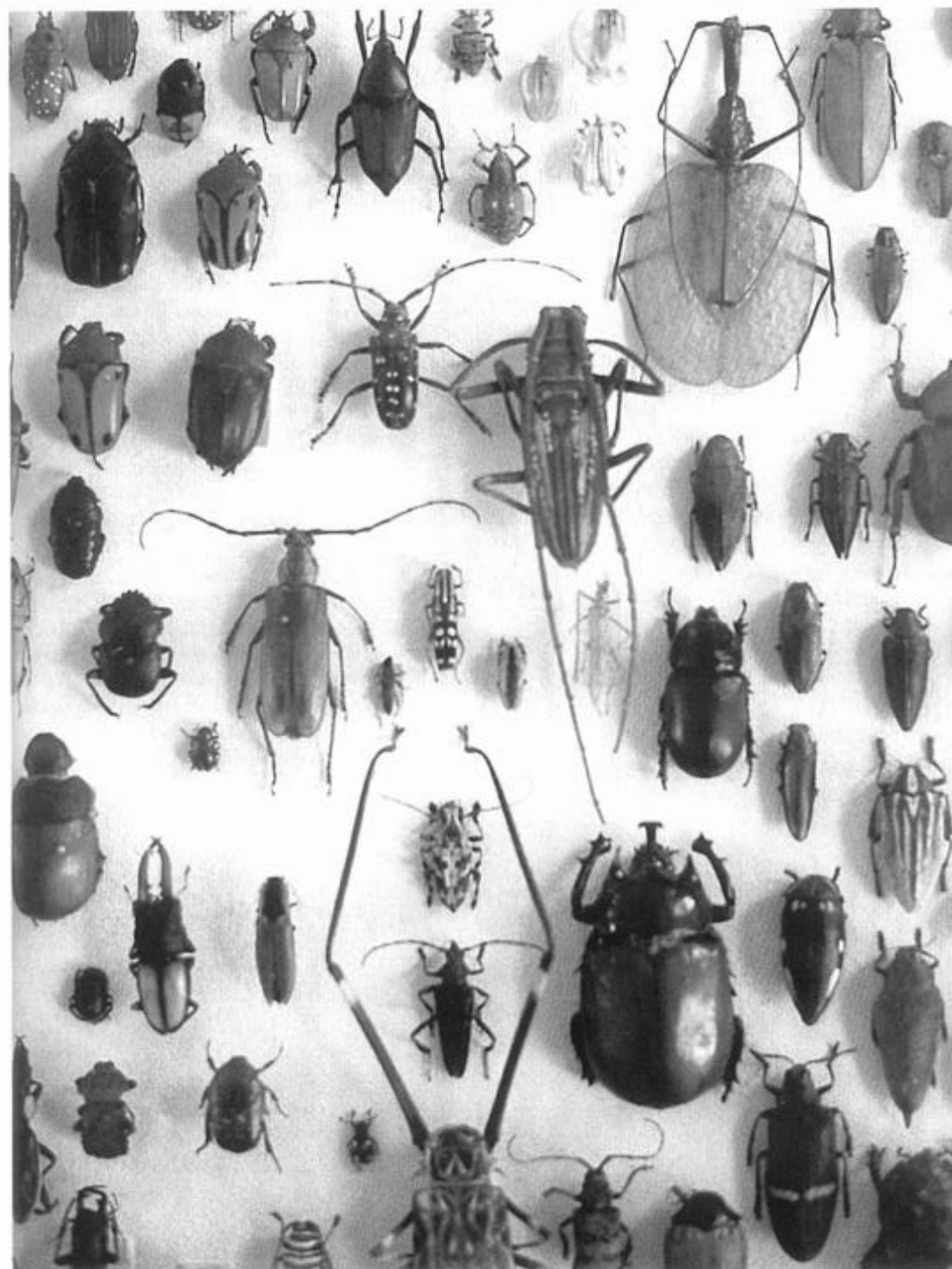
11.3. Promene na velikoj teritoriji u modelu evolucije202

11.4. Problemi tumačenja u modelu evolucije203

11.5. Zaključci204

Istorijsko istraživanje evolucije: Uporedna biologija

Deo
V



Državni prirodjački muzej, Karlsruhe

Zadaci istorijskog istraživanja evolucije

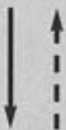
Kao što je u II.4. već rečeno, **istorijsko istraživanje evolucije** bavi se istorijskim aspektom pretpostavljene evolucije (uporedi I.1.2). U okviru modela evolucije:

- traži argumente u prilog makroevoluciji,
- pokušava, da rekonstruiše puteve razvoja pretpostavljenih evolutivnih linija.

Dokazi?

Često izbegavamo da govorimo o »dokazima«. Razlog za to je u principima naučne metode saznanja koje su objašnjene u I.1: Istraživanje porekla živih bića ne može da pruži najpotpunije dokaze, već u najboljem slučaju samo daje manje ili više verovatne argumente. Ispitivati vidove *davnog* života znači, baviti se istorijskom naukom, koja pokušava da trenutke (trenutne snimke fosilnog zapisa) iz

- | | |
|-------------------------|------------------|
| • Taksonomija | • Biohemija |
| • Morfologija | • Paleobiologija |
| • Anatomija | • Biogeografija |
| • Fiziologija | • Ekologija |
| • Biologija ćelije | • Etologija |
| • Genetika | |
| • Molekularna biologija | |



MODEL POSTANKA

Najvažnije biološke discipline, iz kojih se mogu uzeti argumenti za razmatranje istorije živih bića. Isprekidana strelica podseća na činjenicu da pretpostavka o nastanku života utiče na tumačenje nalaza i izbor eksperimentata.

prošlosti poveže u jedan tok (uporedi: I.1.2). Takvih trenutaka zapisanih u obliku fosila ima mnogo. Fosili su jedini neposredni dokumenti u prilog životu iz *prošlosti*. Njima su posvećena poglavlja VI.12-14. Svi drugi argumenti potiču iz *sadašnjosti* i polaze od istraživanja danas živih organizama. Kao najvažnija indicija makroevolucije često se navodi međusobna sličnost živih bića. Sličnost je prisutna na svim nivoima bioloških struktura: od morfološkog do molekularnog nivoa, od biologije ponašanja do biohemije (V.9). Sledeći navedeni argumenti u prilog evoluciji su podaci o rasprostranjenosti vrsta (biogeografija: V.11) i podaci prikupljeni proučavanjem individualnog razvoja organizama (uporedna embriologija: V.10). Interpretacija činjenica iz ovih disciplina može se vrlo uspešno uklopiti u različite modele postanka (→ VII.17). Zato same činjenice nisu nužni dokazi u prilog tačnosti teorijskog koncepta kroz koji ih tumačimo.

Jednostavnosti radi u daljem tekstu pojam »evolucija« upotrebljen je u smislu »sveobuhvatne makroevolucije ili totalnog transformizma« svih organizama kao što je to definisano u I.1.3. U II.4.3. je pokazano da je opravdano praviti razliku između mikro- i makroevolucije.

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

U okviru nauke o stvaranju (→ VII.17) takođe se mogu formulisati pitanja koja bi se mogla ispitati i dokazivati.

- Postoje li u prirodi indicije koje ukazuju na promišljeno stvaranje (»Signali dizajna«)? Po čemu se mogu prepoznati?
- Koje se promene u životu bića mogu rekonstruisati od trenutka stvaranja do danas? (Model stvaranja uključuje mikroevolutivne promene organizama; uporedi: II.3.4-7).

9. Sličnosti

Nalazi uporedne biologije važe za veoma značajne argumente u prilog evoluciji. Uporedna biologija analizira sličnosti u spoljašnjoj građi (morfologija), u unutrašnjoj građi (anatomija), u razmeni materija (biohemija) ili u naslednom materijalu (genetika). Osim toga mnogobrojni organi i strukture na osnovu nedostataka u svom načinu funkcionisanja treba da potvrde evoluciju (rudimentarni organi). Kakve zaključke dozvoljavaju objektivni podaci prikupljeni iz ovih naučnih oblasti?

Rezultati uporednih studija građe danas postojećih organizama smatraju se za najvažnije argumente u prilog evoluciji. Svaki objektivni posmatrač lako će uočiti sledeću činjenicu: *Između živih bića postoje duboke sličnosti.*

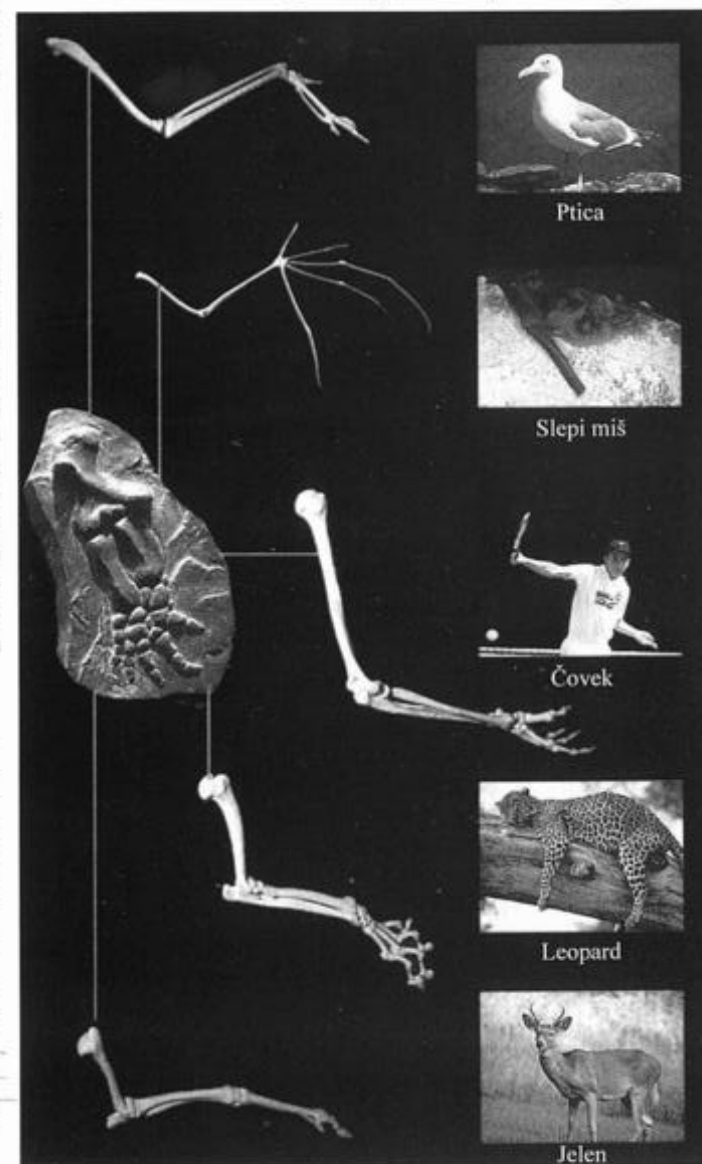
Sličnosti postoje na svim nivoima organizacije živih bića. Pozabavimo se najpre sličnostima na morfološkom i anatomskom nivou.

9.1. Uporedna morfologija i anatomija

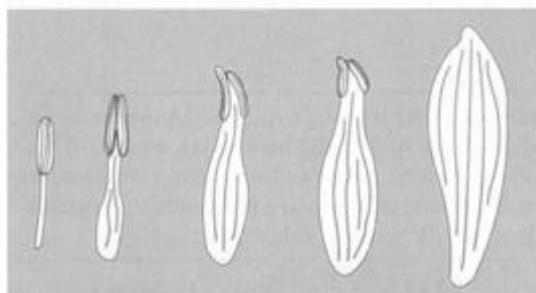
Izgledom i gradom životinjskih i biljnih organizama bave se uporedna morfologija i anatomija. Na ovom nivou organizacije odmah padaju u oči mnoge sličnosti; na primer: sličnost građe ekstremiteta i čulnih organa kod kičmenjaka, osnovni plan građe tela kod insekata (trodelno telo i tri para nogu, komentar autora), građa cvetova kod skrivenosemenica i mnoge druge sličnosti. Anatomsko istraživanje otkriva spolja nevidljive sličnosti: tako u građi kostiju međusobno liče grudna peraja riba, prednji ekstremiteti kopnenih

kičmenjaka i krila ptica (slika 9.1). Međusobno su slični i raspored mišića, nerava i krvnih sudova ili građa unutrašnjih organa različitih kičmenjaka.

Sledeća izvođenja važe za sličnosti na svim nivoima organizacije; u datim primerima ograničava-



Slika 9.1. Klasičan primer homologne strukture prema kriterijumu položaja: U pitanju je građa kostiju prednjih ekstremiteta kopnenih kičmenjaka. Polazna struktura je prema ideji evolucije prednji ekstremitet jednog izumrlog vodozemca. U daljoj evoluciji kičmenjaka zadata osnovna muštra, uprkos različitim funkcijama, može se samo delimično izmeniti, ali ne i nanovo konstruisati. Kritičari ovog tumačenja ukazuju na to, da su sličnosti ekstremiteta objašnjive i tehničkim zahtevima konstrukcije, a ne nužno pozivanjem na evoluciju (Vestfalski prirodjački muzej, Münster).



mo se pre svega na anatomsko-morfološko područje, jer je ono najočiglednije.

9.1.1. Homologija i analogija

U biologiji razlikujemo dva tipa sličnosti: **homologije** i **analogije**. Za pojam homologije postoje različite definicije. Postoje *analitičke*, *opisne* i *istorijske* definicije. Tako Dil (DIEHL; 1980, S. 24) definiše homologije **analitički**:

»Homologija je ekvivalentna struktura u planu građe različitih živih bića.«

»Homologije« se prema ovome razumeju kao »podudaranje u planu građe različitih organizama«. Homologne strukture proglašavaju se na osnovu istih planova građe, pri čemu poreklo ovih planova građe ovde ne igra ulogu. Homologija pri tome može da znači:

- Posmatrane strukture imaju uporediva mesta u sistemu sklopa različitih organizama (»kriterijum homologije položaja«); prema tome grudna peraja riba, prednji ekstremiteti kopnenih kičmenjaka i krila ptica su homologni (uporedi: slika 9.1).



Slika 9.3. Primer homolognih struktura
A. Krljušt kože ajkule
B. Očnjak čoveka.
(prema BAYRHUBER & KULL 1995).

Slika 9.2. Kriterijum homologije na osnovu kontinuiteta na primeru prelaza od prašnika (levo normalni prašnik) do latica (desno normalna latica; između prašnika i nje prelazni oblici). Raspored prašnika kod belog lokvanja (*Nymphaea alba*). Prelaz od latica u prašnike može se pratiti u cvetovima od spoljašnosti prema unutrašnjosti. (prema OSCHKE 1972).

- Da se strukture u svojoj građi uveliko poklapaju, iako u organizmu imaju različit položaj (»kriterijum specifičnog kvaliteta«); prema tome krljušti u koži ajkula su na primer homologne sa zubima sisara (slika 9.3). Suprotan primer: prema ovom kriterijumu dlake sisara i perje ptica moraju se smatrati nehomolognim. Uz pomoć ovog kriterijuma biolozi pokušavaju da homologiziraju i specifične organe (na primer kod fosila).

Čak i ako ne primenimo ove kriterijume, homologija struktura može se naslutiti, ako postoje međublici, koji su sa svoje strane homologni sa posmatranim strukturama (»Kriterijum kontinuiteta«). Shodno tome krvotok kod različitih kičmenjaka je homologan: doduše, krvotok riba je sličan krvotoku sisara samo u neznatnom obimu, ali je veoma sličan krvotoku amfibijsa, amfibijski krvotok je opet sličan krvotoku gmizavaca, a njihov krvotok sličan je krvotoku sisara. Na osnovu tog niza izveden je zaključak da je krvotok riba i sisara homologan. Drugi primer predstavljen je na slici 9.2.

I **ontogeneza** (individualni razvoj od oplodnog jajeta) može dati informacije o homologijama, ali u tom slučaju postoje velike teškoće (→ V.9.1.4; V.10, naročito V.10.5.2).

Često se homologija nekih struktura može utvrditi prema sva tri kriterijuma.

Istorijska definicija pojma homologije sadrži tumačenje porekla. Zoološki rečnik (Hentschel & Wagner 1986, S. 319) daje definiciju u tom smislu:

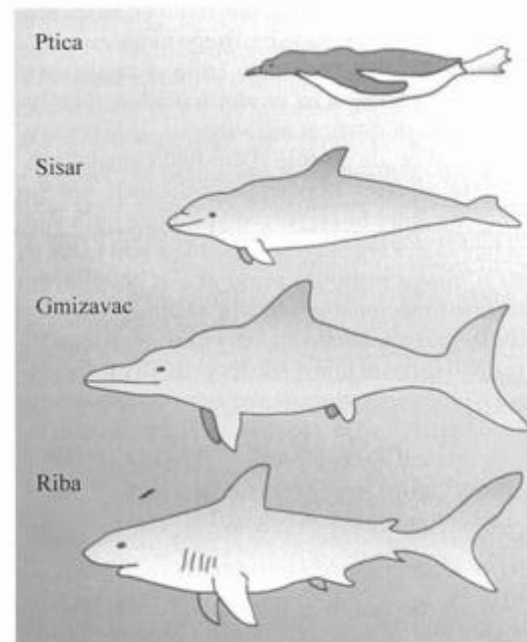
»Homologni organi su organi sa istim evolutivnim poreklom.«

Međutim, u ovoj definiciji ostaje otvoreno pitanje, kako se mogu utvrditi homologije? Empirijski nije moguće ispitati *kako* nastaju homologije, već je prihvaćen hipotetički, kao što će to u daljem tekstu biti opširnije objašnjeno (empirijski pristup utvrđivanju homologije moguć je samo u okviru osnovnih tipova, dakle kod organizama koji se mogu ukrštati).

Homologne strukture su po pravilu očigledno slične; ima međutim slučajeva, kod kojih nije tako i u kojima se može primeniti samo kriterijum položaja. Obrnuta pojava je isto moguća: da uprkos očiglednoj slično-



Slika 9.4. Analogija na primeru trna izdanka, trna lista i bodlje koja se razvija na stablu. Funkcija je uvek ista, građa, međutim, različita: trnje izdanaka je modifikacija celih izdanaka (na primer: trnjina), Trn lista se razvija iz delova ili celih listova (primer: divlji šimšir), bodlje se razvijaju iz delova epidermisa, odnosno iz parenhima kore. Drvenasto tkivo označeno je tamnosmeđom bojom. (prema: BAUER 1981).



Slika 9.5. Analogija kao podudaranje oblika tela na primeru hidrodinamičke forme (oblik torpeda) kod pingvina, delfina, izumrlog gmizavca ihtiosaure i ajkule (od gore na dole; prema WUKETITS 1989)

sti nema homologije. Ovo može biti slučaj, ako različite strukture sa različitim planom građe imaju istu funkciju. U ovakvim slučajevima govori se o **analogijama**. Na primer, noge za kopanje kod krtice i roveca međusobno liče, ali imaju sasvim različitu građu (plan građe): ove strukture su dakle analogne. Isto tako krila insekata i ptica su analogne strukture. Drugi primeri su prikazani na slikama 9.4 i 9.5.

Pojam analogije može se definisati analitički odnosno opisno i istorijski. Istorijska definicija sadrži opet istorijsko tumačenje srodstva: analogije su u pitanju ako se posmatrane sličnosti ne mogu smatrati posledicom srodstva i nasledom od zajedni-

kih predaka. Teorija evolucije interpretira analogne sličnosti kao posledicu *konvergentnog* razvoja (uporedi: slika 9.6).

9.1.2. Sličnosti na osnovu zajedničkog porekla

Analizirajmo najpre homologne sličnosti. Homologija ima izuzetno mnogo. Prema tome njihovo postojanje ne može se zasnivati na slučajnosti. Štaviše, verovatno je u pitanju pravilo koje ima zajednički uzrok. U čemu se sastoji ovaj uzrok? Teorija evolucije

tvrdi da je opšti uzrok homologija u »činjenici« da sva bića potiču od jednog ili malog broja zajedničkih predaka. Po teoriji evolucije homolognim organizmima odgovaraju homologno nasledeni geni. To znači: različiti osnovni tipovi sa homolognim svojstvima imaju zajedničke pretke, koji su već raspolagali ovim svojstvima. Postupno smanjenje sličnosti tumači se kao rezultat postepenog razvoja (evolucije) u različitim pravcima.

Homologije kao dokazi evolucije?

Postojanje mnogobrojnih homologija smatra se najvažnijim dokazom istinitosti nauke o evoluciji. Dil (DIEHL; 1980, s. 12) piše: »Uporedna morfologija ne daje jedan 'dokaz' među mnogima u prilog teoriji evolucije. Ona predstavlja *ključnu metodu*, koja se kod filogenetskih ispitivanja primenjuje na fosile, danas postojeće organizme i embrionalni razvoj. Ona ... gradi ... temelj svih naših saznanja o toku istorije različitih taksona.«

Ovoj tvrdnji mogu se postaviti primedbe. Zajedničko poreklo deduktivno je moguće smatrati uzrokom sličnosti, ali to nije obavezno. Put činjenica je obrnuti put – od podataka (sličnosti), do tumačenja (zajednički preci kao uzrok te sličnosti), a taj zaključak kao što smo istakli ne proizilazi obavezno iz zapažene sličnosti. Posvetimo ovom pitanju više pažnje:

Zajedničko poreklo očigledno može imati sličnost kao posledicu, jer je ova veza u mikroevo-

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

U ovom poglavlju je izloženo, kako sličnosti mogu biti tumačene u okviru teorije o evoluciji i koji problemi se tom prilikom javljaju. Sa druge strane sličnosti se mogu tumačiti i u okviru nauke o stvaranju. To je izloženo u VII.17.4.



Slika 9.6. Pojmovi »homologija« i »analogija« mogu biti opisni (deskriptivni) ili istorijski. Postanak homologija i analogija nije predmet empirijskog istraživanja. Empirija može da obuhvati samo deskriptivni aspekt.

tivnom području empirijski potvrđena: nasleđivanjem se prenose osobine na potomke, i tako nastaju sličnosti. Međutim, obrnut slučaj nije obavezan. Na primer, naročite sličnosti dva čoveka ne moraju biti prouzrokovane bliskim srodstvom; može se raditi i o slučajnim sličnostima, kao što to pokazuje fenomen »dvojnika«. Razjašnjenje, da li se sličnost zasniva na zajedničkom poreklu, u ovom slučaju mogu dati samo lične informacije ili informacije iz matične knjige, ali ne i sama sličnost kao takva. Takvih neposrednih dokaza srodstva kao uzroka sličnosti ima samo u uskom području mikroevolucije, u kome eksperimentalno mogu biti ispitani procesi nasleđivanja i njihovi rezultati. U sličnosti između ljudi i životinja ili uopšte između različitih

Kako je nastao pojam homologija?

Pojam homologija definisan je već 1843. (Dakle pre Darvinove teorije!) od strane anatoma Ričarda Ovena (Richard OWEN) koji ju je jasno razgraničio od analogije. Do tada su oba pojma korišćena bez jasnog razlikovanja. Owen je shvatio homologiju kao deo božanskog plana stvaranja. Značajno je i to, da je ranije navedena homologija između viličnog zgloba gmizavaca i amfibija i slušnih košćica sisara utvrđena već 1838. od strane Rajhertha (REICHERT). Utvrđivanje (analitički definisanih) homologija bilo je tada, a i danas, nezavisno od predstava o njihovom poreklu (evolucija ili stvaranje).



osnovnih tipova (→ II.3) ovo više nije slučaj. Ako se sličnosti između različitih osnovnih tipova, koji nisu povezani ukrštanjem, takođe objašnjavaju poreklom, onda je to ekstrapolacija empirijski dostupnog mikroevolutivnog područja na makroevoluciju. Na ovoj ekstrapolaciji zasniva se celokupni aparat »dokazivanja« makroevolucije; to, međutim, uopšte ne mora biti tačno, jer sličnosti mogu imati i druge uzroke osim porekla. O tome će u daljem tekstu biti govora.

9.1.3. Sličnosti na osnovu sličnih funkcija

Poređenje živih bića ili njihovih delova (od nivoa sistema organa do nivoa makromolekula) sa tehničkim uređajima pruža jedno drugo tumačenje sličnosti: i u tehničkom području često se mogu utvrditi duboke sličnosti, na primer u građi automobila, hladnjaka ili fotoaparata. Sličnosti slede pre svega iz činjenice, da postoje slični funkcionalni zahtevi. Traženi uzrok za postojanje sličnosti, kao što vidimo, ne mora biti srodstvo već može biti i sličnost funkcija. Živa bića, bez obzira na koji način su nastala, mogu postojati samo ako zadovoljavaju određene funkcionalne zahteve. Dakle, postojanje sličnosti može se očekivati već i na osnovu toga što su različiti osnovni tipovi izloženi više ili manje sličnim životnim uslovima. Kako su ove sličnosti nastale, empirijski se ne može neposredno ispitati, jer proces nastanka leži u prošlosti. Ovo će biti objašnjeno na klasičnom primeru tumačenja sličnosti kostiju ekstremiteta kod kičmenjaka.

Kostur ekstremiteta kičmenjaka

Već smo pomenuli kosti ekstremiteta kičmenjaka kao često navodeni primer tumačenja uzroka sličnosti nastalih evolucijom i postojanjem zajedničkih predaka (slika 9.1). Promena od ribljeg peraja do ekstremiteta sisara naravno nije direktno posmatrana, dakle ne predstavlja empirijski nalaz (→ I.1.1). Empirijski je potvrđena samo *sadašnja* sličnost, ali ne i njen *nastanak* (o fosilima → VI.13.3). Da li mogu biti navedene empirijske činjenice, koje nedvosmisleno ukazuju na zajedničko evolutivno poreklo ekstremiteta kičmenjaka i tako predstavljaju nezavisnu potvrdu evolucije?

Evolucionisti brane svoj stav o zajedničkom poreklu, tvrdnjom da su sličnosti kostiju ekstremiteta kopnenih kičmenjaka veće nego što je to na osnovu same funkcije potrebno. Zbog čega je plan građe kostiju krtice koja kopa isti kao i kod konja koji može da galopira ili kod slepog miša koji je letač (slika 9.1)? Kako to, da je uprkos različitim funkcijama plan građe jedinstven? Odgovor evolucionisti-

sta: Osnovni plan građe kostura ekstremiteta posle prvobitnog nastanka više se nije mogao iz temelja promeniti; mogao je samo da se prepravlja, pa su zbog toga sličnosti veće nego što to zahtevaju funkcionalni razlozi.

Međutim, ova argumentacija, iako zvuči logično, nije naučno zasnovana – kako se empirijski može dokazati, da date konstrukcije (krila slepog miša, stopalo konja, noga za kopanje kod krtice) pokazuju više sličnosti nego što je to funkcionalno potrebno? PETERS (D.S. PETERS; 1993) navodi da građa ekstremiteta kod svih kičmenjaka optimalno odgovara funkciji i iz toga zaključuje da sličnost ovih struktura sama za sebe ne predstavlja argument u prilog evoluciji. Nije poznata neka alternativa koja bolje funkcioniše u sklopu kostiju ekstremiteta kičmenjaka, pa ne možemo tvrditi da je međusobna sličnost veća nego što to zahteva funkcija.

Nameće se zaključak, da međusobne sličnosti između živih bića u potpunosti mogu biti objašnjene funkcionalnim zahtevima, iako to pojedinačno nije dokazano. Sa druge strane empirijski *dokaz* da neke sličnosti *nisu* određene funkcijom i da se zato mogu objasniti samo zajedničkim poreklom, takođe nije dat.

Krvotok kičmenjaka

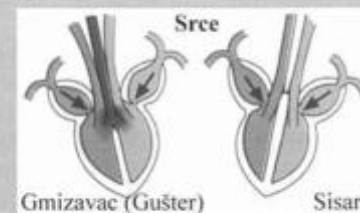
Kao klasičan primer homologije, često se navodi uporedna analiza srca različitih kičmenjaka. Bitan argument za evolucionističko tumačenje je činjenica da je moguće odrediti tendenciju porasta nivoa složenosti srca, ako se predstavnici poredaju u pretpostavljeni evolutivni niz od riba, preko vodozemaca i gmizavaca do ptica i sisara.

Snaga ove argumentacije pojačana je paleontološkim aspektom, jer preinačenje plana srčane građe otprilike odgovara redosledu vremenskog pojavljivanja pojedinih klasa kičmenjaka u toku istorije Zemlje. Međutim, za teoriju evolucije je zabrinjavajuće, da se o usavršavanju srca može govoriti samo u smislu većeg utroška materijala i energije. Energija koju za rad srca potrebuje sisar, ribi nije potrebna. Za jednu ribu povišeni utrošak bio bi sasvim neekono-

mičan. Očigledno je da su ribe sa svojim »primitivnim« srcem prilagođene svojoj životnoj sredini; kada to ne bi bile, ne bi mogle ni da prežive. Za ribu je riblje jednokomorno i jedno-pretkomorno srce isto tako savršeno kao i za sisara dvokomorno i dvopretkomorno srce. Iz samog upoređivanja anatomije ne može se ustanoviti razvoj, već samo optimalna prilagođenost načinu života i funkcionisanju celog organizma. Slična argumentacija važi i za druge organe ili organske sisteme. (Sada bi mogla biti postavljena primedba da u morima žive i morski sisari koji se nisu vratili na jednostavniju građu »ribolikog« srca, ali njihovo srce odgovara visokim energetskim zahtevima celokupnog sisarskog plana građe, bilo da su u vodi ili na kopnu, komentar prevodioca.)

Postoji još jedan razlog zbog koga se iz činjenice o sličnosti ne može izvesti zaključak o zajedničkom poreklu. Da bismo ga objasnili, vratimo se još jednom na primer kostiju ekstremiteta kičmenjaka. Sličnost ovog sklopa kod kičmenjaka (slika 9.1) se, kao što je pokazano, teorijom evolucije tumači jednokratnim formiranjem skeleta ribljeg peraja, a zatim njegovim različitim evolutivnim preinačavanjem. Međutim, ne može biti isključeno (i odnedavno se o tome diskutuje), da različite grupe kopnenih kičmenjaka višestruko nezavisno jedne od drugih, u različitim linijama vode poreklo od riba i pri tome su u više navrata nezavisno stekle osnovni plan građe kostiju kopnenih ekstremiteta (konvergenca, vidi dole). Time, međutim, (opisna) homologna sličnost ovog plana građe više ne ukazuje na egzistenciju jednog zajedničkog pretka, već se svodi samo na funkcionalne razloge. U VII. 17.4. biće dalje praćen ovaj argumenat.

Možemo zaključiti: Na osnovu sličnosti pitanje o poreklu tih sličnosti ne može biti rešeno. U razjašnjenju ovog pitanja odlučujuću važnost imaju istorijske činjenice (kojima se bavi paleontologija, → VI. 12.-14) i otkrivanje mehanizama evolucije (→ delovi III. i IV).



Konstrukcija i snaga srca kod gmizavaca (bez potpunog pregradnog zida između srčanih komora) optimalno odgovara funkcionalnim zahtevima ovih slabo pokretljivih životinja hladne krvi. U poređenju sa sisarima i pticama, koji pokazuju mnogostruko veću potrebu za kiseonikom i energijom, kod gmizavaca nije potrebno intenzivno snabdevanje srčanog mišića kiseonikom. Količina kiseonika u mešanoj komornoj krvi kod gmizavaca, koja je zbog otvorene veze između komora u celom srcu skoro konstantna, dovoljna je, da putem difuzije »hrani« mišićno tkivo. Sisari i ptice kod kojih su komore potpuno pregrađene, imaju posebne srčane krvne sudove koji snabdevaju srčani mišić arterijskom krvlju bogatom kiseonikom. Biološka realnost usklađenosti građe i funkcije protivreči evolucionističkoj tvrdnji, da je srce gmizavaca primitivnije od srca sisara.

Opisane primedbe važe i primenljive su u svim nivoima homolognih sličnosti, bilo da je u pitanju morfološki, etološki (→ V 9.2), genetski, ontogenetski (→ V 10) ili biohemijski (→ V 9.3) nivo.

Dosadašnjim izlaganjima homologija je kao dokaz u prilog evoluciji dovedena u pitanje. U nastavku će biti navedene činjenice, koje evolucionističko tumačenje sličnosti dodatno otežavaju ili ga čak u potpunosti diskredituju.

9.1.4. Teškoće određivanja evolutivne homologije

Homologe strukture iz nehomolognih začetaka organa

Sa evolucionističke pozicije je rečeno, da homologni organi ne pokazuju sličnosti samo u odraslom stanju, već i da nastaju iz identičnih delova embriona. Međutim, u tom pogledu ima dosta izuzetaka. U mnogim slučajevima se nesporno homologne strukture kod organizama koji se smatraju evolutivno srodnima, formiraju iz različitih embrionalnih začetaka (slika 9.7). Kao primer može se navesti jednjak kičmenjaka: kod ajkula se formira iz krova embrionalne crevne duplje, kod beznogih vodozemaca i vodenjaka iz dna, kod žaba iz krova i dna, a kod gmizavaca i ptica iz najnižeg sloja klice, koja pliva na žumancu.

Dalje, ispostavilo se, da nije moguće sigurno povezivanje neke pojedinačne, veoma rano nastale embrionalne strukture sa pojedinačnim adultnim obeležjem. Utvrđivanje kada je neka struktura u toku ontogeneze uporediva sa odraslim stadijumom a kada ne, objektivno nije moguće, jer je to stvar procene. U toku embrionalnog razvoja često nastupaju značajni morfološki pokreti različitih tkiva, za-

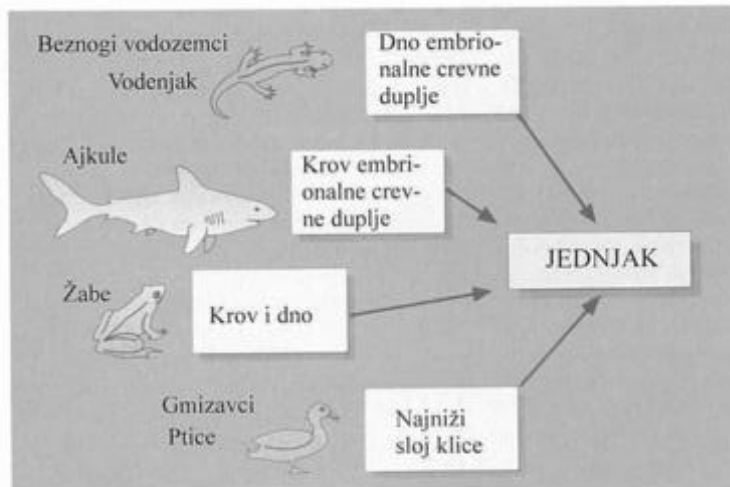
tim migracije ćelija i fuzija različitih tkiva, a organi su često sačinjeni od struktura složenog porekla, tako da je vrlo teško reći nešto o poreklu organa na osnovu njegovog embrionalnog razvoja. Uzmimo za primer razvoj srednjeg uha kod sisara (→ V 10.5.2). Ono nastaje od različitih tkiva i ako bi se homologni odnosi izvodili uzimanjem u obzir svih tih tkiva u smislu evolutivnog porekla srednjeg uha, došli bismo do paradoksa da je jedno uho nastalo na nekoliko načina. Postoje i obrnuti primeri koji ukazuju da od jednog tkiva nastaje više organa: Iz prvog embrionalnog luka ždrela kod čoveka nastaju kosti gornje i donje vilice, mišići za žvakanje kao i delovi jezika, zuba, ušne školjke i nepca. Broj homologija koje na osnovu toga treba izvesti, tako je veliki, da je nemoguće jasno razjašnjenje ontogenetske i evolutivne (filogenetske) povezanosti (detaljnije u V 10).

Drugi problem sa kojim se na ovom polju susreće teorija evolucije je činjenica, da često postoje sličnosti i među organizmima kod kojih je mogućnost homologije u potpunosti isključena. Tako dolazimo do pojma konvergenije, kovanice kojom su evolucionisti pokušali da nađu izlaz iz neprijatne situacije u kojoj su im ponestala objašnjenja.

Konvergenција

Kao konvergentne označene su slične strukture kod organizama za koje se smatra da u istorijskom smislu nisu srodni (uporedi slike: 9.4 i 9.5). Možemo to i jednostavnije formulisati: Konvergentne osobine su one sličnosti koje se ne mogu izvesti iz zajedničkog porekla. (Sam izraz konvergenција znači »približavanje« nekih objekata koji su pre toga bili udaljeni, komentar prevodioca.) Radi se o istorijskoj interpretaciji analogije (vidi gore). U mnogim slučajevima sličnosti tumačene teorijom evolucije kao analogne pokazuju tako veliku meru podudarnosti, da bi se prema analitičkim kriterijumima (vidi gore) isto tako dobro mogle vrednovati kao homologne. Zbog toga jasno razlikovanje homologije i konvergenije nije uvek moguće u praksi.

Slika 9.7. Problemi sa argumentom homologije u modelu evolucije: Iz različitih embrionalnih regiona nastaju kod različitih vrsta homologni organi.

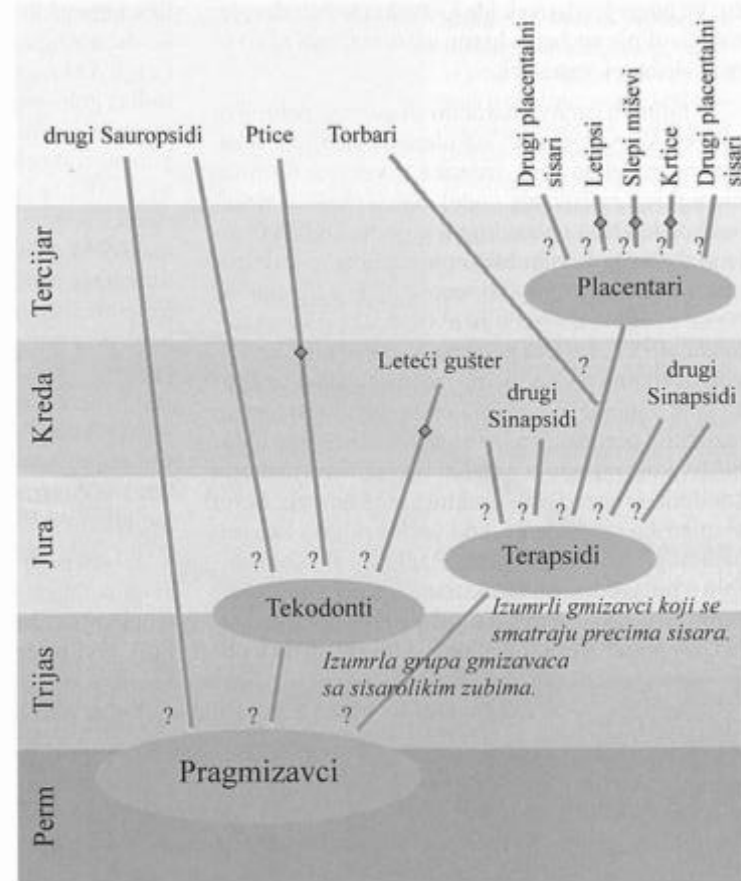


Slika 9.8. Pojednostavljeno prikazan rodoslov sa položajem grupa organizama, koji imaju kičmu, grudne kosti, grupe obeležene znakom (*). Homologe strukture srećemo kod ptica, letećih guštera, letipasa, slepih miševa i krtica. Uprkos morfološki obrazloženoj homologiji u modelu evolucije ove strukture moramo smatrati konvergencijama, jer postoji pretpostavka da su hipotetički zajednički preci bili nespecijalizovani kopneni organizmi, odnosno nisu posedovali kičmu i grudne kosti.

Na primer *nikotin* i *kofein* postoje u najrazličitijim grupama biljaka koje nisu bliže srodne; odnosno prema mnogim drugim obeležjima dotične grupe biljaka su taksonomski vrlo udaljene jedna od druge. Zato se višestruko nezavisno nastajanje istih hemijskih jedinjenja kod različitih biljaka smatra kao mnogo verovatnije (konvergenција), nego njihovo jednokratno nastajanje (homologije), jer bi inače morale biti prihvaćene i mnogobrojne konvergencije u drugim obeležjima. To znači: Odluka o tome da li je u pitanju konvergenција ili homologija postaje moguća tek onda, »kada se i druga obeležja obuhvate poređenjima«. (SUDHAUS & REHFELD 1992, s. 88) To jest, najpre se mora znati, kakva je evolutivna povezanost, pre odluke da se sličnost proglaši konvergencijom ili homologijom. Tako se gubi primenljivost ovih pojmova prilikom dokazivanja evolucije i dospeva u začarani krug u kome činjenicu dokazujete onim što želite da dokažete. Problem utvrđivanja karaktera sličnosti, često je mnogo složeniji nego u gore izabranom primeru.

Konvergenција je široko rasprostranjen fenomen. Sledeći mali izbor treba da nam pruži predstavu o tome.

Tako u taksonomski udaljenim grupama ptica ima po morfološki veoma sličnih vrsta koje sišu nektar (kolibri u Južnoj Americi, nektarne ptice u Africi i medojedi u Australiji). Začudjuća je i sličnost mnogih tipova životnih formi torbara sa jedne strane i placentalnih sisara sa druge strane. Tako li-



če torbarski vuk, torbarska kuna, torbarski skočimiš, torbarska ročica, torbarska krtica, torbarski medvedić koala, torbarska leteća veverica i drugi torbari spolja po izgledu i imenu odgovarajućim životinjama sa placentom, da laik lako može da se prevvari, uprkos delimično različitoj »planu građe ove dve velike kategorije sisara«.

Mehurasto oko hobotnice po mnogo čemu liči na oko kičmenjaka (međutim, embrionalno nastaje na drugi način). Računa se da je oko tokom evolucije moralo da nezavisno nastane najmanje u 40 različitih grupa. Sposobnost homeotermije (održavanje stalne telesne temperature) postoji nezavisno kod ptica i sisara. Grudnu kost (zajedno sa odgovarajućom muskulaturom i ostalim tkivom) poseduju ptice, izumrla leteća gušteri, slepi miševi, letipasi, i krtice (slika 9.8). Teorijski gledano, sve ove grupe nisu direktno evolutivno povezane. Pneumatizovane (ispunjene vazduhom) kosti srećemo kod izumrlih letećih guštera i ptica. Dugi lepljivi jezik koji se može smotati, i služi za hvatanje mase sitnih insekata; slika 9.9. svojstven je mravojedu, ljuskavcu i detli-

ću; uz takav jezik uvek ide i »žvakači« želudac, jer ove životinje ne žvaću hranu u ustima; radi se o veoma složenoj aparaturi.

U biljnom carstvu naročito su poznati nebrojeni primeri konvergencije: sukulencija stabljike (ekstremno zadebljavanje izdanka u vezi sa formiranjem tkiva za čuvanje vode). Takve pojave srećemo kod kaktusa i niza drugih porodica biljaka, koje inače ne pokazuju bližu povezanost sa kaktusima. Šibljikaste grane skrivenosemenice *Casuarina* (vrste ovoga roda sreću se u Australiji, Novom Zelandu, Africi, Aziji) sa pršljenasto poredanim ljuskavim listovima podsećaju na izdanak rastavića. Biljke koje se hrane mesom nalaze se, takođe, u sasvim različitim porodicama. Isto važi za takozvane CAM biljke, koje poseduju naročiti tip razmene materija i delimično specifične strukture koje omogućavaju vremensko razdvajanje, kod većine biljaka istovremenih, procesa fotosinteze. Radi se u svakom slučaju o prilagođenosti na ekstremno suva staništa, pri čemu su CAM biljke u mogućnosti da noću primaju CO₂ potreban za fotosintezu koji skladište u ob-

liku organskih kiselina, tako da stomini otvori preko dana mogu ostati zatvoreni, jer štede vodu. Ovakva, CAM razmena materija dokazana je u više porodica golosemenica i kod nekih paprati. Čelija koje mogu apsorbovati vodu ima u spoljašnjem sloju korena kod nekih epifitskih biljaka iz različitih porodica (biljke koje rastu na granama drveća u kišnim šumama). Sve su opremljene zadebljanim zidovima u obliku vijka ili mreže i sa velikim porama. Istu funkciju i veoma sličnu građu imaju vodene čelije tresetnica. Dalje se mogu navesti mnogobrojni mehanizmi oprašivanja i rasprostranjivanja semena i plodova, (→ sl. 5.9), građa semena u obliku krila, zatim mehanizmi, udice koje se hvataju za krzno ili uljna telašaca na semenju za primamljivanje mrava i rasprostiranje uz njihovu pomoć. Sve ove strukture srećemo u familijama biljaka koje po teoriji evolucije nisu u bližem srodstvu.

I u oblasti biohemije srećemo iznenađujuće konvergencije, na primer široka rasprostranjenost proteina koji vežu kiseonik (hemoglobini, mioglobulini). Ovi proteini nalaze se (sa različitim sekven-

Sličnosti kao osnova za rekonstrukciju porodičnog stabla?

Ako se sličnosti vrednuju kao argumenti evolucije, potpuno je logično očekivati da sličnosti živih bića dozvoljavaju rekonstrukciju evolutivnih linija (filogeniju). Filogenetička sistematika koju je osnovao Vili Hening (Willi HENNING) pokušava da ovo postigne na bazi strogih pravila. Osnova postupka je utvrđivanje broja tzv. »izvedenih homolognih sličnosti«. Radi se o uporednim ili identičnim obeležjima koja pripadaju samo jednoj određenoj grupi, koja se time potvrđuje kao monofiletička (ima zajedničkog pretka).

Filogenetička sistematika nametnula se u opštoj evolucionističkoj konceptualnoj dominaciji i na neki način pobedila, a sa druge strane susreće se sa snažnom kritikom. Kritika počinje problemom postojanja konvergencije, a na temelju sličnosti ne može se zaključiti zajedničko poreklo, ako to prethodno već nije pretpostavka bez dokaza. »Sličnosti između struktura većeg bro-

ja organizama same po sebi ne dokazuju srodstvo po poreklu. Sličnosti uslovljene pojavama konvergencije i paralelnim razvojem često su veće nego između srodnih oblika.« (STARCK 1978, s. 15) Koju sličnost treba smatrati nasleđem koje potiče od zajedničkog pretka (»homologna«), a koju ne (konvergencija)? Metoda filogenetičke sistematike ne može empirijski razlikovati homologije i konvergencije, kao što to njeni zastupnici i priznaju. U skladu sa tim u okviru modela evolucije mora biti dat filogenetski tok razvoja uzimajući u obzir funkcionalne aspekte. (»Na koji način je promena organizacije funkcionalno zamisliva«?) Time na prvo mesto dolazi teoretska rekonstrukcija, a ne poređenje obeležja. Filogeneza se »ne može očitati iz dokaza homolognih svojstava i zahteva rekonstrukciju«. (STARCK 1978, S. 25)

Pobornici »kritičke teorije evolucije« (pomenuto u III 6.3.6) ta-

kod smatraju pogrešnom rekonstrukciju rodoslova na osnovu upoređivanja obeležja. Utvrđivanjem homologija nije moguće utvrditi konstruktivne promene. Prostim redanjem homologija isto tako ne bi mogao biti izveden smer evolucije kao ni putem redanja fosila; pravac evolutivnih zbivanja samo ako postavimo teorijske preduoslovi. Radi boljeg objašnjenja ponovo uzimamo primer kostiju ekstremiteta kičmenjaka. Na osnovu kritike »kritičke teorije o evoluciji« sama sličnost ovih kostiju kod različitih kategorija kičmenjaka (ribe, amfibijske, gmizavci, ptice i sisari) ne može objasniti evolutivni tok: ribe → amfibijske → reptili → sisari. Moguće je, da su, na primer, polazeći od riba, skeleti ekstremiteta nastali u više navrata nezavisno, kao rezultat prividno homolognog plana građe. Sličnosti tada nisu objasnjive zajedničkim poreklom, već neophodnošću sličnih funkcionalnih rešenja.

cama aminokiselina, ali identičnom funkcijom i istom prostornom gradom) u najrazličitijim filumima životinja, kod nekih bakterija i biljaka. Supstanca spoljašnjeg skeleta, hitin, polisaharidnog oblika, postoji kako u životinjskom carstvu kod člankonožaca tako i kod mnogih gljiva i nekih algi.

Konvergencija u teoriji evolucije

Konvergencije se u modelu evolucije interpretiraju kao rezultat nezavisnog razvoja sličnih struktura u različitim evolutivnim linijama. Čine se pokušaji da se konvergentne strukture objasne sličnim evolutivnim putem veoma različitih struktura, koje su na isti ili sličan način oblikovane međudejstvom mutacija i prirodne selekcije. Selekcija je istom vrstom pritiska učinila da različite strukture, kod različitih živih bića, konvergiraju (međusobno se približavaju) po formi i funkciji. Kao i u slučaju homologija i ovde važi činjenica da put razvoja konvergentnih struktura nikada nije posmatran, već se u njega veruje onako kako to nameće evolucionistička pretkonceptcija. Teorija evolucije mora i dalje da traga za čudesnim pritiscima selekcije, koji su bili kadri (ponekad do u detalje) da ponavljaju slične forme kod različitih organizama, kao što to potvrđuju nabrojani primeri. Dovoljno smo govorili o problemima da se prirodnoj selekciji i odabiranju mutacija pripisuje sposobnost oblikovanja kompleksnih organa i struktura → III 5. i III 6), pa višekratno nastajanje međusobno sličnih kompleksnih struktura postaje još neverovatnije. Zato mnogobrojni primeri konvergencije dodatno povećavaju težinu kritike upućene makroevolutivnim sposobnostima prirodne selekcije, mutacijama i drugim razmatranim činiocima koji deluju u mikroevolutivnim procesima III 6.

9.1.5. Zaključci

1. Na svim nivoima organizacije postoje duboke sličnosti među živim bićima.
2. Sličnosti životnih struktura mogu se po pravilu svesti na posledicu sličnih funkcionalnih zahteva.



Slika 9.9. Prema evolucionističkom tumačenju dug, lepljivi jezik nastajao je najmanje pet puta nezavisno: naime kod mravojeda, ljuskavca, aardvarka, detlića i kameleona. Radi se o produženom lepljivom jeziku, za hvatanje malih insekata (pre svega mrava ili termita). »Planu građe lepljivog jezika« pripadaju osim toga u najvećem broju slučajeva i odgovarajuća uska građa donje vilice, redukcija ili potpuni nedostatak zuba, suženi otvor usta, dobro obrazovane pljuvačne žlezde, uređaj za umotavanje jezika i želudac za žvakanje.

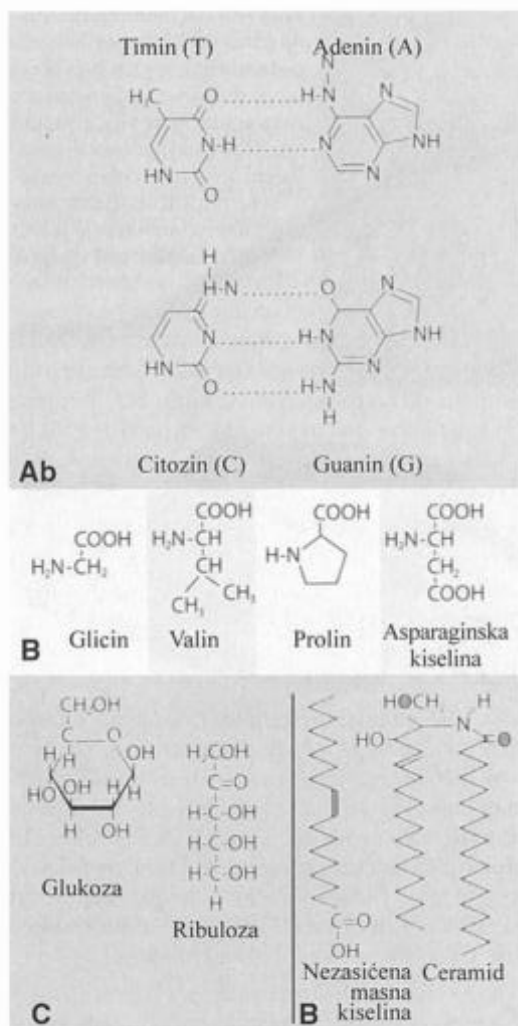


3. Nije moguće nesumnjivo dokazati, da neke sličnosti nisu funkcionalne nužnosti, a upravo na takvoj pretpostavci zasniva se evolucionistički argument homologije. Funkcionalno nedovoljno shvaćene sličnosti svode se na zajedničko poreklo i interpretiraju kao zadržavanje struktura predaka. Za razumevanje sličnosti među živim bićima nije nužno usvajanje makroevolucije, iako postoji mogućnost, da se sličnosti evolutivno tumače.

4. Evolucionističko tumačenje sličnosti između organizama susreće se sa mnogim problemima: široko rasprostranjen fenomen konvergencije pokazuje, da se bez nedokazanih teorijskih pretpostavki, iz same sličnosti uopšte ne može zaključiti zajedničko poreklo, jer konvergentne slične strukture potiču od različitih predaka. Osim toga u mnogim slučajevima ne može se na osnovu objektivnih kriterijuma praviti razlika između homologije i konvergencije (analogije). Konačno u mnogobrojnim slučajevima homologije u odraslim organizmima nisu odgovarale homologijama porekla iz odgovarajućih embrionalnih tkiva.

9.2. Istraživanje ponašanja

Uporedno istraživanje ponašanja (etologija) otkriva sličnosti i u ponašanju organizama. Pri tome se mora praviti razlika između urođenih (genetski uslovljenih) i stečenih (naučenih) načina ponašanja. Samo prva imaju značaj u evolucionističkim razmatranjima. Primer za genetički uslovljene slič-



Slika 9.10 Četiri osnovna »slova« DNK (A). Baze su prikazane, kao što se nalaze u DNK nasuprot jedna drugoj. Sparivanje baza (po dve baze odgovaraju tačno jedna drugoj, su »komplementarne«) se dešava preko vodoničnih mostova (veza) (istačkane linije). Redosledom nukleotida u DNK (sekvencijom) je određen (programiran) redosled aminokiselina u proteinima (→ slika 7.2, 7.3). (B) Neke aminokiseline su predstavljene svojim strukturalnim formulama. U proteinima su međusobno povezane. Sintetisani proteini mogu kao enzimi upravljati sintezom drugih jedinjenja u ćeliji, na primer šećera (C) ili masti (lipida) (D).

nosti ponašanja su oblici ponašanja različitih vrsta plovki za vreme parenja. Sličnosti u pevanju koje izvede različite vrste ptica takođe su često nasledno utvrđene.

Za sličnosti u ponašanju važe iste mogućnosti argumentacije kao i za morfološke i anatomske sličnosti (→ V 9.1). Osim toga neke sličnosti u ponašanju mogu biti posledica morfoloških sličnosti. Tako bi sličnost mimike lica kod čovekolikih majmuna i ljudi mogla biti makar delimično uslovljena sličnom muskulaturom lica.

Ponašanje čoveka i životinja

Uporedno istraživanje ponašanja može utvrditi samo spoljne sličnosti ponašanja. Tako je na primer način izražavanja raspoloženja kao što su radost, razočaranje, iznenađenje, strah itd. kod čoveka i životinja, naročito čovekolikih majmuna, iznenađujuće sličan. Međutim, prilikom interpretacije psihičke obeležja čoveka ne smeju se projektovati na životinju, jer naučnoj metodi nije dostupna unutrašnja, psihička strana životinjskog organizma. Važi i obrnuto, ne možemo razumeti čoveka u njegovom ponašanju samo upoređivanjem sa životinjskim načinom ponašanja. Evolucionistički stav, da se čovek i životinja bitno ne razlikuju, nije izvodljiv iz posmatranja oblika ponašanja, već je izraz naturalističkog, odnosno evolucionistički nametnutog pogleda na svet. U analizu ovog složenog pitanja ne može se dovoljno duboko ući u okviru ove knjige.

9.3. Biohemija i molekularna biologija

Sličnosti među živim bićima protežu se i do molekularnog nivoa: sve ćelije koriste iste hemijske osnovne gradivne blokove, kao što su aminokiseline, nukleotidi, šećeri, masne kiseline u drugo (slika 9.10). Ćelijske reakcije razmene materija katalizuju se isto tako sličnim enzimima. Prostorna struktura proteina, pa tako i enzima, određena je redosledom aminokiselina. Ovaj redosled je zapisan u genima: po tri nukleotida DNK formiraju zajedno jedan **kodon** ili **triplet**. Nukleotidi se sastoje od tri podjedinice: jednog šećera, jednog ostatka fosforne kiseline i jedne azotne baze. Ukupno postoje četiri različite baze (adenin, timin, guanin i citozin), koje, poredane u različite kombinacije tripleta, kodiraju različite aminokiseline (→ slika 7.6). Svi gradivni blokovi i isti princip građe nukleinskih kiselina i proteina, prisutan je kod svih živih bića, od najjednostavnijih bakterija do čoveka.

»Univerzalni« genetički kod nije univerzalan

Kao snažan argument iz područja genetike, a u prilog evoluciji, dugo vremena važila je univerzal-

nost genetičkog koda (→ IV 7.1.1; slika 7.6). Međutim, u međuvremenu se ispostavilo, da se kod mnogih organizama javljaju različita odstupanja od »univerzalnog« genetičkog koda. Ako analiziramo položaj tih organizama u evolutivnom stablu živih bića, evolucionisti moraju prihvatiti da se genetički kod nezavisno menjao kod nekoliko različitih grupa organizama. Tako je genetički kod postao problem za teoriju evolucije: nepoznato je i prema sadašnjim saznanjima nezamislivo kakvi su pritisci selekcije mogli povoljno da utiču na promenu koda i kako je uopšte mogao da izgleda prelaz do nekog drugog koda (više u vezi sa tim u VII 17.5.2). (Promenom u genetičkom kodu menjaju se aminokiseline u svim proteinima jednog organizma i hiljade funkcija odjednom bi bilo narušeno, komentar prevodioca.)

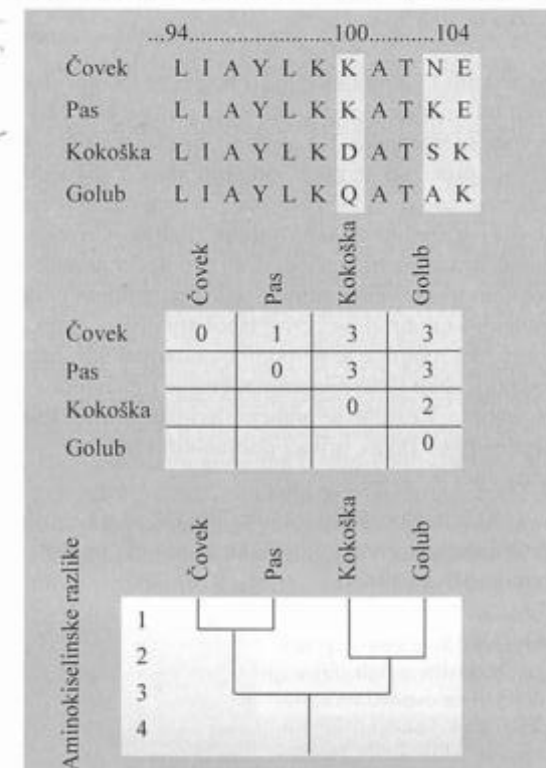
Sličnosti na biohemijskom nivou

U toku sinteze proteina, koja je opet prema svojim osnovnim principima ista kod svih do sada ispitanih živih bića, u tripletima DNK sadržana informacija prevodi se u odgovarajuću sekvencu aminokiselina. Ove sekvence su kod različitih živih bića često iste ili veoma slične. Osim toga najveći broj organizama koristi iste metaboličke puteve: razgradnja šećera (*glikoliza*), potrošnja molekula bogatih energijom (*ciklus ćelijskog disanja*) i način formiranja ATP samo su nekoliko primera za to. Sličnost živih bića, otkrivena čak i na molekularnom nivou, smatra se jednim od najjačih argumenata u prilog hipotezi o zajedničkom poreklu svih živih bića. Međutim »sličnost« je nejasan pojam koji se teško može naučno kvantifikovati. Biolozi su naročito od molekularne biologije očekivali metode za precizno definisanje i kvantifikovanje. Čekali su način da se sličnost izrazi brojevima. Ovo je na osnovu različitih metoda zaista moguće (reakcija aglutinacije seruma, poređenje aminokiselinskih sekvenci, sekvenci DNK ili RNK i drugo). Očekivano je da će analiza proteina različitih živih bića samo potvrditi i precizirati već poznate relacije sličnosti. Sličnosti proteina, morfologije i anatomije trebalo bi da se podudaraju.

Serumski test (reakcija aglutinacije) otkriva sličnost površinskih struktura proteina, na osnovu reakcije slepljivanja antitela. Danas se ova metoda retko koristi u analizama stepena evolutivnog srodstva među različitim organizmima, jer postoje sofisticovanije metode poređenja potpuno pročitanih aminokiselinskih i nukleotidnih sekvenci.

Konstrukcija molekularnih evolutivnih stabala

Ispostavilo se, da je utvrđivanje stepena srodstva utoliko teže ukoliko raspoložemo sa više informacija. Često se podaci poređenja na različitim nivoima ne podudaraju. Interpretacija celine podataka postaje sve teža. Da bi dalja izlaganja bila razumljivija, najpre ćemo opisati način kvantifikovanja sličnosti različitih proteina. Kao primer poslužiće nam **citohrom c**. Na slici 9.11. gore, prikazan je niz



Slika 9.11. Na gornjem delu slike predstavljene su uporedne sekvence poslednjih 11 aminokiselina citohroma c kod čoveka, psa, kokoške i goluba. Brojevi označavaju pozicije tih aminokiselina u proteinu. Svako slovo označava jednu aminokiselinu. Sekvence su uskladene na način koji daje maksimalno podudaranje redosleda aminokiselina.

Na osnovu razlika aminokiselinskih sekvenci u srednjem delu slike izveden je »indeks razlika«. Ovaj indeks za svaku moguću kombinaciju parova ispitanih organizama daje broj različitih aminokiselina u proteinu ili u delu proteina. Ovde prikazan indeks razlika još nema svoju interpretaciju. Jedno evolutivno stablo (interpretacija rezultata) konstruisano na osnovu indeksa sličnosti, dato je u donjem delu slike. Brojevi na skali predstavljaju broj aminokiselinskih zamena, koje su se prema evolucionističkoj interpretaciji dogodile od vremena evolutivnog razdvajanja zajedničkih predaka analiziranih vrsta.

K	Lizin	AAG	AAA		
S	Serin	UCU	UCA	UCC	UCG
A	Alanin	GCU	GCA	GCC	GCG

Slika 9.12. Ista aminokiselina može biti kodirana različitim tripletima (ova pojava je poznata i kao »degenerativnost genetičkog koda«). U prvom stupcu navedena je i jednoslovna oznaka za aminokiseline, korišćena na slici 9.11.

poslednjih 11 aminokiselina (obeležene jednim slovom internacionalnog koda) citohroma-c kod četiri vrste kičmenjaka. Na osnovu poređenja ovih sekvenci precizno se može odrediti stepen sličnosti izražene kod ovih kičmenjaka. Na ovaj način je na sl. 9.11 u sredini urađen **indeks razlike**. Čovek u poređenju sa psom ima jednu, ali u poređenju sa kokoškom tri različite aminokiseline u zadnjem delu molekula citohroma-c. Ovaj tabelarni prikaz indeksa razlike moguće je uz pomoć matematičkih metoda prikazati i kao dijagram račvanja ili »evolutivno stablo«. Rezultat se onda može interpretirati kao »rodoslov«. Takav prikaz pomenutih rezultata dat je na slici 9.11. dole.

U našem slučaju indeks razlike još nema svoju evolutivnu interpretaciju. Kako se to radi, objasnimo na dva primera:

Citohrom-c je kod kičmenjaka u proseku za 8 aminokiselina kraći nego kod biljaka. U okviru evolucionizma to se interpretira kao posledica mutacija, ali koliko promena treba upisati u indeks razlike? Ako je citohrom biljaka stariji, a od njega je delecijom nastao citohrom životinjskog tipa ($\rightarrow$ IV 7.1.2), to bi se moglo računati kao jedna mutacija. Ako je, međutim, kraći životinjski citohrom stariji, biljni bi od njega mogao nastati postepenim davanjem aminokiselina i u indeks razlike bi se mogao upisati znatno veći broj mutacija. Odluka, da li se usvaja 8, 5 ili 1 mutacija, ne može se doneti na osnovu poređenja aminokiselinskih sekvenci, već se mora doneti na osnovu dodatnih hipoteza. Zbog toga je usvojen sledeći princip izračunavanja indeksa razlike:

Verovatnoća, da će jedna aminokiselina mutacijom preći u drugu, nije ista za sve aminokiseline. Ovo pokazuje slika 9.12. Prikazani su tripleti baza, koji na iRNK kodiraju aminokiselinu: lizin (K), serin (S) i alanin (A). U našem primeru sa citohromom-c upravo ove aminokiseline se kod psa, kokoši ili goluba javljaju na poziciji 103. Da bi se serin mutacijom preveo u alanin (kokoš $\rightarrow$ golub), u idealnom slučaju potrebna je samo jedna tačkasta mutacija (na primer UCU $\rightarrow$ GCU). Bilo bi, međutim, takođe zamislivo, mada manje verovatno, da se radi o dve tačkaste mutacije (na primer UCU $\rightarrow$ GCA). Ako serin treba da se zameni lizinom (kokoš $\rightarrow$ pas), u svakom slučaju su potrebne najma-

nje dve nukleotidne zamene (UCA $\rightarrow$ AAA), sa velikom verovatnoćom da ih je bilo i tri (na primer UCU $\rightarrow$ AAG). Takva razmišljanja mogu se sprovesti za sve parove aminokiselina. Ako sada pretpostavimo, da se dogodila evolucija i da je prešla put »najmanjeg otpora«, to znači put sa najmanjim brojem mutacija, mogu se uvesti faktori korekture, pomoću kojim se koriguje indeks razlike izveden iz aminokiselinskih sekvenci. Često se primenjuju i dodatni faktori korekture da bi takođe bile uzete u obzir i pretpostavljene višestruke mutacije u toku duge evolucije (to znači više tačkastih mutacija jedna za drugom na istom mestu) i takođe povratne mutacije. Kako je u ovim slučajevima, da bi se izradila stabla »srodnosti« proteina, unapred postulirana evolucija, ona se istim tim stablima ne može dokazivati.

Evolutivna interpretacija proteinskih sekvenci moguća je samo pod uslovom da su one međusobno homologne, odnosno da su se zaista granale tokom obrazovanja vrsta. Bez ove pretpostavke bi dendrogrami (predstavljanje sličnosti drvetom koje se grana) predstavljali samo sličnost sekvenci, ali ne i filogenetsku srodnost njihovih nosilaca.

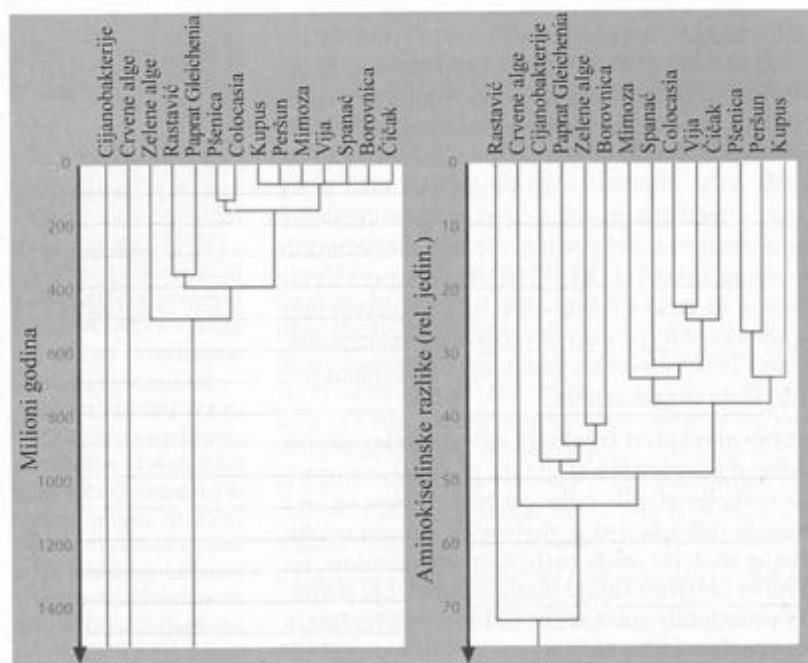
Ovde se pojavljuje mogućnost za još jedan prigovor: sa povećanim brojem sekvenci koje se porede, moraju se priznati sve veće netačnosti u izračunavanju rodoslova. Zato ima mnogo različitih metoda za izračunavanje rodoslova, koje ponekad daju vrlo različite rezultate. Dobijeni rodoslovi po pravilu predstavljaju samo jednu od više mogućnosti, koju neki autor smatra tačnom na osnovu različitih, često subjektivnih kriterijuma. Osim toga, poređenje drugih sekvenci istih organizama, može dati drugačiji dendrogram. Koja od više mogućnosti je tačna, i na osnovu kog kriterijuma to ustanoviti?

»Pogrešna« i »tačna« proteinska evolutivna stabla

Pored metodoloških problema prilikom izračunavanja rodoslova, pojavljuje se i sve više protivrečnih rezultata. Uzmimo kao primer evolutivno stablo, koje je konstruisano na osnovu sekvenci aminokiselina različitih feredoksina. Feredoksin je, slično kao i citohrom-c, solubilni protein koji prenosi elektrone, a u lancu ima 100 aminokiselina. Metabolička funkcija mu je na kraju lanca fotosintetskog transporta elektrona i nalazi se u svim ćelijama koje su sposobne za fotosintezu. Levo na slici 9.13. je prikazan rodoslov, koji se očekuje na osnovu klasičnih rezultata evolucionističke metodologije. Cijanobakterije stoje izolovano pored crvenih al-

gi, a obe grupe nemaju poznate pretke. Zelene alge su po građi bliže višim biljkama. Od zajedničkog stabla viših biljaka najpre treba da su se odvojili rastavić i paprat, a zatim, pre 150 miliona godina, razile su se monokotiledone i dikotiledone skrivenosemenice. Poređenje sa desno prikazanim rodoslovom feredoksina ne pokazuje očekivanu sličnost. Zelene alge su po građi feredoksina najbliže borovnici (skrivenosemenica), a u istoj grupi je i paprat *Gleichenia*. Rastavić, naprotiv, stoji sasvim izolovan. Kod skrivenosemenica monokotiledone i dikotiledone vrste nisu jasno razdvojene. Tako je pšenica (monokotila) u istoj grupi sa peršunom i kupusom (dikotile). Feredoksin nije usamljeni primer. Slične rezultate koji nisu u skladu sa predstavom o evolutivnom srodstvu živih bića dobijamo za biljni citohrom-c, citohrom-c algi, hemoglobin ptica, plastocianin algi i viših biljaka, životinjski relaksin i insulin itd. I na ovom primeru se vidi, da sa rastućom količinom podataka evolucionističke interpretacije sve teže izlazi na kraj i sve više su im potrebne dodatne hipoteze radi potpore. Na primeru feredoksina ne pomažu ni dodatne hipoteze, jer je dobijene podatke nemoguće bez protivrečnosti uklopiti u bilo kakav smisleni evolutivni model. Među mnogobrojnim evolutivnim stablima proteinskih sekvenci, ona koja se podudaraju sa klasičnim predstavama o evoluciji smatraju se »ispravnim«, a ona koja se ne uklapaju (ponekad se to samo posredno priznaje) »pogrešnim«. Rodoslovi proteina u takvim okolnostima ne mogu biti objektivna podrška teoriji evolucije, iako ima nekih, koji se prilično dobro podudaraju sa klasičnim filoge-

Slika 9.13. Levo je prikazan rodoslov nekih biljaka, dobijen na osnovu morfoloških, anatomskih i paleontoloških (=klasičnih) podataka. Međutim, u stvarnosti nije otkrivena ni jedna jedina fosilna prelazna forma (nacrtno punom linijom). Skala pokazuje pretpostavljene vremenske periode u milionima godina. U desnom delu slike je radi poređenja dat »rodoslov« feredoksina istih biljnih vrsta, a skala predstavlja broj aminokiselinskih razlika sa obračunatom korekcijom. (prema SCHERER & SONTAG 1983).



Molekularna biologija na internetu

Podatke o poređenju poznatih sekvenci kao i uputstva u vezi sa literaturom i originalnim radovima, nalaze se na:

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

Povremeno se na internetu daju i pregledi, kao na primer pod

<http://www.tigr.org/tdb/>

za genom najjednostavnijeg poznatog organizma

Mycoplasma genitalium.

Programi za izračunavanje molekularno bioloških rodoslova su pod

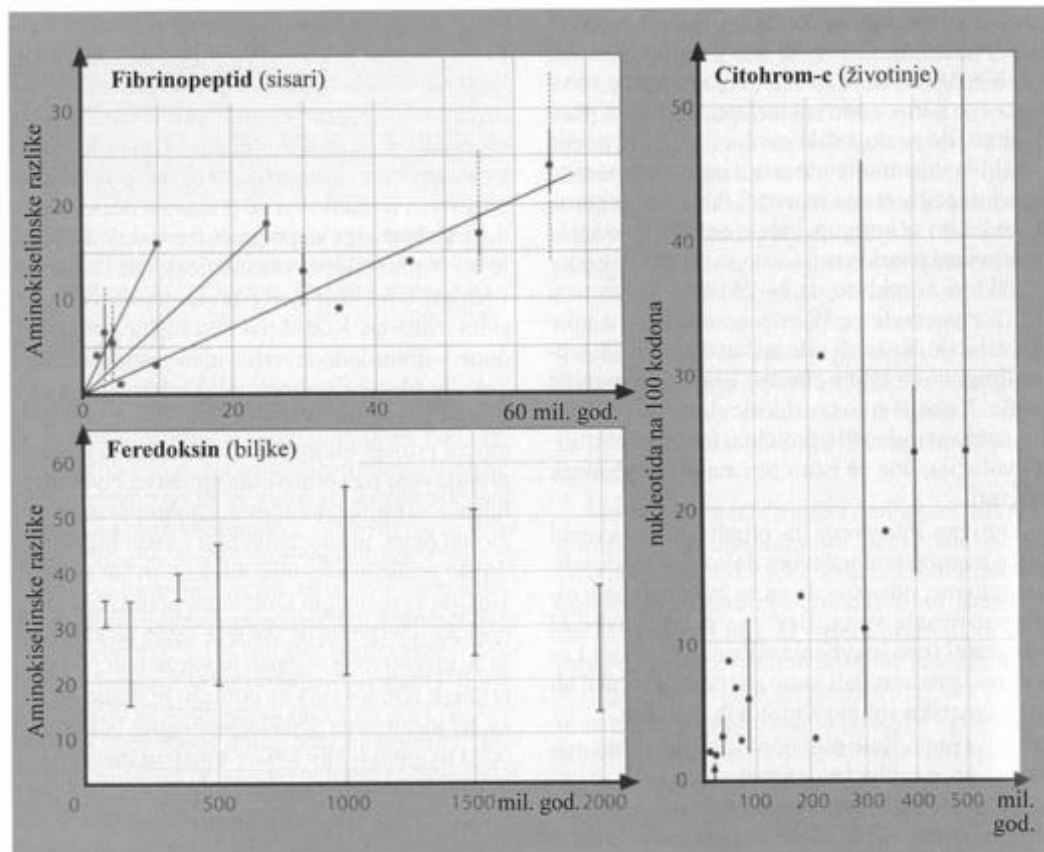
<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>

i ostali odgovarajući podaci za biologe nalaze se pod:

<http://www.ebi.ac.uk/software/software.html>

dok se sveobuhvatni pregled rodoslova svih živih bića sa evolucionističke tačke gledišta nalazi na:

<http://phylogeny.arizona.edu/tree/phylogeny.html>



Slika 9.14. Hipoteza, da proteini mogu poslužiti kao molekularni časovnici evolucije, može se proveriti, ako se pretpostavljenom vremenu razdvajanja evolutivnih linija različitih organizama i izmerene aminokiselinske ili nukleotidne razlike, međusobno uporede i ako pokazuju podudaranje. Ako realno postoji molekularni časovnik, grafičko poređenje sekvenci nekog gena ili proteina bi kod različitih vrsta pokazivalo linearno povećanje broja promena sa protokom vremena i na vremenskoj skali bi moglo da se predstavi pravom. Međutim, analiza velikog broja sekvenci, doprinosi da hipoteza molekularnih časovnika postaje sve manje sposobna da opstane. Ovo se vidi na sva tri ovde prikazana primera. Tako za neku ustanovljenu razliku od 5 nukleotida na 100 kodona kod citohroma-c, kod nekih vrsta odgovara pretpostavljeno evolutivno vreme od 25 ali kod nekih vrsta i od 300 miliona godina (slika gore i desno prema SCHERER 1990, dole prema SCHERER & BINDER 1986).

netkim stablima. Dobar primer za to je životinjski citohrom-c, koji je, osim nekoliko izuzetaka (tako je u skladu sa ovim obeležjem kornjača u srodstvu bliže sa golubom nego sa zmijom), po rasporedu ogranaka u skladu sa klasičnom taksonomijom.

U međuvremenu je postalo moguće i poređenje sekvenci ribozomalnih-RNK, transportnih-RNK i DNK. Ova vrsta molekularne sistematike je danas zbog naglog napretka molekularne biologije najviše raširena. Problemi koji se javljaju prilikom izrade evolutivnih dendrograma na osnovu analize sekvenci nukleinskih kiselina, vrlo su slični opisanim problemima dendrograma dobijenih poređenjem aminokiselinskih sekvenci proteina, pa se na njima dalje nećemo dodatno zadržavati.

Molekularni časovnici evolucije?

Šezdesetih godina nastala je ideja, da bi se vreme, pre koga je živio neki zajednički predak dva živih bića, moglo izračunati na osnovu razlika u aminokiselinskim sekvencama. Međutim, ovaj pristup nailazi na sve više problema, što je više poznatih aminokiselinskih i nukleotidnih sekvenci. I za citohrom-c i za hemoglobin, ovaj teorijski pristup je morao biti odbačen. Iako se danas u školskim udžbenicima još uvek prikazuju takve slike, one se zasnivaju na zastarelim podacima. Dijagram prikazan u knjizi *Linder Biologie* (BAYRHUBER & KULL 1995, s. 473) pokazuje projekciju razlika u aminokiselinskim sekvencama dve grupe organizama, na geološko vreme, u kome se pretpostavlja njihov

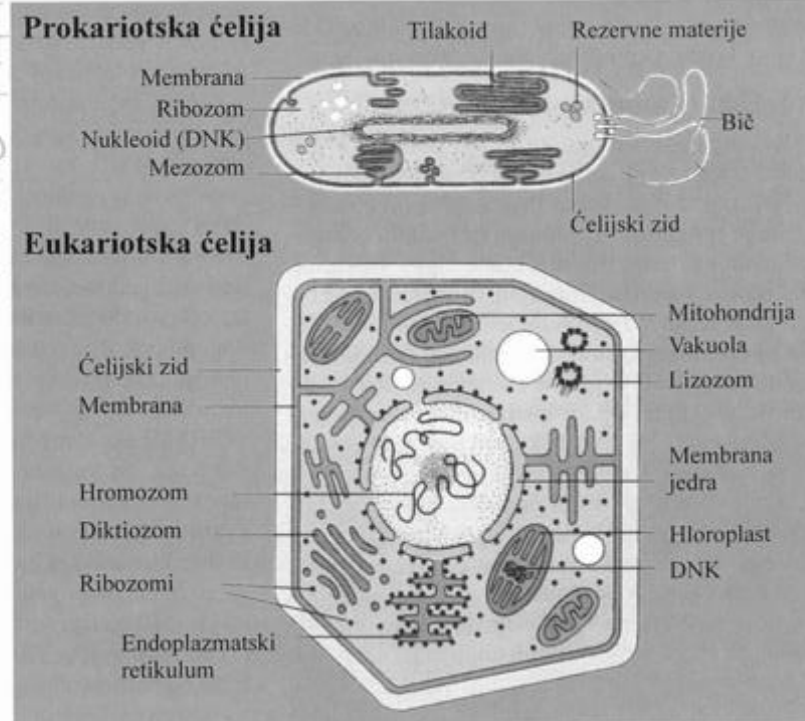
Prekoračenje granice: Učenje o stvaranju

Sličnosti među sekvencama mogu se principijelno očekivati i u modelu stvaranja; jer zašto molekuli morfološki sličnih živih bića ne bi takođe bili slični? Logično je očekivati da struktura makromolekula bude smisleno usklađena, uvek specifično prema celini organizma. Ako su na primer, primati (majmuni, a evolucionistička sistematika u ovaj red sisara ubraja i čoveka, komentar prevodioca) morfološki i funkcionalno građeni po istim principima, to se može očekivati i za njihove proteine. Međutim, alternativno tumačenje sličnosti sekvenci u okviru modela stvaranja mora se još uvek razraditi.

poslednji zajednički predak. Ovo vreme, međutim, često uopšte nije tačno poznato i svakim novim fosilnim nalazom može se drastično pomeriti (upoređi usvojeno vreme u kome je po teoriji evolucije živio zajednički predak čovekolikih majmuna i čoveka, → VI 14). Na primer, na datoj slici vreme razdvajanja kičmenjaka i beskičmenjaka pretpostavlja se da je bilo pre 760 miliona godina, a vreme razdvajanja eukariotskih biljaka i životinja pre 1100 miliona godina. Nasuprot tvrdnji u legendi slike, ova starost nije izvedena iz fosilnih nalaza, jer u ovim slojevima uopšte nisu pronađeni fosili, a pogotovu fosili zajedničkih predaka. Zapravo su ova vremena procenjena pomoću molekularnih »časovnika«, pa opet imamo začarani krug dokaza koji pokušavaju da dokažu sami sebe.

Uz preduslov verovanja u makroevoluciju, danas se često mora prihvatiti, da je brzina evolucije istog proteina u različitim životinjama bila sasvim različita.

Slika 9.15. Prokariotska i eukariotska ćelija, veoma šematizovano. (Prema CHWEMMLER 1979).



Zaključak da brzina evolucije citohroma-c nije bila konstantna, proizilazi već i iz podataka s početka molekularnih istraživanja predstavljenih u knjizi *Linder Biologie* (20. izdanje, str. 472). Kao primer koji to ilustruje služi odvajanje insekata (lep-tir i vinska mušica) od evolutivnog stabla drugih životinja. Od tog vremena citohrom vinske mušice *trebalo bi da bude* promenjen na $8 + 5 = 13$ mesta, citohrom sisara u istom vremenskom periodu prosečno na $14 + 5 + 7 = 26$ aminokiselinskih pozicija. »Brzina evolucije« bi dakle u drugom slučaju bila dvostruko veća. I ovde su u okviru teorije evolucije postavljene razne dodatne hipoteze, kao na primer pretpostavljena zavisnost brzine evolucije od generacijskog vremena, brzine prometa materije u određenom tipu organizma, veličine populacija i drugo. Moguće je da ovakvi uzroci mogu uticati na brzinu evolucije, ali time koncept molekularnih časovnika postaje sve nepouzdaniji.

Iako još uvek prisutna u mnogim naučnim knjigama, hipoteza da su proteini »molekularni časovnici evolucije« s obzirom na rastući broj podataka, nije održiva u svojoj jednostavnoj formi (što više mutacija, to je proteklo više vremena). Kao primeri na slici 9.14. prikazani su »molekularni časovnici« citohrom-c, fibrinopeptid i feredoksin. Prva dva, u poređenju sa mnogobrojnim drugim proteinima,

prpadaju još »najboljim« molekularnim časovnicima. Međutim, na osnovu prikazanih podataka postaje jasno zašto se oni skoro više ne koriste za računanje trajanja evolutivnih procesa – od teorijskih predviđanja razmimoilaženja su prevelika.

Vraćamo se početku odeljka. Tamo je bilo govora o poređenju sličnosti proteina. Bez obzira na sve objektivne kritike i navedene činjenice, koje smo pomenuli, citohrom-c i hemoglobin majmuna veoma su slični odgovarajućim čovečijim proteinima – pronađeno je vrlo malo razlika. Razlike između čoveka i psa ili čoveka i ptice su već znatno veće. Ovo se može tumačiti kao argument u prilog evoluciji.

Zaključci

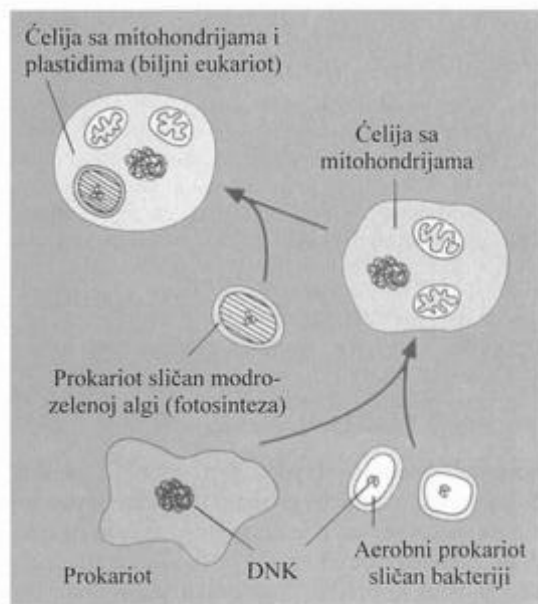
1. Sličnost među živim bićima na biohemijском i molekularno biološkom nivou može se tumačiti evolucionistički. Međutim, u tome se javljaju mnoge protivrečnosti.

2. Konstrukcija rodoslova koja se oslanja na aminokiselinske sekvence je utoliko teža i protivrečnija, ukoliko se upoređuje više organizama, odnosno proteinskih sekvenci. U međuvremenu je pronađeno toliko primera kod kojih nije otkrivena podudarnost sa očekivanim evolutivnim rodoslovima, tako da ova metoda ne može pružiti opšte važeću, nezavisnu potvrdu klasičnih predstava o evoluciji.

3. Sekvence proteina ne bi trebalo smatrati molekularnim časovnicima evolucije, jer su u međuvremenu otkrivene mnogobrojne nepravilnosti koje su pokrenule komplikovane dodatne hipoteze.

9.4. Endosimbionitska hipoteza

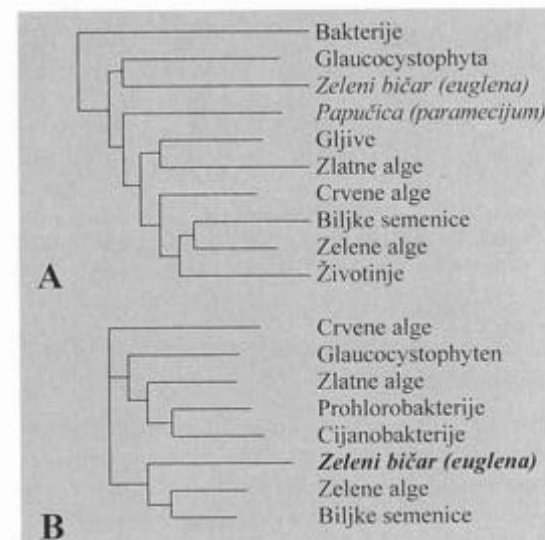
Svi organizmi mogu se grubo podeliti u dve grupe: u jednu, čije ćelije imaju pravo jedro i u drugu, u kojoj to nije slučaj. Prve nazivamo eukarioti, druge prokarioti. U prokariote spadaju bakterije i cianobakterije (modrozelenne alge). Eukarioti obuhvataju sve druge jednoćelijske i višećelijske organizme. Osim što poseduju jedro, eukariotske ćelije se od prokariotskih razlikuju i prisustvom različitih organela. Organele su sastavni delovi eukariotske ćelije, koji su međusobno razgraničeni membranama. Tako svi eukarioti poseduju (vidljive već i pod svetlosnim mikroskopom) mitohondrije, a biljne ćelije dodatno poseduju i plastide. Mitohondrije i plastidi su najčešće razdvojeni od ćelijske plazme dvema membranama (više pojednostosti u vezi sa ovom građom vidi sliku 9.15). Mitohondrije se često nazivaju »elektranama« eukariotske ćelije, jer igraju vitalnu ulogu u proizvodnji, skladištenju i prometu energije u ćeliji. Za biljke plastidi nisu ništa manje važni – hloroplasti, koji



Slika 9.16. Šematski prikaz endosimbiontske hipoteze, veoma pojednostavljeno. Objašnjenja u tekstu. (Prema MOHN 1984).

predstavljaju najvažniji tip plastida, sadrže mašineriju za fotosintezu, proces pretvaranja energije sunčeve svetlosti u hemijsku energiju.

Kako su prokarioti mnogo jednostavnije građeni nego eukarioti, u okviru evolucionističke misli smatra se da su prvo nastali prokarioti. To svoje verovanje evolucionisti su izrazili i davanjem naziva ovoj grupi organizama, koji počinje prefiksom »pro« (»pre« u smislu »prethodno«). Naziv neopterećen evolucionističkom predrasudom bio bi »akarioti« (»a« = »ne«) i jednostavno bi označavao činjenicu da su to bića bez diferenciranog jedra u svojim ćelijama. U toku dalje evolucije jednoćelijskih organizama u jednom trenutku morao je da usledi prelaz od pro- do eukariota. Kako je ovo moglo da se dogodi, pokušava da objasni tzv. endosimbiontska hipoteza (ESH). U svojoj prvoj verziji postavljena je još 1883. od strane A.F.V. Šimper (A.F.W. SCHIMPER). Ova hipoteza nije jedini pokušaj objašnjenja, ali važi za najverovatniju. Prema ovoj hipotezi mitohondrije su zapravo potomci endosimbiontskih aerobnih bakterija (koje za disanje koriste kiseonik), a hloroplasti su potomci fotosintetizirajućih modrozelenih algi, koji su jednom davno prodrli u ćeliju domaćina (prvobitnog prokariota) i u toku evolucije od simbiota (endosimbionti, tačnije zapravo: citosimbionti = ćelijski simbioti) postali ćelijske organele (slika 9.16). Neki bio-



Slika 9.17. Analiza sekvence DNK iz jedra sa jedne strane (A) i sekvence gena za fotosintetski transport elektrona iz plastidne DNK sa druge strane (B) iz različitih grupa algi daje dva protivrečna rodoslova. Ovi neočekivano različiti rezultati objašnjavaju se pretpostavkom da je do nastanka biljne eukariotske ćelije došlo kroz pet međusobno nezavisnih endosimbioza. Kao preciznije se uzimaju ili pripadnici bakterija (na primer cijanobakterije ili prochlorobakterije, što bi bila jednostavna endosimbioza) ili alge koje imaju jedro (u tom slučaju se plastidi moraju objasniti višekratnim, sukcesivnim endosimbiozama). Ako se uzmu u obzir sve grupe algi, još više se povećava broj potrebnih nezavisnih endosimbioza (iz SCHERER et al. 1991, 1993). Hloroplasti Glaucocystophyta slične cijanobakterijama, zeleni bičar (*euglena*) pripada flagelatima sa očnom mrljom, a papučica (*paramecijum*) je protozoa iz grupe cilijata.

lozi smatraju, da se i sisten bičeva sa centriolama kod eukariota svodi na ranije samostalne prokariote (eventualno bakterije spirohete).

Sledeće činjenice možemo smatrati najvažnijom potporom za endosimbiontsku hipotezu:

1. Mitohondrije i plastidi nastaju samo deobom prethodno postojećih mitohondrija i plastida. Ćelija ne može *de novo* obrazovati ove organele, ako one nestanu.

2. Zbog postojanja dvostruke membrane oko ovih organela moguće je steći utisak, kao da se radi o doseljenim ćelijama, koje su prilikom ulaska u ćeliju domaćina okružene i njegovom membranom.

3. Unutrašnja membrana mitohondrija uvek sadrži lipid *kardiolipin*, koji se inače javlja samo u membranama prokariota. Međutim, spoljašnja membrana sadrži *holesterol*, koga nema ni u unutrašnjoj

membrani ni kod bakterija, a uvek je prisutan u eukariotskim ćelijama.

4. Mitohondrije i plastidi sadrže svoju DNK, koja je isto kao i kod prokariota »gola«, to znači nije povezana histonskim proteinima, i često je prstenasta. Mitohondrije i plastidi poseduju i vlastiti aparat za sintezu proteina, čiji sastavni delovi (ribozomi, tRNK i RNK-polimeraza) odgovaraju prokariotskom tipu.

5. Ribozomalna RNK plastida odnosno mitohondrija ima veliku sličnost sa rRNK prokariotskih ribozoma.

6. Mitohondrije su osetljive na neke (ne sve) antibiotike namenjene suzbijanju bakterija.

7. Kod danas živih organizama ima slučajeva simbioza između jednoćelijskih flagelata (bičara) i ćelija algi. Ovi fenomeni mogli bi biti smatrani modelom za određeni korak u filogenetskom procesu endosimbioze kojom su po pretpostavki ESH nastale eukariotske ćelije.

Iz liste argumenata u prilog ovoj hipotezi, jasno je da je »sličnost« glavno obrazloženje za prihvaćeni korak makroevolucije (pre svega od 3. do 6. uporedi V. 9.1). Postojanje savremenih simbioza (7. u listi) ne dokazuje prelaz, već samo ilustruje prvi korak, koji pod teorijskom pretpostavkom evolucije stvara najmanje problema.

Međutim, nasuprot sličnostima, postoje i veoma ozbiljne razlike (ograničavamo se na upoređenje bakterije i mitohondrije):

- Bakterije proizvode proteine, mitohondrije ne.
- Mitohondrije uzimaju proteine iz spoljne sredine, bakterije ne.

- Šifra genetskog koda mitohondrijalne DNK u nekim kodonima (kod čoveka u četiri) odstupa od genetičkog koda bakterija (i kod do sada ispitivanih organizama nije uvek ista).

Osim toga prihvatanje ovog hipotetičkog prelaza sa sobom donosi niz teškoća:

Pretpostavljeno postojanje kodona, koji odstupa od »univerzalnog« koda u vreme formiranja eukariotskih simbioza, zahteva veći broj istovremenih

Ameba Pelomyxa palustris ne poseduje mitohondrije, ali poseduje endosimbiontske bakterije. U nekim školskim udžbenicima ova ameba prikazuje se kao prelazna forma, neka vrsta živog fosila, koji treba da objasni pretvaranje bakterija u mitohondrije u ćeliji domaćina. Međutim, za tu svrhu *Pelomyxa* nije podesna, jer joj njene bakterije ne daju ATP, već je samo oslobađaju od mlečne kiseline, otrovnog produkta razmene materije. Endosimbionti nemaju eukariotski tip disanja, već bakterijsko disanje i ne vrše funkciju mitohondrija.

mutacija na ribozomima, tRNK i tRNK sintetazi i na mitohondrijalnim DNK, jer inače čitav sistem više ne bi funkcionisao.

Najveći broj mitohondrijalnih proteina je kodiran u genomu jedra ćelije (dakle eksterno). Zato se u okviru ESH mora prihvatiti, da su se tokom vremena geni postepeno preseljavali iz mitohondrija u genom jedra. (isto važi i za plastide). Svako pojedinačno preseljenje zahteva mnoga nezavisna »usaglašavanja«.

Zbog toga što selekcija tek posle većeg broja nezavisnih mutacija može »finalni proizvod« pozitivno da oceni i time »utvrdi« u genomu i u populaciji, moguće su procene verovatnoće za prelaze od jednog koraka evolucije do sledećeg (selektivno pozitivnog koraka). Takve procene omogućavaju verovatnoće, koje su zanemarljivo male. To znači, da se prema trenutnom naučnom znanju evolutivni nastanak eukariotske ćelije po ESH scenariju mora smatrati kao veoma neverovatan.

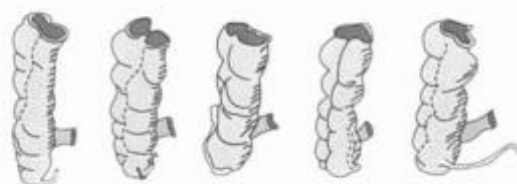
Na osnovu sve većeg znanja o strukturi i genetiци hloroplasta različitih grupa algi (kao što su smeđe alge, crvene alge, dinoflagelate i mnoge druge) pojavio se još jedan veoma ozbiljan problem za hipotezu endosimbionta: u međuvremenu su evolucionisti morali da prihvate mnogobrojna, svaki put nezavisna nastajanja hloroplasta (slika 9.17). Ako se već jednokratno nastajanje mora smatrati veoma neverovatnim, koliko više to važi za višekratnu nezavisnu, a paralelnu evoluciju.

Napomenute sličnosti između mitohondrija, odnosno plastida i bakterija, odnosno modrozelenih algi, mogle bi ukazivati na funkcionalne neophodnosti. Ostaje na daljim istraživanjima da se otkrije i shvati koji smisao ima razlika genetičkog koda u mitohondrijama u odnosu na genetički kod jedra, i zbog čega aparat za sintezu proteina u mitohondrijama više liči na onaj prisutan kod bakterija, odnosno modrozelenih algi, nego na onaj prisutan u plazmi eukariotske ćelije.

9.5. »Istorijski ostaci« kod današnjih živih organizama

9.5.1. Rudimentarni organi

Terminom »rudimentarni« organi označeni su organi koji nemaju funkciju ili u odnosu na svoju građu imaju vrlo malu funkciju. Takvi organi prema shvatanju mnogih biologa otkrivaju nesklad između strukture i funkcije, što znači da strukturalni utrošak materije i energije izgleda neravnomerno veliki u odnosu na funkciju koju organ izvršava. Nefunkcionalnost, odnosno ograničena funkcional-



Slika 9.18. Školski primer rudimentarnog organa: crvuljak slepog creva kod čoveka. Crvuljak, međutim, nije bez funkcije. Naročito u prvim godinama života funkcioniše kao takozvani »krajnik debelog creva« i učestvuje kao bitan element imunog sistema u odbrani od izazivača bolesti (Prema KRUMBIEGEL 1961).

nost interpretira se u okviru teorije evolucije kao gubitak ili retrogradni preobražaj funkcije uslovljen istorijom dotičnog taksona. Poznati primer je crvuljak slepog creva kod čoveka (slika 9.18).

U nešto širem smislu organi se nazivaju »rudimentarni« i onda, ako u nekom pogledu izgledaju nesvrshodno konstruisani i zato se objašnjavaju kao »greška u konstrukciji« koja je nastala tokom istorijskog preobražavanja nekog taksona.

»Rudimentarni organi kao takvi nisu argumenti u prilog evolutivnom napretku, već u najboljem slučaju pokazuju, da organi mogu zakržljati. Istina, rudimentacija organa često se prema tumačenju teorije evolucije kompenzuje makroevolutivnim nastajanjem novih organa (na primer, formiranje repa kod kita u zamenu za gubitak zadnjih ekstremiteta). Zato se rudimentarni organi delimično smatraju i kao indirektni dokaz makroevolucije.

U nastavku teksta biće predstavljeno nekoliko primera rudimentarnih organa kao i njihovo evolucionističko filogenetsko tumačenje, ali će biti predstavljeni i suprotni argumenti.

Rudimentacija kao degenerativna mikroevolucija

Već prilikom poređenja jedinki, koje pripadaju istoj vrsti ili istom osnovnom tipu, mogu se videti organi i strukture sa različitim stepenom razvijenosti. Mnogi rudimenti nastaju degeneracijom u okviru vrste – odnosno granica osnovnog tipa u toku nekog kratkog vremenskog perioda (degenerativna mikroevolucija). Zato oni ne predstavljaju potvrdu za makroevoluciju i razumljivi su i u okviru modela osnovnog tipa (→ II 3). Kao tipičan primer navode se zubi umnjaci kod čoveka. Može se poći od toga, da su prvobitno bila u funkciji i korišćena sva 32 zuba. Razlog da današnjem čoveku nisu neophodni umnjaci moguće da je u vezi sa njegovim promenjenim načinom ishrane. Zato je »degenerati-

Prekoračenje granice: Teološki argumenti u evolutivnoj biologiji

U tumačenju rudimentarnih organa često se pominju teološki argumenti, s ciljem da se dokaže kako rudimentarni organi svedoče u prilog evoluciji, a protiv koncepta o stvaranju. Evolucionisti često kažu da u jednom promišljenom i planskom stvaranju ne bi bilo mesta za beskorisne ili nesvrshodno izgrađene organe. Očigledno je da u ovakvoj argumentaciji bitnu ulogu igraju ljudske predstave o tome, kako bi Tvorac morao da stvara živa bića. Osim toga prećutno se implicira, da je danas empirijski dostupno stanje stvari identično sa izvornim stvaranjem, a Biblija tvrdi da su se od vremena stvaranja pa do danas odigrale mnoge značajne promene u životnoj sredini i na živim bićima (pad u greh, pojava trnja i korova, promena načina ishrane, potop itd, komentar prevodioca). Kako nauka o stvaranju tumači rudimentarne organe, izloženo je u VII 17.4. Ali i bez tog tumačenja, lako je osporiti evolucionističko shvatanje, da ima organa koji nemaju funkciju, kao što će to biti objašnjeno u ovom odeljku (V.9.5.1).

»razvoj ovog zuba, kutnjaka, bio moguć i nije bio štetan. Kako sa ovakvim razvojem nije paralelno išla i neka promena strukture koja bi predstavljala evolutivni napredak, u ovom primeru ne može biti govora o makroevolutivnoj promeni.

Kržljanje umnjaka je inače različito kod različitih rasa. Naročito su retardirani umnjaci mongolske rase. Fosilni ljudi imali su funkcionalne umnjake.

Slični tokovi degenerativnog razvoja na drugim organizmima mogu voditi do veće podložnosti bolesti. U tom smislu mogu se posmatrati sve takozvane »civilizacijske bolesti« kao npr. slabost diskusa, preponska kila, hemoroidi, proširenje vena i spušte na stopala. Ovi primeri nemaju ništa zajedničko sa »greškama u konstrukciji«, kao što to misli zoolog R. RIDL (Ridl) 1984, s. 192), već sa »nepravilnim korišćenjem«. Ako se neki tehnički aparat ne koristi pravilno, usled toga nastali kvarovi ne mogu se svesti na propuste u konstrukciji. Čovek je, istina, mnogo više od jednog uređaja, ali njegovo dobro telesno stanje zavisi i od stila života.

U engleskom, ali delimično i u nemačkom govornom području pod pojmom »rudiment« odnosno »rudimentaran« podrazumeva se jedna još nerazvijena struktura, koja se u toku ontogeneze (→ V.10) tek mora istaći. Engleski izraz za nemački pojam »rudimentarni organ« glasi »vestigial organ«, u prevodu »organ u tragovima«. Prema tome ovaj izraz upućuje na zakržljale organe za koje neki biolozi veruju da su samo anatomske ostatke ranijih istorijskih funkcija.

Mikroevolutivnom degeneracijom nastali su verovatno i rudimenti krila kod buba trčuljaka i insekata koji žive na vetrovitim ostrvima, kao i gubitak vida kod pećinskih riba (→ III 5.2.5). Ovde se možda mogu ubrojiti i rudimenti prašnika, kao na primer kod nekih usnatice (Scrophulariaceae). Takođe su mnogi rudimenti u načinu ponašanja objašnjivi u okvirima mikroevolucije: na primer pojava, da se psi pre spavanja okrenu oko sebe, evolucionistički se tumači kao rudiment ranijeg smislenog načina ponašanja, naime uveravanja, da ne pretili opasnost. (Verovatnije je da je u pitanju refleksni pokret kojim su psi, dok su živeli u travnatim prerijama polegali travu pre spavanja. Taj refleks može biti rudiment iz prošlog vremena, ali je unutar tipa pasa i ne može služiti kao dokaz značajnijih evolutivnih promena, komentar prevodioca.)

Rudimentarni organi koji se ne mogu tumačiti mikroevolucijom

Kod do sada navedenih primera kržljanja, degenerativni proces nije bio povezan sa kompenzacijom putem novog organa, čiji bi nastanak morao biti proizvod makroevolucije.

Međutim, svi rudimentarni organi ne mogu se tumačiti samo degeneracijom. U mnogobrojnim slučajevima imamo komplikovanu sliku. Poznati primer za to su karlične i butne kosti kitova (slika 9.19) koje izgledaju rudimentarno. Ove kosti koje bi bilo bolje označiti kao abdominalne kosti (trbušne kosti) tumačene su kao ostaci pretpostavljenih kopnenih predaka ovih sisara. Teorija evolucije ovde tvrdi, da je u procesu prelaza na život u vodenoj sredini istovremeno sa kržljanjem ekstremiteta i karličnih kostiju usledio preobražaj velikog dela tela. Ovaj preobražaj bi bez sumnje bio u domenu makroevolucije, odnosno kržljanje starih struktura i formiranje novih, ovde kao da idu uporedo.

Kako se može dokazati da je do ovog preobražaja stvarno došlo? Teorija evolucije navodi dva argumenta:

1. Nefunkcionalnost: neki organ koji ne funkcioniše morao je po teoriji evolucije ranije da bude sposoban za funkciju. Time se nefunkcionalnost izjednačava sa kržljanjem.

2. Poređenje homologije (→ V.9.1) vrsta sa i vrsta bez određenog rudimenta. Pošto kit ima kosti koje odgovaraju pojedinim kostima zadnjih ekstremiteta kopnenih sisara, teorija evolucije pretpostavlja, u skladu sa verovanjem u zajedničko poreklo, da je došlo do gubitka funkcije i kržljanja zadnjih ekstremiteta kod predaka kitova.

* DR. JACK CUZZO TO POVEZUJE SA BIVJANIĆEM DA LUBIJE TV. NEUROFIZIOL. ČOVJEKA POKAZUJU

Ovi tipovi argumenata u daljem tekstu biće detaljnije razmatrani.

Nepostojanje funkcije teško je dokazati

Argument nefunkcionalnosti stoji pod znakom pitanja, jer je nefunkcionalnost empirijski skoro nemoguće dokazati. Prirodnjak u principu može da utvrdi da samo u nekim slučajevima *još nisu otkrivene* funkcije, ali ne, da ih uopšte nema. Ako se prihvati mogućnost neshvaćene funkcionalnosti nekog organa, to može biti podstrek, da se otkrije nepoznata funkcija. »Nefunkcionalnost« ne može biti argument protiv stvaranja, jer nije jasno kako bi mogla da bude utvrđena.

Primeri

Kod najvećeg broja organa koji su uvršteni u rudimentarne, dokazane su funkcije, često čak važne po život. Navešćemo neke primere.

Već pomenute rudimentarne *karlične* i *butne kosti kitova* služe kao vezivna mesta za muskulaturu polnih organa i jaku muskulaturu čmara. Njihov zadatak je da spreče da se usled visokog hidrostatskog pritiska u većim vodenim dubinama istisne crevni sadržaj. Dakle ne može biti govora o nefunkcionalnosti, jer bez ovih kostiju kitovi ne bi mogli dobro da rone i ne bi se mogli čak ni razmnožavati.

Kandže boe i pitona (»rudimenti« ekstremiteta) su od pomoći prilikom kretanja ovih zmija po granju i služe kao pomoćni organi prilikom parenja.

Embriionalni *začeci zuba* kod (pravog) kita koji nikada ne postaju pravi zubi, igraju kao i kod svih sisara važnu ulogu prilikom formiranja kostiju vilice. Isto važi i za začetak gornjih sekutića koji ni-

kada ne probijaju gornju vilicu kod preživara. Ove i druge ontogenetske strukture, koje se predstavljaju kao »rudimenti«, označene su zbog toga i kao *palingeneza* (istorijski otisak utisnut u individualno razviće; uporedi V. 10.3.2).

Slabo razvijena *krila* kod ptice *kivi* (*Apterygidae*) (slika 9.20) služe za održavanje ravnoteže. Često se govori o »ostatku krila«, međutim pri tome se radi već o evolucionističkoj *pretkonceptiji*, koja se zasniva na *uverenju* (koje nije dokazano) da su preci kivi nekad mogli da lete. Krila, međutim, ne služe samo za letenje.

Konačno da pomenemo još i *rudimentarno ponašanje*: jeleni (*Cervus elaphus*) prilikom pretnji pripadnicima iste vrste povlače gornju usnu uvis, kao što to čine mnogobrojne životinje sa ostrim očnjacima. Međutim, ovi zubi kod jelena su veoma mali. Kako se gest pretnje i bez vidljivih očnjaka razume, nije neophodno govoriti o rudimentarnom ponašanju.

Višestruka funkcionalnost »rudimentarnih« organa

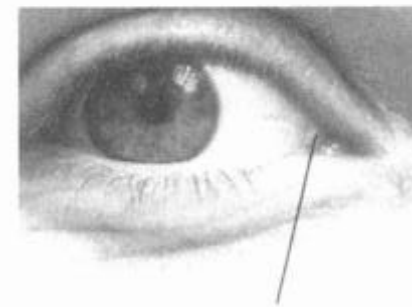
Utvrđivanje nefunkcionalnosti ili neslaganje strukture i funkcije nekog organa je preuranjeno, dok nisu poznati i uzeti u obzir odnosi tokom cele ontogeneze. Rezultati proučavanja individualnog razvoja (→ V. 10) ovde su naročito poučni. Da ne predstavljaju iznimku, pokazuje sledeći primer:

Mnoge *pećinske ribe* imaju zakržljale oči (→ III 5.2.5). Poznato je da se kod vrste *Astyanax mexicanus* začetak oka najpre normalno obrazuje. Za vreme daljeg individualnog razvoja dolazi do kržljanja već začelih pojedinih struktura. Ovaj neobičan nalaz je razumljiv, jer začetak oka ima fiziološko značenje za oblikovanje glave. Oko je kod ove pećinske životinje u svojoj funkciji opažanja očigledno veoma ograničeno, ali makar u ranim fazama raz-

Slika 9.19. Desno: rudimentarna karlica kod glavate ulješure i još dve vrste kita. Kod najnižeg primera vidimo i prisustvo rudimenta butne kosti. Leva slika pokazuje položaj rudimentne karlice u telu kita. Prema istraživaču kitova Arviu (ARVY) rudiment karlice ne može se homologizirati sa karličnom kosti kopnenih sisara; Arvi zato ove kosti označava kao »abdominalne kosti«. (Muzej dvorac Rosenstein, Stuttgart /Rozenštajn, Štuttgart)



Slika 9.20. Kivi, ptica iz australijskih regiona koja ne može da leti. Način života kiviya odgovara načinu života malih sisara. Vrste ptica nesposobnih za letenje postoje naročito na ostrvima, jer tamo najčešće živi malo prirodnih neprijatelja. (Muzej Schloss Rosenstein, Stuttgart /Šlos Rozenštajn, Štuttgart)



Slika 9.21. Koža migavica, »rudiment« kod čoveka.

voja ispunjava funkciju oblikovanja glave. Zato se kržljanje može tolerisati samo u meri u kojoj vitalna funkcija obrazovanja glave nije ometana. Kržljanje je dakle ograničeno.

Ovaj primer, kojem bismo mogli pridružiti mnoge druge, pokazuje da se međuodnosi tokom ontogeneze moraju uzeti u obzir prilikom tumačenja rudimenata, jer neke strukture tela u ontogenezi imaju određene funkcije, koje se na razvijenom organu više ne uočavaju i ne vrše.

Dakle, ista struktura istovremeno može obavljati različite funkcije. Ovo se može smatrati opštim principom razvića: organi u toku individualnog raz-

voja po pravilu ispunjavaju više funkcija istovremeno ili jednu za drugom.

U evolutivnom modelu takva zapažanja ponekad se interpretiraju kao »zaobilazni razvoji« ili »rekapitulacioni razvoji« (vidi gore). Međutim, ako kao što je to mnogo puta već pokazano, za ove »zaobilaske« postoji ontogenetska fiziološka nužnost, ova interpretacija nije obavezna. Na osnovu ovakvih nalaza neki biolozi su zaključili da »zaobilazni razvoji« moraju biti smatrani indikatorima selektivnog pritiska. Neki fiziolozi razvića pored toga smatraju, da je za određene fiziološke probleme razvoja moguće samo jedno optimalno rešenje,

Rudimentarni organi kod ljudi?

Crvuljak slepog creva je dugo vremena važio kao klasičan primer nefunkcionalnog organa kod čoveka (slika 9.18). Međutim, već dugo je poznato da crvuljak poseduje funkciju odbrane od infektivnih oboljenja i učestvuje u kontroli bakterijske flore u slepom crevu. Crvuljak je važan naročito u prvim godinama života kao organ koji pripada imunom sistemu. Njegova funkcija podseća na funkciju krajnika, i zbog toga se naziva i »krajnik debelog creva«. Ptice, gmizavci i neki sisari poseduju treći kapak oka, providnu *kožu migavicu*. Ona može da se od unutrašnjeg ugla oka povuče kao zaštita preko očne jabučice. Kad ptica leti koža migavica funkcioniše kao brisač. »Rudimentarna« koža migavica kod čoveka (slika 9.21) ispunjava svrhu, sakupljanja stranih materija koje padnu na očnu jabučicu, da bi ih u uglu oka povezala u lepljivu masu. Sa tog mesta mogu se lako ukloniti, a da ne izazovu oštećenje oka.

Trtična kost kod čoveka takođe se često smatra »rudimentarnim ostatkom« repa. Potrebna je za učvršćivanje različitih mišića karlice i zglobova kukova, koji nose unutrašnje organe karlice i neophodni su za uspravan hod. Pokretljivost, koju trtična kost poseduje naročito kod žena zbog rađanja, odlučujuća je u procesu porođaja. Nešto istaknuti očnjaci isključeni su kao mogući primeri rudimentarnih organa, zbog toga, što su teorijom evolucije prihvaćeni poslednji životinjski preci čoveka, izumrla vrsta čovekolikog majmuna *Australopithecus* (→ VI 14) imali manje očnjake od ljudi.

Takozvane Darvinove *ušne kvržice* (slika 9.22) imaju važnu funkciju prilikom prijema zvuka.

Ukrštanje jednjaka i dušnika zbog opasnosti od gušenja hranom, smatra se pogrešnom konstrukcijom uslovljenom filogenetskom istorijom. Međutim, o tome ne može biti govora, jer kada ne bi bili ukršteni, jednjak

bi bio ispred srca što bi stalno ometalo funkciju gutanja. Ukrštanje osim toga ima neke prednosti: sluz koja dušnikom ide naviše, može se odvoditi u jednjak. Osim toga ova konstrukcija omogućava disanje kroz usta, što je naročito važno za život u vreme oboljenja od jake kijavice i većih napora. Anatomske raspored ovih struktura je inače ontogenetski uslovljen i usklađen (→ V. 10).

Darvinova kvržica



Slika 9.22. Takozvane Darvinove usne kvržice doprinose zajedno sa drugim pregibima i udubljenjima u usnoj školjki sposobnosti prostornog određivanja zvuka.

zbog koga su prividni zaobilasci zapravo »nužni putevi uspešnog razvoja«.

Sličnost kao argument za utvrđivanje rudimentata

»Nefunkcionalnost« se dakle isključuje kao kriterijum za prepoznavanje fenomena kržljanja. Zbog toga se ovaj kriterijum sve ređe koristi u procesu obrazlaganja kržljanja. U mnogobrojnim slučajevima umesto argumenta nefunkcionalnosti u ovu svrhu koristi se argument poređenja homolognih organa (→ V. 9.1). Upoređuju se dve vrste, od kojih jedna ima potpuno razvijen homologni organ, a druga ga poseduje u rudimentarnoj formi. Možemo se ponovo poslužiti primerom kitova. Njihove abdominalne kosti (slika 9.19) u poređenju sa homolognim delovima skeleta kopnenih kičmenjaka takođe imaju funkcije, ali one su drugačije nego kod »homolognih« karličnih kostiju kopnenih sisara.

Evolucionistička argumentacija glasi: Rudimentarne karlične kosti i butne kosti kitova imaju doduše specifičnu funkciju, ali postoji *homologna sličnost* ovih struktura sa odgovarajućim kostima kopnenih sisara. Time se ova *sličnost* vrednuje kao argument u prilog povezanosti porekla. Dakle, stvarni argument je ovde posmatranje sličnosti, koja međutim, kao što je to pokazano u V. 9.1.3. ne predstavlja nezavisnu potvrdu za makroevoluciju. (Uz argumentaciju u okviru modela stvaranja → VII. 17.4)

Delimičan gubitak funkcija?

Evolucionisti sada tvrde da se rudimentarni organi mogu prepoznati po tome, što u odnosu na ranije stanje imaju još *preostale* funkcije. Kitove abdominalne kosti daju ponovo odgovarajući materijal za ovaj argumenat. *Gubitak* funkcije prihvaćen u ovom slučaju teorijom evolucije, polazeći od karlice i ekstremiteta kopnenih kičmenjaka, nije stvar opažanja, već tumačenja *pod pretpostavkom* teorije evolucije. Na osnovu današnjih skeleta nije moguće uočiti ili tvrditi, da su abdominalne kosti u pretpostavljenim precima kitova bile formirane kao karlični kostur. Ovo tumačenje je u kontekstu teorije evolucije *moгуće*, ali nije obavezno. Isto tako, ovde se može prihvatiti da su abdominalne kosti bile stvorene (sa specifičnim razlikama među vrstama i rodovima) onakve kao što su i danas, na način koji je za život kitova odgovarajući i na osnovu današnjeg načina života razumljiv.

9.5.2. Atavizmi

Strukture, koje se kod pojedinih jedinki neke vrste, formiraju samo povremeno a koje po teoriji

evolucije treba da predstavljaju evolutivne tragove predačkih osobina, nazivaju se **atavizmi** (lat. *atavus* = praded). Govori se o »regresiji« (vraćanju) na ranije faze evolucije. Kao atavizmi koji se sreću kod čoveka, navode se veoma izražena dlakavost, rep i prekobrajne bradavice na grudima.

Kao i »rudimenti« ni atavizmi ne daju argumente u prilog progresivnoj evoluciji. Osim toga atavizmima se ne proglašavaju sve nakaznosti nego samo one koje bi se mogle uklopiti u pretpostavljenu evoluciju, ako pokazuju sličnost sa pretpostavljenim precima dotičnog organizma. Međutim, većina pojava nakaznosti ne mogu se interpretirati kao vraćanje na ranije evolutivno stanje, na primer viljuškasta rebra, rasečena usna, šest prstiju, formiranje dve glave ili pete noge itd. Ove nakaznosti očigledno ne ukazuju na ranije stadijume u istoriji rodova. Interpretacija nakaznosti kao atavizma je dakle moguća samo, ako se unapred (*pretpostavi*) određeni evolutivni tok, pa se iz te pretpostavke izvedu zaključci o tome koje se nakaznosti uopšte mogu tumačiti kao vraćanje u predašnje faze evolucije. Zato se atavizmi ne mogu smatrati dokazima u korist filogeniji. Činjenica da samo nekoliko nakaznosti podseća na osobine pretpostavljenih evolutivnih predaka posmatranog organizma, nije naročito značajna i nije iznenađujuća s obzirom na mnoge morfološke sličnosti među vrstama.

Primer atavizma kod životinja su dodatni prsti kod konja (slika 9.23). U ovom slučaju jedna morfološka struktura, verovatno mutacijom u regulaciji gena, formira se dva puta. Osim toga, među fosilnim »konjima« poznate su samo forme sa tri i četiri prsta, a nijedna sa dva.

Primena atavističke interpretacije može dovesti do besmislenih zaključaka, kao što to pokazuje sledeći primer. Četvorokrlna vinske mušice-mutan-ti (→ slika 5.11) često se pominju kao argument za to, da dvokrlni insekti (Diptera), (muve i komarci), potiču od četvorokrlnih predaka. Formiranje četiri krila ocenjuje se kao atavizam. Međutim, postoje i mutanti vinskih mušica sa četiri njihalice, a bez krila. (Dvokrlni insekti imaju parni organ čula ravnoteže, njihalice



Slika 9.23. Atavizam dodatnog prsta i kopita kod konja (Prema MAYER & DAUMER 1981).

ili haltere, koji se anatomske izvode iz drugog para krila koji kod ovih insekata nedostaje. Tako teorija evolucije smatra da su njihalice nastale evolutivnom modifikacijom drugog para krila kod četvorokrlnih predaka muva i komaraca, komentar prevodioca.) Četiri njihalice bez krila su beskorisna »konstrukcija«, koja zasigurno nije upotrebljiva kao argument u prilog istoriji predaka dvokrlnih insekata. Kao prilikom formiranja četiri krila, i ovde se radi o mutaciji u razvoju, koja se mora shvatiti bez istorijskih konsekvenci.

Eventualno bi se patrljci zadnjih ekstremiteta kod kitova mogli razmatrati kao atavizmi. Međutim, i oni se mogu tumačiti kao nakazna »kopija« delova prednjih ekstremiteta. Iako teorija evolucije u objašnjavanju atavizama govori o aktivaciji evolutivno »uspavanih gena«, koji se »greškom« aktiviraju i time stvaraju atavizme, sve je više podataka koji ukazuju da su u pitanju mutacije koje nemaju istorijski kontekst. Čak i da nije tako, sama teorija evolucije predviđa da geni koji više nisu u funkciji podležu brzom nakupljanju mutacija, jer nisu pod selektivnim pritiskom. Takvi geni više ne bi mogli biti »probudeni« u kasnijim fazama evolucije, jer bi informacije koje su nosili, dok su funkcionisali, bile izgubljene. Iako evolucionisti prikazuju četvorokrlnu mušicu kao primer atavizma, jer im to odgovara, zaboravljaju pravilo da atavistička struktura nije zamena za neku drugu strukturu (kod vinske mušice: zamena za njihalice), već se *dodatno* javlja. Tako se vidi da ni sami evolucionisti često ne barataju pojmovima koje upotrebljavaju da bi argumentovali svoja verovanja.

Za interpretaciju nakaznosti u smislu atavizma, važi isti zaključak koji smo doneli razmatrajući rudimentarne organe: sva tumačenja su preuranjena, dok ne bude poznata genetička, fiziološka i embriološka pozadina fenomena.

9.5.3. Zaključci

1. Organi pod određenim uslovima sredine mogu rudimentirati i time delimično ili potpuno izgubiti svoju funkciju. Međutim te pojave su u potpunosti u domenu mikroevolucije i to regresivne.

2. Mnogi od takozvanih »rudimentarnih organa« imaju funkciju, koja je otkrivena tek detaljnim ispitivanjima. Sličnosti ovih organa sa organima pret-

postavljenih istorijskih predaka ne predstavlja nezavisni dokaz makroevolucije (→ V. 9.1.3).

3. Neke povremeno nastale nakaznosti mogu se interpretirati kao atavizmi. Međutim, ova interpretacija primenjiva je samo u iznimnim slučajevima, zbog čega atavizmi ne predstavljaju nezavisni dokaz u prilog evoluciji. Pojava atavizama može se objasniti i bez evolucionističke pretkonceptije.

9.6. Parazitologija

Kao argumenti u prilog evoluciji ponekad se navode i nalazi iz parazitologije. Mnogi paraziti su strogo prilagođeni sasvim određenim domaćinima i obično ne prelaze na drugu vrstu domaćina. S druge strane, srodne vrste domaćina često imaju veoma srodne vrste parazita. Pomoću tih činjenica moguće je zaključiti da je evolucija domaćina i njihovih parazita paralelno tekla. Pri tome se smatra, da parazit u svom prilagođavanju uvek malo zaostaje za promenama kojima podleže domaćin. Bliska srodnost parazita dozvoljava dakle donošenje zaključka o srodnosti domaćina.

Navedimo dva primera: jedan rod vašaka parazitira na južnoameričkim lamama i kamilama iz starog sveta. S druge strane, zajedničke ili slične vrste parazita napadaju i čoveka i neke vrste čovekolikih majmuna. Evolucionisti ove nalaze smatraju argumentima o zajedničkom poreklu lama i kamila, s jedne strane, i čoveka i čovekolikih majmuna, sa druge strane.

Pomenute činjenice ne mogu se prihvatiti kao dokazi evolucije. Glavni argument je i ovog puta argument sličnosti, za koji je kritika već kazala svoje u V. 9.1. U pojedinačnim slučajevima se uz to na osnovu molekularno bioloških studija pokazalo, da su domaćin i parazit morali imati razdvojenu evolucionu istoriju; navedeni argument dakle ni u okviru tumačenja evolucije nije opšte važeći. Osim toga zaostajanje evolucije parazita za evolucijom domaćina paleontološki se po pravilu ne može dokazati; naprotiv: često se pokazuje zajednička egzistencija domaćina i parazita od prvog pojavljivanja u fosilnom zapisu.

Kako je uopšte došlo do česte pojave parazitizma, je istorijsko pitanje i na njega se ne može sa sigurnošću odgovoriti metodama prirodnih nauka (→ I.1 2). Primer nastanka *endoparazitizma* (paraziti-



Slika 9.24. Pseća pantličara sa jednostavnom unutrašnjom građom tela (prema GORTZ 1988).

zam u unutrašnjosti organizma domaćina, slika 9.24) čini problem jasnijim:

Endoparaziti (na primer gliste) prilagođeni su za sasvim neobične uslove života: moraju pre svega biti »imuni« na probavne sokove svojih domaćina i na nedostatak kiseonika. Gliste uzimaju hranu u rastvorenom obliku kroz površinu tela; ova je povećana izražajima (mikrovili). Na svom prednjem delu imaju organe za prianjanje kojima se mogu usidriti u zid creva domaćina. Neki paraziti imaju komplikovanu smenu generacija, koja je često povezana sa promenom domaćina. Prelaz na parazitski način života objašnjava se predaptacijama (preprilagodavanjem, → III. 6.3.2): »Srodnicima parazitskih vrsta koji žive na otvorenom, skoro bez izuzetka daju prednost sredini u kojoj ima mnogo produkata raspadanja organskih materija i u kojoj je prisutan proces truljenja. I u takvoj sredini javlja se nedostatak kiseonika, fermentacija i povišena

temperatura, koju oslobađaju procesi truljenja. Truležno blato, istruleli delovi biljaka, ekskrementi i strvine stvaraju slične uslove, koji postoje i u crevu. Tako sebi možemo predstaviti, kako su se prve slobodne, žive gliste preselile u unutrašnjost životinja i zadržale se u ovom novom životnom prostoru.« (HOFF & MIRAM 1979, s. 54) Navedena argumentacija predstavlja potrebne, ali ne i dovoljne uslove za odlučujući prelaz na parazitski način života, jer su uslovi u želucu domaćina još uvek znatno manje gostoljubivi nego u gomili smeća.

Kako kod parazita pored kržljanja nekih organa ili kompletnih sistema organa (na primer kržljanje sistema za varenje) ima i novoformiranih organa, koji omogućavaju parazitski način života, paraziti se ne mogu jednostavno smatrati produktima degeneracije. Prema proceni autora u mnogim slučajevima nema objašnjenja nastanka parazitizma ni sa stanovišta učenja o stvaranju ni u teoriji evolucije.

10. Embriologija i istorija porekla

U toku ranog individualnog razvoja višćelijski organizmi pokazuju duboke promene svoje morfologije i svojih funkcija. Ernst Hekel (Ernst HAECKEL) je postavljanjem »biogenetskog zakona« želeo da ukaže na podudaranje toka hipotetičke filogenije i ontogeneze (razvoj od jajne ćelije do odraslog organizma). Međutim, sve je više argumenata koji pokazuju da ovakvo povezivanje istorijskih pretpostavki i pojedinačnog embrionalnog razvoja nije u skladu sa činjenicama.

Važan izvor za razumevanje osobina života su ispitivanja, koja prate put formiranja višćelijskih organizama iz jedne jedine ćelije. Nasuprot filogenezi, kod koje je predmet ispitivanja hipotetički pretpostavljen i dogodio se samo jednom, kod ontogeneze se radi o procesu formiranja potomaka koji je reproduktibilan i dostupan posmatranju (uporedi tabelu 10.1). Ove procese proučava grana biologije, **embriologija**. Na primer, jedan od reproduktivnih prirodnih fenomena koje istražuje embriologija je i formiranje složenog organizma sisara iz jedne nediferencirane oplodne jajne ćelije.

Iz praktičnih razloga razlikujemo dva područja embriologije: **deskriptivna** (opisna) embriologija i **kauzalna** odnosno eksperimentalna embriologija. Kod prvog smera istraživanja radi se o čisto formalnom, plastičnom opisu procesa razvoja nekog organizma. Osim toga izvode se i poređenja toka razvoja embriona kod različitih vrsta. Kauzalna embriologija nastoji da razjasni sklopove uzroka procesa embrionalnog razvoja, rasta i diferenciranja. Razumevanje razvoja jedne jedinke (ontogeneza) moguće je samo iz zajedničkog pregleda rezultata obe embriološke discipline.

Embriologija ima važnu ulogu i za pitanje istorije živih bića. Može li put razvoja pojedinih organizama važiti kao kopija pretpostavljene istorije evolutivnog razvoja? Da li su privremeno nastale



Tabela 10.1. Poređenje između ontogeneze (individualni razvoj) i pretpostavljene filogeneze (istorijski razvoj čitavih taksona) pokazuje nekoliko osnovnih razlika. Obe crvene strelice i upitnik odnose se na pitanja razmatrana u ovom poglavlju, da li se na osnovu ontogeneze može zaključiti nešto o filogenezi i obrnuto.

Ontogeneza

Rezultat

Nastajanje principijelno identičnih potomaka iste vrste kojoj su pripadali i preci.

Proces razvoja

Stalno je prisutan u populaciji, ponavlja se, moguće je neposredno istraživanje.

Vrsta razvoja

Proces koji je dostupan posmatranju, polazi od jedne specijalizovane roditeljske ćelije, programiran je, ciljno upravljen i kontrolisan.

Trajanje razvoja

u toku života jedinke (dani ili meseci).

Mehanizmi

Vremenska i prostorno usaglašena genetička i epigenetička uzajamna dejstva (interakcije između embriona i spoljašnje sredine) na osnovu već ranije definisane kaskade genetskih informacija.



Filogeneza

Rezultat

Nastanak današnjih vrsta iz drugih predačkih vrsta.

Proces razvoja

Hipotetički, jednokratni, istorijski proces, o kome je moguće donositi posredne zaključke.

Vrsta razvoja

Ima hipotetički tok, jer polazi od jedne odnosno više primitivnih ćelija, bez unapred definisanog pravca, bez cilja, nekontrolisano.

Trajanje razvoja

Sve vreme pretpostavljenog trajanja života (milijarde godina).

Mehanizmi

Neispravljene promene postojećih genetskih i epigenetskih informacija (mutacije) i proizašli fenotipovi favorizovani prirodnim odabiranjem (selekcija).

strukture (na primer ždrelni lukovi kod embriona čoveka) ostaci osobina filogenetskih predaka (ovde: škrge riba)? Da li je moguće dokazati uzročnu povezanost istorije i ontogeneze?

Da li embrionalni mehanizmi razvoja predstavljaju istovremeno i tačku kritike evolutivnih mehanizama promenljivosti vrsta? Ovim pitanjima bavićemo se u ovom poglavlju prvenstveno na primeru ljudske ontogeneze.

10.1. Šta je ontogeneza?

Ontogeneza je kod sisara individualni razvoj jednog organizma do njegovog rođenja, pokrenut spajanjem majčine jajne i očeve semene ćelije (oplođenje). Delimično se ovaj pojam primenjuje i u razmatranju razvoja mladih posle rođenja (do polne zrelosti) ili na čitav život organizma do njegove smrti.

Ontogeneza čoveka (do rođenja) deli se obično u tri faze. Prve dve nedelje nakon oplođenja predstavljaju vreme **blastogeneze**. U ovom periodu ranog razvoja dešava se transport ljudskog zametka kroz jajovod i implantacija u zid materice. Pri tome se posle više ćelijskih deoba formira loptasti blastocist (slika 10.3). Na jednom polu blastocista počinje da se formira ćelijsko zadebljanje, prvi diferencirani deo čovekovog embrionalnog tela, iz koga se, pored ostalog, razvija mehurić ispunjen plodovom vodom (amnionska duplja), placenta i neuralna ploča.

Drugi **embrionalni period**, traje od 3. do 8. nedelje trudnoće. U ovoj fazi začinju se svi ljudski organi i formira »oblik tela«. U ovoj fazi, u kojoj se



Slika 10.1. Ljudski embrion, star šest nedelja. Veličina 8 mm (Zbirka Blechschmidt)

čovek naziva **embrion**, je značajno (slika 10.1) formiranje posteljice (placenta), koja garantuje održavanje životnih funkcija embriona u majčinom telu (ishrana, disanje, lučenje hormona itd).

Poslednja i najduža faza ontogeneze od 9. do 40. nedelje trudnoće naziva se **fetalni period** (slika 10.2). Obeležen je rastom i funkcionalnim sazrevanjem pojedinih organa i delova tela **fetusa** i završava se rođenjem.

Za normalan tok ontogeneze neophodne su mnogobrojne, vremenski i prostorno precizno usaglašene interakcije na ćelijskom nivou, na nivou tkiva i organa. Različiti specifični procesi dešavaju se u majčinom telu, telu embriona, a neophodne su i njihove interakcije. Centralnu ulogu u razvoju morfoloških struktura i funkcija poseduje genetički materijal deteta, koji sadrži očeve i majčine nasledne informacije koje su u detetu zastupljene sa istim udelom (50% : 50%). Naslednost informacija sadržana u 46 hromozoma ne predstavlja jedini izvor informacija potrebnih za procese embriogeneze. Veoma su bitni i proteini smešteni u telu (citoplazma) jajne ćelije, kao i složeni površinski molekuli ćelijskih membrana, koje služe sa jedne strane kao odašiljači, a sa druge strane i kao prijemnici (receptori). Ovi molekuli mogu da registruju i pam-

Slika 10.2. Ljudski fetus, star 15 nedelja, Veličina 7cm (LENNART NILSSON, Kako nastaje dete /Mozaik-izdavačko preduzeće/.



Slika 10.3. Presek ljudskog blastocista, prečnik 0,2 mm, star 4 dana. Iz prepoznatljivog ćelijskog zadebljanja (levo na slici) nastaje pored ostalog neuralna ploča, prvi začetak čovekovog embrionalnog tela. (Zbirka Blechschmidt).

Učenje o hijerarhiji prirode prema Johanu Fridrihu Mekelu

»Postoji period u kome embrion najveće životinje, kao što je rekao već i Aristotel, ima samo obličje crva. ...Nezavisno od pojavljivanja organa, zbog nedostatka unutrašnjeg skeleta od kostiju, embrion ipak ostaje još neko vreme crv i mekušac i tek kasnije stupa u red kičmenjaka ... Kompletan oblik tela osim toga svrstava embrion u najranijoj fazi, takođe, na jedan neobičan način više na stranu riba i gmizavaca.« (MECKEL 1811, Prilog uporednoj anatomiji, drugi tom, prva sveska, s. 4f)

te signale mehaničke ili biohemijske prirode koji dolaze iz tela deteta ili majke, mogu da ih prime i dalje da ih odašilju. Vremenski redosled ovih regulatornih procesa i pojedini rezultirajući koraci razvoja za vreme ontogeneze tačno su međusobno usaglašeni. Svaki pojedini član u ontogenetskom lancu je istovremeno posledica prethodnih procesa i uzrok za razvoj drugih struktura i funkcija.

Uprkos bogatom značenju detalja ljudske ontogeneze, ostala su još mnoga otvorena pitanja. Naročito nisu shvaćeni složeni procesi morfogeneze organa.

10.2. Značaj embriologije za početak nauke o poreklu

Do sredine 18. veka pojmom »evolucija« označavana je ontogeneza pojedinačnih organizama. Pod pojmom evolucija podrazumevano je odrastanje ili »odmotavanje« (lat. *evolvere*) neke već u začetku kompletno formirane jedinice (učenje o **preformizmu**).

Ovom pogledu suprotstavio se Kaspar Fridrich Volf (Caspar Friedrich WOLFF; 1733-1794). U svom znamenitom radu »Theoria Generationis« objavljenom 1759. prateći razvoj pileta u jajetu, pokazao je da razvoj nije samo proces odrastanja jednog već preformiranog organizma, već da se radi o mnogostrukim novim formiranjima i prepravkama struktura koje se sukcesivno smenjuju. Njegova **nauka o epigenezi** (epigeneza: nastanak sasvim novih struktura za vreme embrionalnog razvoja)

Čovek
Tetrapodi
Ptice
Ribe
Zmije
Crvi
Insekti
Biljke
Kamenje
Metali
Polumetali
Sumpor
Zemlja
Voda
Vazduh
Vatra

Slika 10.4. Pojednostavljene lestve prema BONNET-u.

označava početak moderne embriologije. Međutim, ova nauka uspešla je da trijumfuje nad idejom o preformizmu tek 50 godina kasnije. Uporedna embriologija osnovana je krajem 18. veka i u svom početku bavila se **lestvicom (linearnim hijerarhijskim ustrojem)** organizacije u prirodi i **tipologijom**. Oba pogleda bila su tesno povezana sa filozofskim idejama (OKEN 1779-1851, GOETHE 1749-1832, SCHELLING

1775-1854). Prema učenju o hijerarhiji u prirodi (slika 10.4) sve biljke i životinje trebalo bi poredati u kontinualnim linearnim nizovima (lestvice) u odnosu na njihov stepen kompleksnosti. Pri tome se težilo usklađivanju sistematike i embriologije sa paleontologijom (uporedi: VI. 13). Embrionalni razvoj čoveka koji je stajao na vrhu svih lestvica, bio je prema Johanu Fridrihu Mekelu (Johann Friedrich Meckel; 1781-1833) sukcesivna rekapitulacija svih organizama koji su po svojoj složenosti ispod njega, i započinjao je jednostavnijim oblicima (mekušci, ribe) napredujući do komplikovanijih (kopnene životinje, majmuni).

Drugi naučnici zastupali su ideju tipologije. Najznačajniji zastupnik ovog učenja na području uporedne anatomije bio je Žorž Kivije (Georges CUVIER; 1769-1832). Prema njemu svi organizmi mogu se svesti na osnovne morfološke tipove. Za zasebne taksonomske nivoe (filum, klasa, red, familija) tražen je odgovarajući tip plana grade. Čuveni em-

Tipologija prema Karlu Ernstu fon Bajeru

»Embrioni sisara, ptica, guštera i zmija, verovatno i kornjača, u ranim stadijumima razvoja međusobno veoma liče, kao i u razvoju pojedinih delova ... Što se više vraćamo u istoriju razvoja kičmenjaka, to nalazimo sličnije embrione u celini kao i u pojedinim delovima.



Tek postepeno, pojavljuju se osobine koje karakterišu osnovne, a zatim one koje karakterišu manje taksonomske grupe kičmenjaka. Iz jednog opšteg tipa formira se dakle specijalniji.« (C.E. v. VAER, O istoriji razvoja životinja, Koenigsberg 1828).

biolog Karl Ernst von Bajer (Carl Ernst von BAER; 1792-1876) okrenuo se 1828. godine odlučno protiv ideje o lestvičastom uređenju prirode i sukcesivnom smenjivanju nivoa organizacije tokom embrionalnog razvoja kičmenjaka. Nasuprot sličnosti embriona pretpostavljao je, da se u razviću nekog organizma najpre javljaju opšta obeležja grada filuma kome pripada, zatim obeležja klase, reda, familije, a tek na kraju da se formiraju specijalne, tipične strukture vrste kojoj pripada. To bi bilo objašnjenje zašto se embrioni kičmenjaka u prvim fazama razvića ne mogu međusobno razlikovati. Bajer nikada nije imao nameru da ovo svoje učenje poistoveti sa nekom vrstom rekapitulacije, kao embrionalnog ponavljanja građe primitivnih istorijskih predaka, u evolucionističkom smislu. Kasnije se, takođe, otvoreno izjasnio protiv Darwinove evolucionističke teorije.

10.3. Hekelovo shvatanje ontogeneze - biogenetski zakon

10.3.1. Ernst Hekel-prirodnjak i filozof

Nemački biolog Ernst Hekel (Ernst HAECKEL; 1834-1919) pripada najplodnijim, ali i najosporavanim istraživačima u 19. i 20. veku. Njegovo posebno zalaganje za Darwinovu teoriju porekla, stvorilo je preduslov za njen pobednički pohod u Nemačkoj. Hekel se nije samo častoljubivo trudio za novu interpretaciju biološkog znanja u svom vremenu, već je odmah ukazao na konsekvence civilizacijskog pogleda na svet koje bi iz toga proizašle. Ekstremno i beskompromisno zastupao je svoju monističku ideju, kojom je samo na osnovu zakona prirode pokušavao da pruži objašnjenja za sva čovekova pitanja. Hekel je fanatičnom revnošću zahtevao da se sve naučne činjenice, interpretiraju u smislu teorije evolucije. Nedostajuće argumente ili naučne činjenice, koje su se suprotile njegovim predstavama filogeneze, pokušavao je da eliminiše čak i krivotvorenjima (koja je delimično sam priznao), slobodnim interpretiranjem i prekomernim uopštavanjem (uporedi: slika 10.6). O svojim crtežima embriona, koji su davno stavljeni pod sumnju, Hekel sam piše (novine Berliner Volkszeitung od 29.12.1908):

»... Želim odmah da uz kajanje priznam, da je jedan mali deo mojih mnogobrojnih crteža embriona zaista falsifikovan. To sam činio tamo gde su postojeći podaci i posmatranja u tolikoj meri nepotpuni ili nedovoljni, da bismo za stvaranje jedne kontinualne slike razvoja bili primorani, da ove praznine popunimo hipotezama.«

Hekelove »ontogenetske teze«

»Ontogeneza ili razvoj organskih individua, kao niz promena forme, kroz koje prolazi svaki individualni organizam kroz sve vreme svoje individualne egzistencije, neposredno je uslovljena filogeneza ili evolutivnim razvojem taksonomske grupe, kojoj organizam pripada.« »Ontogeneza je kratka i ubrzana rekapitulacija filogeneze, uslovljena fiziološkom funkcijom nasleđivanja (razmnožavanje) i prilagodavanjem (ishrana).« (Haeckel 1866, s. 300)

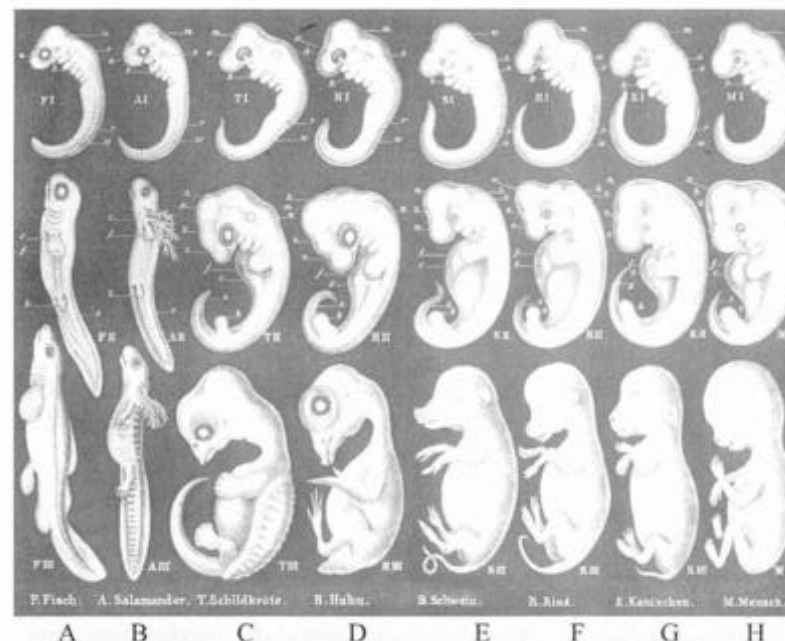
Ovo priznanje je nepotpuno. Anotomi, Hekelovi savremenici, kao V. VAER, RATHKE (1793-1860), REICHERT (1811-1883), KOLLIKER (1817-1905) ili HIS (1831-1904) u 19. veku u svojim radovima u vezi sa embriologijom kičmenjaka ili čoveka izneli su činjenice, koje Hekel nije uzimao u obzir, da bi svoje viđenje stvari mogao da prikaže u javnosti bez zamerki i osporavanja. Bez obzira na ne mali otpor mnogih kolega, Hekelov uticaj na morfologiju i embriologiju ostao je vidan i do našeg vremena. Razlog uglavnom leži u tome, što su u mnogim diskusijama Hekelov naučni rad, kao i njegova ličnost bili poistovećeni sa pobeđonosnim pohodom teorije evolucije.

10.3.2. Osnove Hekelovog biogenetskog razmišljanja

Hekel je u činjenicama individualnog razvoja video »najvažnije nosioce svetlosti za razumevanje naše evolutivne istorije«. Ontogenezu i filogenezu povezao je **biogenetskim zakonom** ili zakonom »prirodne« povezanosti. Međutim, Hekel nije dao jasnu, opšte saglasnu definiciju biogenetskog zakona. U njegovim mnogobrojnim delima postoji mnogo formulacija sa naknadnim dopunama i ograničenjima. Hekel je svoje ideje prvi put predstavio naučnoj javnosti 1866. godine u »generalnoj morfologiji organizama« (2. knjiga, s. 300f) pod naslovom: »Teze o uzročnoj povezanosti biološkog i fi-



Slika 10.5. Ernst Hekel (1834-1919), ratoborni prirodnjak, filozof i umetnik. Hekel je pokušao da sjedini ontogenezu i filogenezu jednim sveobuhvatnim zakonom. (Ernst-Haeckel-Haus, Friedrich-Schiller-univerzitet Jena)



Slika 10.6. Embrioni kičmenjaka kako ih je prikazao Ernst Hekel. Ova ilustracija se često, bez kritike, ponavlja u biološkoj literaturi. Ilustracija sadrži velika pojednostavljenja i izmene kao i nedozvoljena šematizovanja u pitanju stvarne slike pojedinih stadijuma embrionalnog razvoja kičmenjaka. Tadašnje poznavanje načina formiranja embriona kod kičmenjaka i čoveka pri tome je delimično zapostavljano.

A riba, B daždevnjak, C kornjača, D ptica, E svinja, F goveče, G pitomi zec, H čovek. (slika iz »Antropogenija ili istorija razvoja čoveka«) Kako embrioni zaista izgledaju, pokazuju donje slike pileta (levo) i domaćeg zeca (desno). (Iz RICHARDSON et al. 1997, sa dozvolom autora i izdavača; ca. 10 puta uvećano)

letičkog razvoja«. Godine 1872. podigao je ove teze na nivo biogenetskog zakona (Krečni sunderi-Calcspongae, Berlin 1872). Teorijska osnova za biogenetski zakon bilo je napred navedeno, dogmatski zastupano i nepokolebljivo Hekelovo uverenje o ispravnosti Darwinove teorije. »Teorija o evoluciji ne potrebuje radi svoje pune potvrde neke druge dokaze.« (1866, s.294)

Prikazaćemo osnovne teze Hekelove predstave o uzajamnom odnosu koji postoji između ontogeneze i filogeneze.

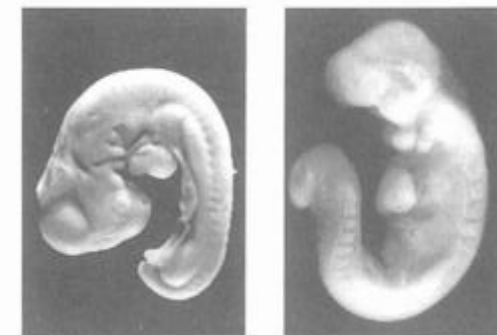
Kauzalne izjave biogenetskog zakona

1. Filogeneza je mehanički uzrok ontogeneze.

Hekel je tok ontogeneze jednog organizma smatrao neposrednim rezultatom njegove evolutivne istorije. Za oba procesa razvoja smatrao je odgovornim iste mehanizme (»nasleđivanje i prilagodavanje«). S tim u vezi je druga teza.

2. Rekapitulacija u ontogenezi prouzrokovana je mehanizmima filogeneze.

U ontogenezi jednog organizma treba da se privremeno javljaju morfološke strukture, koje odgovaraju adultnim obeležjima istorijskih predaka. Ova ponavljanja Hekel je nazvao **rekapitulacije**. Njihovo javljanje je posledica evolucije. Polazio je od toga, da nova obeležja, stečena u toku filogeneze, postaju vidljiva najčešće na kraju ontogeneze. Evolutivno starija obeležja bi nakon toga sve više i više bila potiskivana u raniji stadijum embrionalnog



razvića. (Kasnije je ovaj hipotetički mehanizam nazvan »terminalno dodavanje«.) U ontogenezi višeg kičmenjaka su se zato našla obeležja primitivnih predaka na početku, a neposrednih predaka na kraju individualnog razvoja (uporedi: slika 10.7).

3. Kauzalni mehanizam: nasleđivanje stečenih osobina

Hekel je mislio, da se nasledstvo zasniva na direktnom prosljeđivanju stečenih osobina od roditelja na potomke. (Slično su mislili i LAMARCK i DARWIN, → I 2). Plastidi, naročite organele u okviru ćelije, imaju sposobnost reprodukcije i raspolažu nekom vrstom pamćenja (u obliku periodičnih molekularnih pokreta), koje pod dejstvom uslova sredine, organizam stalno menja i preobražava. Tako promenjene belančevine plastida, koje treba da se putem ćelija zametka prenesu na sledeću generaciju,

dovele bi do nastanka odgovarajućih obeležja prilagođenih promenama u životnoj sredini potomaka.

Deskriptivne izjave biogenetskog zakona

1. *Ontogeneza jedinke predstavlja u kratkim crtama najvažnije promene forme evolutivnih predaka vrste kojoj pripada.*

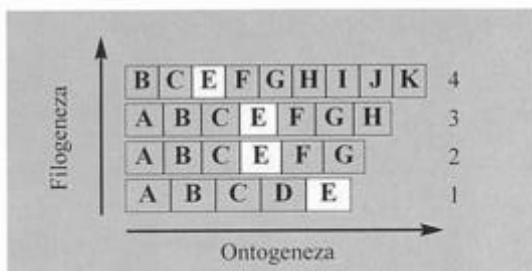
Iz razloga što je prema Hekelu embrionalno razviće svake jedinke uzročno vezano za evolutivni put vrste, embrionalno razviće pruža važne podatke i za rekonstrukciju filogenetskog rodoslova. Prema tome pojedini embrionalni stadijumi predstavljaju odrasle (adultne) forme evolutivnih predaka. Zajedno sa paleontologijom i uporednom anatomijom, tako se može tačno rekonstruisati filogenetski put svakog organizma.

2. Ne postoji potpuno identična kopija filogeneze putem ontogeneze.

»Potpuno i verno ponavljanje filetičkog razvoja u biološkom razviću se briše i skraćuje ... i promeњeno je« (1866, s. 300). Hekel je od početka priznao da embrionalno razviće ne može u svakom detalju važiti kao potpuno identična slika filogeneze. Zato se mora praviti razlika između **palingeneze**, ponavljanja ranijih stadijuma filogeneze tokom ontogeneze (rekapitulacije), i **caenogeneze**, razvića ontogenetski potrebnih, ali za evolutivnu istoriju irelevantnih embrionalnih struktura. Palingenetska obeležja su već navedene recapitulacije. Tu na primer, Hekel ubraja kod ljudi takozvane škržne lukove i začetak repa. Nastanak žumancetne kese, alantoisa, placente, embrionalnog omotača, (na primer amnion) i pupčane vrpce su naprotiv cenogenetske strukture. Hekel je uzeo u obzir i premeštanje izvornog mesta javljanja nekog obeležja (heterotopija) i pomeranje u vremenskom redosledu pojavljivanja organa (heterohronija).

3. Ontogenija predstavlja prvo opšta, a kasnije specijalna obeležja vrste.

Kao važnu dopunu biogenetskog zakona Hekel je označio »zakon ontogenetske veze taksonomski srodnih formi životinja«. Polazeći od tipološkog stanovišta V. Bajera (1828) o zakonu sličnosti embriona, Hekel je rekao sledeće: »Čovek se prema tome u ranim stadijumima razvića ne može razlikovati od embriona ptica i gmizavaca. Ako se vraćamo na još ranije stadijume razvića, ne bi se mogle naći razlike između embriona ovih viših kičmenjaka i nižih kičmenjaka (vodozemaca i riba).« (Antropogonija 1877, S. 295) Na Hekelovim crtežima ova veza izgleda naročito postojana u već napomenutom »pojednostavljenom« smislu (uporedi: slika 10.6).



Slika 10.7. Hekelov princip mehanizma rekapitulacije, prema Guldu (GOULD; 1977), je pojednostavljen. Organizmi 1-4 su filogenetski povezani, odnosno pretpostavimo redosled porekla od 1 do 4 (na primer riba → sisar). Ontogeneze ova četiri organizma teku od *A-E*, *A-G*, *A-H* i *B-K*. Sabiranjem novih stadijuma korak po korak (*F-K*) prema izvornoj ontogenezi (organizam 1) možemo pratiti preobražaj obeležja. Pojedini izvorni embrionalni, odnosno fetalni stadijumi, pri tome bivaju uništeni (*D*, kasnije i *A*); drugi se time pomeraju u raniji stadijum razvika (stadijumi pre *E*). U ontogenezi organizma 4 dakle nastupanje *E* (na primer »škržni prorezi«) predstavljaju rekapitulaciju nekog adultnog obeležja polaznog organizma 1 (na primer škrge).

10.3.3. Zaključci

Polazeći od paradigme »evolucija« Hekel je biogenetskim zakonom hteo da prikaže »usku, izvornu vezu« (Svetska zagonetka 1903, S. 36) između filogeneze i ontogeneze i da istovremeno ubedljivo demonstrira da je posmatranje embrionalnih svojstava siguran vodič za rekonstrukciju evolutivnih rodoslova. Iza ideja biogenetskog zakona i njegovih dopuna, uočljiva su ranija filozofska uverenja (hijerarhija prirode, tipologija) u evolutivnoj filogenetskoj interpretaciji.

Hekel je stvorio deskriptivni i kauzalni sistem argumentacije, koji je izgledao fleksibilno, fascinirajuće i naizgled je mnogo objašnjavao. Iako je imao očiglednih logičkih zamki, kretanja u krug, pogrešnih osnovnih premisa, prenaplašenih zaključaka i tendencioznih ideja, biogenetski zakon je dao uporednoj embriologiji enormni stimulans za istraživanja. Hekel je zajedno sa Karlom Gegebaurom (Carl GEGENBAUR; 1826-1903) nametnuo evolucionističko razmišljanje u Nemačkoj kao jedini prihvatljivi način vrednovanja podataka uporedne anatomije i embriologije.

10.4. Kritika biogenetskog zakona

Od vremena formulisanja biogenetskog zakona bilo je mnoga kontroverzi o njegovoj sadržajnoj i metodičkoj vrednosti za biologiju. Malo istraživača su prihvatili i širili kompletna i nepromenjena

Hekelova shvatanja (KRAUSE, OVERZIER, BOLSCHE). Veći broj biologa uzimao je u obzir samo pojedine ideje, odnosno umanjili su njihov značaj, time što na primer više nije bilo govora o zakonu, već o biogenetskom *pravilu* (WEISMANN, NAEF, REMANE, DE BEER, S.J. GOULD). Jedan ne manje značajan broj naučnika je u svakom pogledu odbijao da prihvati biogenetski zakon (HIS, RUTIMEYER, BLECHSCHMIDT, D.S. PETERS). Kao problematična pokazala se pre svega Hekelova metodski polazna tačka, da se teorija evolucije proglašava dokazanom činjenicom. Ovo je neumitno dovelo do hodanja ukrug pri interpretaciji ontogenetskih podataka.

10.4.1. Kritika kauzalnih izjava

1. Ontogeneza je razumljiva nezavisno od filogeneze.

Hekelova tvrdnja, da su mehanizmi i tok filogeneze neposredno odgovorni za ontogenezu, napadnuta je od strane mnogobrojnih prirodnjaka. Ako bi ova tvrdnja bila tačna, razumevanje embrionalnog preobražaja, procesa diferenciranja i rastenja za vreme ontogeneze bilo bi moguće samo istraživanjem filogeneze. Protiv tog argumenta je već HIS (1868), koji je hteo da procese formiranja organa objasni uzimanjem u obzir mehaničke zakonitosti.

Polja razmene materija prema Blehšmitu

Normalna diferencijacija vrši se u biodinamičkim poljima razmene materija sa prostorno uređenim procesima razmene materija.

Polja razdvajanja (usisna polja) (a): Zone, u kojima za vreme rasta delovanjem spoljašnjih snaga nastaju šupljine. Ubacivanjem epitelnih ćelija u formirane šupljine, na ovaj način se redovno diferenciraju žlezde.

Polja sabijanja (kontuziona polja)
(b): Ovako nastaju rani začeci skeleta kod kojih se pritiskom spolja sabijaju ćelijski spojevi. Na ovaj način u tkivu od koga se razvija hrskavica nastaju karakteristične mlade ćelije hrskavice koje su najpre spljoštenog oblika.

Polja izumiranja (korozijsna polja)
(c): Ako se dva tkiva pritisnu jedno na drugo tako tesno, da među njima nema mesta za krvne sudove, prekida se dovod hrane i kiseonika i ćelije izumiru. Izumiranjem ćelija u ova-

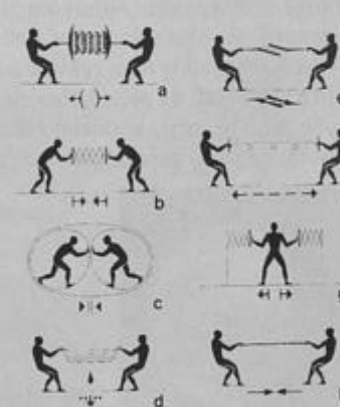
kvim prostorima se formiraju šuplje-
ne koje ispuni telesna tečnost.

Polja zgušnjavanja (denzaciona polja) (d): Nastanak embrionalnog skeleta je praćen gubitkom vode u tim tkivima. Tečnost se ispumpava i tkivo se time zgušnjava.

Klizna polja (detrakciona polja) (e): Polja razmene materija, u kojima tkiva klize jedno preko drugoga podmazana telesnom tečnošću. Polja detrakcije su polja nastanka kostiju.

Polja širenja (dilataciona polja) (f): Zone, u kojima se ćelije na mahove pružaju u određenim pravcima i pri tome se šire. Tako proširene ćelije razvijaju se u ćelije mišića sposobne za kontrakcije.

Polja potiskivanja (distuziona polja) (g): Čelije hrskavice zbog svog izolovanog položaja produkte svog metabolizma teško mogu predati okolini. Nakupljenim produktima razgradnje čelije hrskavice dobijaju



osmotska svojstva, bubre i vrše pritisak na okolno tkivo.

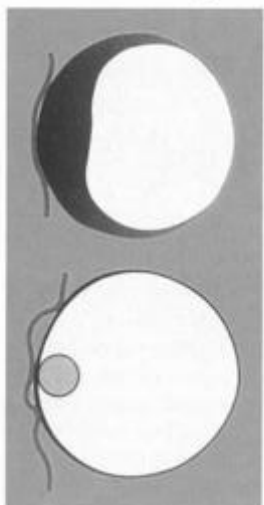
Polja istezanja (retencionna polja)
(h): Tkivo, koje se pritiskom sužava i vertikalnom vučom uz to i isteže, očvršćava i funkcioniše kao potporni aparat. U poljima retencije nastaju tetive i žile.

nja (→ IV. 7) govori protiv biogenetskog zakona. Eksperimentalna embriologija otkrila je, nadograđujući se na mehaniku razvoja koju je postavio ROUX (1850-1924) početkom 20. veka, mnogostruke interakcije prostornog i vremenskog upravljanja procesima razvoja, indukcije i diferencijacije u zajedničkoj skladnoj međuigri genotipa i fenotipa. Ontogeneza je ciljana realizacija od početka *primitivnih* informacija u genetskom (DNK) i epigenetskom prostoru (jedro ćelije, citoplazma, ćelijska membrana) radi proizvodnje jedinice iste vrste. Nasuprot tome, u toku pretpostavljene evolucije ove informacije su tek mutacijama formirane korak po korak. Njihove slučajne, neciljane promene treba da dovedu do strukturnih i funkcionalnih promena vrsta u velikim vremenskim periodima (uporedi delove III i IV kao i tabelu 10.1)

10.4.2. Kritika deskriptivnih izjava

1. Poistovećivanje toka ontogeneze jednog organizma sa njegovom filogenezom nije moguće.

Hekelova tvrdnja, da celokupnost promena morfologije nekog organizma za vreme ontogeneze odgovara evolutivnim promenama kod njegovih predaka, nije se mogla potvrditi uporednim studijama ontogeneze. Već krajem 19. veka su Kejbel (KEIBEL; 1896) i Menert (MEHNERT; 1896) pokazali netačnost takvih paralelizama. Pomeranja vremena pojavljivanja i prostornog položaja pojavljivanja (heterohronija, heterotopija) mnogih organa u ontogenezi, nasuprot njihovom pretpostavljenom filogenetskom nastanku, nisu retke iznimke, već pravilo. Kejbel zbog toga zaključuje: »Ako se osvrnemo na pokušaj, da naše embrione svrstamo u stadijume praribe, ribe, kopnene životinje i stadijum amniota, moramo priznati, da ovaj eksperiment ni-



Slika 10.8. Ljudski blastocist (gore), jasno različit od blastocista rezusa majmuna (dole), u stadijumu implantacije u sluzokožu materice (debela zelena linija). Prelaz debelog zida blastocista u tanki zid je u gornjem delu postepen, a u donjem brz. (Prema BLECHSCHMIDT)

je uspeo. Vremenska pomeranja, može se zapravo reći embrionalne pretumbacije evolucije organa su tako opsežne, da nije moguća zadovoljavajuća podela u predložene stadijume.« (1896, S. 75)

Na osnovu ovih činjenica evolucionisti su dalje morali da se ograniče na to, da se rekapitulacije dokazuju samo još na nivou *organa*. »Ako ima rekapitulacija, one se ni u kakvom slučaju ne odnose na kompletne forme predaka (kao što je Hekel pretpostavljao i što mnogi priučeni evolucionisti i danas pretpostavljaju), već u najboljem slučaju samo na pojedinačne organe.« (SUDHAUS & REHFELD 1992, S. 159)

2. U ontogenezi jedinice nema adultnih obeležja istorijskih predaka.

Jedan drugi često razmatrani problem proizašao je iz činjenice, da nasuprot Hekelovoj ideji, u ontogenezi nema adultnih, već tipično embrionalnih odnosno fetalnih tkiva i organa. Morfološke i fiziološke osobenosti embrionalne strukture ne dozvoljavaju paušalno poistovećivanje sa obeležjima odraslih formi pretpostavljenih istorijskih predaka. Na primer, kod embrionalnog razvoja prednjeg creva kod gmizavaca i sisara, koje se filogenetski izvodi iz škržnog regiona creva riba i vodozemaca, nikada ne nalazimo funkcionalne škrge sa rascepima za povećanje apsorpcione površine ili škržne listiće pretpostavljenih predaka. NAEF (1917) je zbog toga u svom »zakonu konzervativnih predstadijuma« obrazložio, da samo poređenje embrionalnih *začetaka* organa kod jedinki, koje pripadaju istoj filogenetskoj liniji, dozvoljavaju smislene zaključke u vezi sa istraživanjem istorijskog rodoslovlja.

3. Objektivna merila za razlikovanje palingenese i cenogeneze ne postoje.

Nesumnjivo svrstavanje ontogenetske strukture u palingenetske ili cenogenetske ne može se izvesti iz njih samih. »... Odluka, da li se u nekoj određenoj fazi razvoja radi o cenogenezi ili o palingenezi, može se tačno doneti tek onda, ako je poznata filogeneza.« (SIEWING 1987, S. 271) Ovaj preduslov, međutim, nije ispunjen, jer do danas nije dokazana istorija ni jedne grupe organizama »... I sa objektivnom nesigurnošću na ovom polju raste snaga subjektivnog uverenja i time brzopletost naučnih izjava«. (SPEMANN 1915, S. 75) Ova procena je i danas aktuelna.

4. »Od opšteg do specijalnog« nije karakteristika ontogeneze.

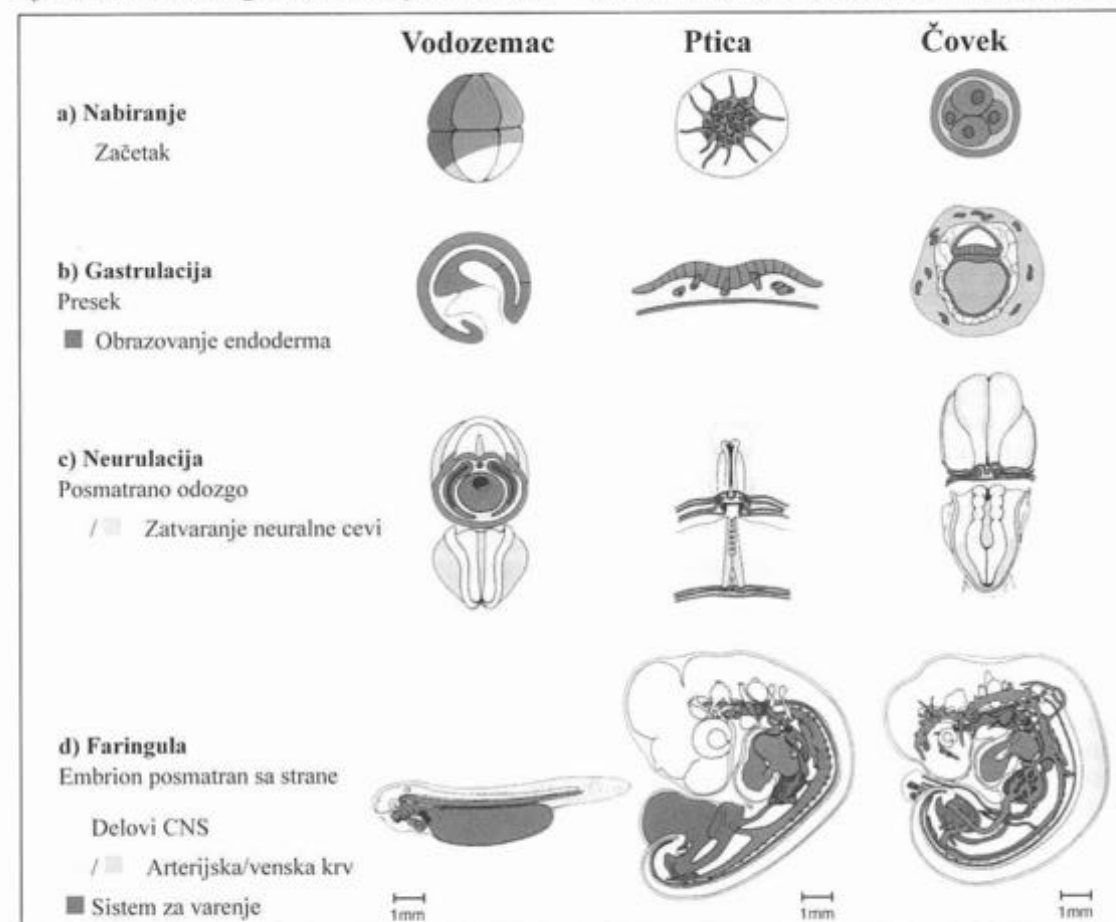
Prilikom poređenja ranijih, »primitivnijih« ontogenetskih stadijuma razvoja različitih organizama, na primer kod kičmenjaka, trebalo bi da postane do-

kaziva sve veća sličnost zametaka (ranije pomenuti zakon sličnosti embriona prema C.E. V. BAER odnosno »zakon ontogenetske povezanosti sistematski srodnih formi životinja«, prema Hekelu). Ontogeneza jedne jedinice se prema tome odvija preko stadijuma, koji su ekvivalentni pojavi sve složenijih organizama u filogenezi.

Važenje ovih teza takođe se mora dovesti u pitanje. Ontogeneza se ne može poistovetiti sa evolutivnim napretkom od opšteg do specijalnog, do pretpostavljene filogeneze. Čak i kad je jednoćelijski zametak, čovek ima 46 visokoorganizovanih i potpuno ljudskih hromozoma. To važi i za kasnije faze razvoja ljudskog zametka, npr. blastocist. Kao drugo, u okviru klase kičmenjaka ne može biti reči o sve većoj sličnosti zametaka prilikom poređenja sve mladih ontogenetskih stadijuma razvika.

Tipovi brazdanja oplodene jajne ćelije, formiranje blastule odnosno blastocista, gastrulacija i formiranje mezoderma kao i neurulacija kod vodozemaca, gmizavaca, ptica i sisara pokazuju jasne razlike (slike: 10.8. do 10.10).

I u stadijumu faringule, u kome treba da postoji najveća embrionalna sličnost među kičmenjacima (na početku embrionalnog perioda, uporedi sliku 10.9), postoje jasna i tipična obeležja pojedinih klasa, redova i vrsta. Ovo nije u protivrečnosti sa izraženom homologijom pojedinih struktura u ovom periodu (uporedi: V. 9.1). U stadijumu faringule embrioni riba, vodozemaca, gmizavaca, ptica i sisara pokazuju isti tip početka horda, visceralnih lukova, i pupoljaka ekstremiteta. Na makroskopskom nivou moguće je da ovi začeci različitih kičmenjaka u tom momentu izgledaju gotovo isto. Ideje V.



Slika 10.9. Stadijume ontogenetskog ranog razvika do nivoa oblikovanja osnovne građe tela (faringula) kod vodozemaca (žaba), ptica (pile) i čoveka. Poređenje (a-d) pokazuje sličnosti, ali i jasne različitosti kada je u pitanju izgled i tok razvoja kod pojedinih kategorija kičmenjaka. I kod dostignute tipične građe kičmenjaka (faringula, d) razaznaju se obeležja karakteristična za različite grupe kičmenjaka (prema HINRICHSSEN 1991 i DREWS 1993)

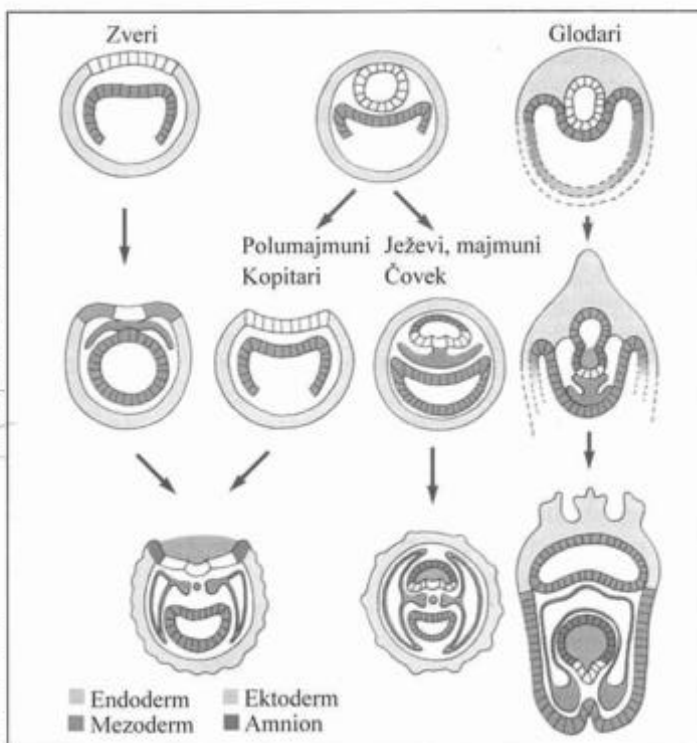
Bajera i Hekela su i razumljive za vreme u kome su istraživali i radili pomoću još nedovoljno usavršenih optičkih mikroskopa. Ako se, međutim, pri istraživanju objekta velikog (1-5 mm) primeni odgovarajuća današnja tehnologija i uveličanje, moramo priznati da su i u ranim fazama embrionalnog razvika prisutne jasne razlike među vrstama. Kada je u pitanju ontogeneza čoveka, radovi Blehšmita (1961) i O Rejlja i Milera (O RAHILLY & MULLER; 1987) su pokazali, da se čovek u svakoj fazi svoje ontogeneze jasno razlikuje od drugih sisara pa i od primata.

10.4.3. Današnja vrednost biogenetskog zakona u istraživanju evolucije

U savremenom istraživanju evolucije primenjuju se još samo veoma redukovani i modifikovani delovi biogenetskog zakona. Takođe je postalo jasno, da u pitanju značaja embrioloških podataka za rekonstrukciju filogenije postoje različiti argumenti i mišljenja koji se moraju pažljivo naučno proveravati.

Metoda *direktnog* aproksimiranja stadijuma ontogeneze jednog organizma ili faze razvika pojedinih organa na njihovo filogenetsko razvijanje povremeno se i dalje praktikuje (na primer izvođenje hordata iz larvi tunikata (plaštaša; slika 10.11).

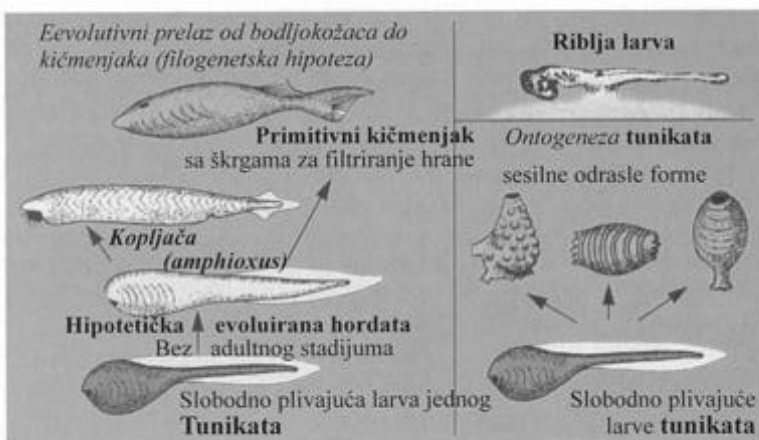
Kao važan i po mnogima kao jedino moguć način saznavanja detalja o istoriji nekih organizama, smatra se *indirektan* metod, prema kome nije moguće neposredno saznavanje toka istorije na osnovu faza ontogeneze. U indirektnom pristupu najpre se ontogenetski nastala obeležja upoređuju sa embrionalnim i adultnim strukturama drugih vrsta, da bi se otkrile homologije (uporedi: V. 9.1). Na ovaj način određene homologije mogu se po teoriji evolucije pod određenim uslovima tumačiti kao rekapitulacije i tako smatrati argumentima evolutivne povezanosti. Primer za ovako otkrivene rekapitulacije su embrionalni začeci zuba kod kitova pločana, začeci primarnog zgloba vilice kod sisara, horda kod sisara, formiranje kandži na krilima južnoameričke ptice hoacin ili promena strukture linija na ljušturama amonita u toku ontogeneze. Pojave tu-



Slika 10.10. Rani razvoj kod grupa sisara na primeru razvoja škržnih listića i amniona na šematskim preseccima. Pored istih principa razvoja postoje individualne razlike i između pojedinih grupa sisara. Jež kao predstavnik reda bubojeda, jedne grupe sisara koja se smatra primitivnom, pokazuje put razvoja koji je sličniji ljudskom nego, na primer, embrionalnom razvoju polumajmuna, koji su čoveku, posmatrano evolucionistički i filogenetski, mnogo bliži.

Ovaj primer, kao i mnogi drugi, potvrđuju da se istorijske relacije ne mogu izvoditi na osnovu sličnosti u embrionalnom razvoju. (Prema VO-GEL & ANGERMANN 1994)

mačene kao rekapitulacije izgledaju najčešće kao »zaobilazni razvoji«, jer protiču naizgled »nepotrebno komplikovano«. Embrionalni začetak visceralnih ili faringealnih lukova (»lukovi škrge«), horda (elastičan aksijalni organ od hrskavičavog tkiva) ili Ductus Botalli (krvni sud kroz koji se mešaju plućni i telesni krvotok) kod sisara izgleda najpre neekonomično i istorijski uslovljeno. Samo određene preostale funkcije odnosno preuzimanje drugih, sekundarnih zadataka u sklopu organizma treba da su očuvali ovakve strukture tokom evolucije. Ovakve tvrdnje u današnjem tempu prikupljanja novih saznanja sve više gube važnost. Tako na primer horda kod sisara služi kao tkivo koje čuva prostor za naknadni razvoj aksijalnog skeleta i kao induktor za kasnije formiranje kičmenog stuba i neuralne cevi. Začeci zuba kod bezubnih sisara su neophodni za pravilno formiranje vilice. Ontogenetska



Slika 10.11. Hipotetički put evolucije (levo) bodljokožaca (echinodermata) do kičmenjaka preko slobodno plivajućeg oblika larvi tunikata, koja je navodno u jednom trenutku u davnoj prošlosti zastranila od svog normalnog embrionalnog razvoja (desno dole) i pri tome evolutivno stekla hordu (plavo) i nervnu cev (žuto). Sličnost larvi ribe (desno gore, ovde je prikazana larva ajkule) sa slobodno plivajućim oblicima larvi tunikata ili sa kopljačom (*Amphioxus*) ocenjuje se kao rekapitulacija (prema ROMER & PARSONS, 1991).

funkcionalnost privremeno postojećih embrionalnih organa je očigledna. »Svi organi, tkiva i ćelije imaju funkcije tokom procesa razvoja. Ne nalazimo organe bez funkcije ili atavizme. Već i najraniji prenatalni sistemi organa funkcionišu, i to prema potrebama, koje se javljaju u datim fazama razvoja.« (Blehschmidt 1996, s. 77) Takođe, postaje jasno, da organi ne smeju biti posmatrani izolovano, da bi se tačno mogle ustanoviti njihove funkcije.

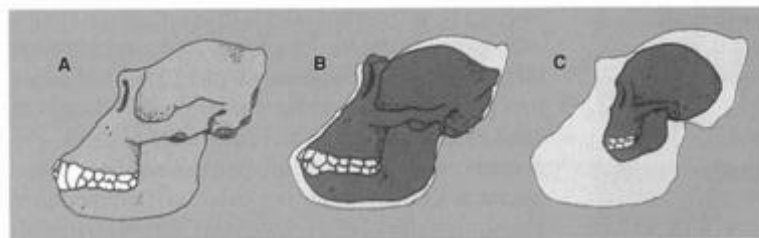
Dok je Hekel ontogenezu uzročno svodio na filogenezu, aktuelni evolucionizam polazi od suprotne pretpostavke. O ontogenetskim procesima sada

(usporavanje odnosno zaostajanje u odnosu na normalan razvoj). Primer: oblik lobanje čoveka u poređenju sa majmunom (slika 10.12).

Ovi procesi mogli su delimično da budu posmatrani u području mikroevolutivnih promena u okviru jednog osnovnog tipa (tzv. alometrijski rast). Postojeći potencijal varijacija za modifikacije u okviru jedne vrste, odnosno osnovnog tipa, jasno se ogleda i na promenama ontogenetskih tokova. U pitanju makroevolutivnog kretanja ovi opisno formulisani mehanizmi imaju za sada samo spekulativnu vrednost. Kausalno povezivanje ontogeneze i filogeneze do danas nije uspeo na molekularno biološkom i genetičkom nivou.

10.4.4. Zaključci

Ernst Hekel predstavio je svoj biogenetski zakon kao naučno obrazloženu i neposrednu metodu za određivanje relacija između filogenije i ontogenije, za koje je on inače verovao da su usko kauzalno povezane. Embriologija nije potvrdila nijednu od Hekelovih pretpostavki. Biogenetski zakon u Hekelovoj izvornoj verziji naučno je opovrgnut već početkom 20.



Slika 10.12. A) lobanja odraslog gorile mužjaka, B) lobanja gorile ženke srednje životne starosti, C) lobanja mladog gorile koji nije odrasto. Kontura lobanje A prenesena je radi poređenja na slike B i C. Lobanja mladog gorile je mnogo sličnija čovečijoj lobanji nego lobanji odrasle životinje – nasuprot biogenetskom zakonu. Neki biolozi zato smatraju, da se evolucija čoveka od majmunolikih predaka odigrala retardiranjem odnosno neoteniom, to znači zaustavljanjem ontogenetskog razvoja naših hipotetičnih predaka na nekom nezrelom, juvenilnom stadijumu koji je postao polno zreo i dao potomke koji su naglo postali slični današnjim ljudima (prema SENGBUSCH 1985).

veka. Kao samostalni metod za istraživanje filogenije zbog nejasnoće pojmova i sadržaja nikada nije zaživeo. Međutim, Hekelov biogenetski zakon je preživeo do danas po svom imenu, iako u veoma ograničenoj i modifikovanoj formi (na primer kao »osnovno pravilo biogenetike«) u uporednoj embriologiji. Pri tome su pre svega korišćeni pojedini deskriptivni sadržaji biogenetskog zakona, koji se odnose na pojedine organe i imaju smisla u okviru istraživanja homologije. Međutim, izvedene evolucionističke tvrdnje o stepenu istorijske srodnosti dve vrste kao i o toku filogenetskih promena organa ne predstavljaju jedinu mogućnost tumačenja homolognih organa (→ V. 9.1).

Do danas nije zaključena rasprava o biogenetskom zakonu. Bok (BOCK; 1969) smatra da je biogenetski zakon toliko implantiran u biološke nauke, da više ne može biti istrgnut iz njih, iako je od strane mnogobrojnih istraživača jasno potvrđena njegova pogrešnost.

10.5. Rekapitulacije u ljudskoj ontogenezi?

U ovom segmentu govorimo o često navodnim primerima rekapitulacija u toku čovekove ontogeneze. Pri tome je u središtu zanimanja odgovor na pitanje: Da li, odnosno sa kakvim argumentima mogu biti izvedeni filogenetski zaključci iz pojedinih ontogenetskih karakteristika.

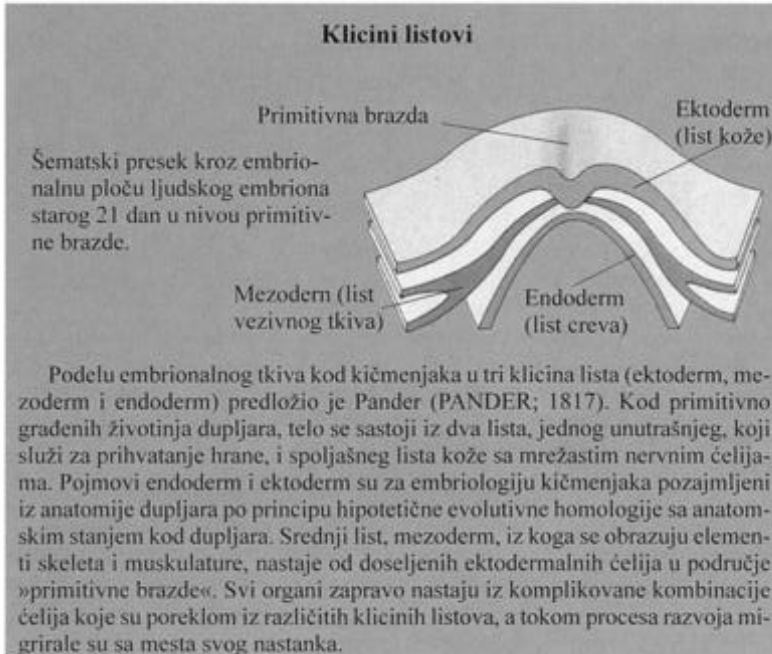
10.5.1. »Škržni lukovi«

Za skoro sve kičmenjake je karakteristično formiranje struktura u obliku škržnih lukova koji obuhvataju prednji deo creva u regionu glave i vrata u ranom embrionalnom razvoju (uporedi: slika 10.13).

Istorijski pregled. Hajnrih Ratke (Heinrich RATHEKE), koji je 1825. godine prvi otkrio kod embriona svinje ove lukove i žlebove koji ih razdvajaju, bio je zbog svojih predubedenja (uporedi: I. 2) sasvim uveren, da je pred sobom imao odgovarajući stadijum razvoja ribe – tj. privremeni začetak funkcionalnih škruga. Iz toga je zaključio: »I embrioni sisara u veoma ranom vremenu razvoja imaju škrge, i tada najviše liče na ajkule.« (1825, S. 747) Kasnije je otkrio analogne strukture kod embriona pileta (1825) i konačno i kod čoveka. Međutim, tada ih više nije nazivao škrugama, već je govorio o naznakama škruga, jer su već kod svoje embrionalne pojave pokazivali jasne razlike u odnosu na embrionalne začetke škruga kod riba. Dalje istraživanje embriona kopnenih životinja je pokazalo, da u svojoj građi i funkciji embrionalni škržni lukovi kopnenih kičmenjaka ni u jednom trenutku ne odgovaraju

stvarnim škrugama odraslih riba. Osim toga danas se zna, da iz tih lukova nastaju strukture kao što su donja i gornja vilica, jezična kost, grkljan, elementi koštica srednjeg uha, razne žlezde, limfni organi u vratu itd. Rajhert (REICHERT) je još 1836. predložio, da je bolje da se ovim strukturama da ime visceralni lukovi (visceralni = unutrašnji), a ne škržni lukovi. Ipak, kod mnogih naučnika zadržala se zablude o nastanku anatomski funkcionalnih škruga tokom ontogeneze kopnenih kičmenjaka. Za zastupnike teorije evolucije ove embrionalne strukture predstavljale su jedan od najvažnijih argumenata u prilog ispravnosti njihovih stavova, kao i argument u prilog tačnosti biogenetskog zakona na koji su se u velikoj meri oslanjali braneci svoje druge stavove. Nastajanje »škržnih lukova« se tu i tamo sve do danas prikazuje kao složen zaobilazni razvoj, koji izgleda razumljiv samo u svetlu filogenije i evolucionizma, a ne funkcionalistički. Tako Mur (MOORE) 1990. godine piše o ljudskom embrionu: »Građa embrionalnog aparata škruga može se razumeti samo na osnovu evolucije.«

Današnja ocena: Uzimajući u obzir nalaze na embrionu čoveka i drugih kičmenjaka Hekelovi argumenti više nisu prihvatljivi (uporedi: V. 10.4). Nastanak visceralnih ili faringealnih lukova u toku 4. sedmice razvika je rezultat kompleksnog, vremenski i prostorno tačno definisanog događanja, u kome su povezani i koordinirani procesi rasta mozga i neuralne cevi, srca i iz njega polazećih krvnih sudova. Brzo umnožavanje ćelija, koje dolaze iz područja embrionalnog mozga, dovodi do brzog povećanja zapremine lukova kao i do početka prethrskavičnih struktura (blastemi), mišića, nerava i krvnih sudova u njima. Neuralne ćelije su već pre njihove migracije u druge regione embriona, genetski determinisane, to jest predodređene za formiranje specijalne strukture u području regiona glave i vrata (gornja vilica, donja vilica, slušne koščiće, različiti mišići za žvakanje itd). Za ovo diferenciranje je, međutim, potrebna njihova interakcija sa ćelijama gornjeg dela creva (endoderm) i spoljnog sloja kože (ektoderm). Četiri faringealna luka koji se kod čoveka javljaju jedan za drugim i sa različitim izraženošću u 4. i 5. sedmici razvoja, su važni za razvoj živaca, začetke mišića i vezivnog tkiva kao i razvoja krvnih sudova (aortini lukovi). Očigledno je da se za vreme kratke egzistencije faringealnih lukova dešava dalje determinisanje iz njih proizilazećih struktura. Svaki luk daje specifičan materijal za različite strukture lobanje, lica i vrata.



Nakon transformacije lukova, određene ćelije sele se na svoja krajnja odredišta u regionu glave i vrata. Na primer, ćelije mišića drugog visceralnog luka obrazuju mišić lica (Musculus facialis), koji se proteže od čela do vrata i inervisan je samo živcem nervus facialis, ali zato 5. i 6. faringealni luk, kod

tada snažno razvijena dva para aortnih lukova krležaju. Njihovo pojavljivanje i krležanje nije uslovljeno evolutivnom rekapitulacijom stanja kod predaka niti je nepotrebna komplikacija u razviću, već funkcionalna potreba u okviru normalnog razvoja.

Slika 10.13. Ljudski embrion dužine 3,4 mm. Rekonstrukcija regiona glave sa jasnim faringealnim lukovima. 1. Začeci očiju, 2. Otvor usta i kobasičasto ispupčenje gornje vilice, iza toga luk donje vilice (=1. faringealni luk, iza 2. i 3. faringealni luk, iz kojih se pored ostalog razvijaju elementi jezične kosti i žlezde (Zbirka BLECHSCHMIDT).



Slika 10.14. Anatomna struktura u području glave ljudskog embriona veličine 3,4 mm. Krvni sudovi faringealnih lukova (crveno) obrazuju kratke spojeve između ventralne i dorzalne aorte. Obuhvataju region creva (zeleno). Krvni sudovi prva dva faringealna luka tokom daljeg razvoja krležaju, a krvni sudovi ostalih lukova obrazuju začetke stalnih krvnih sudova (aortin luk, arteriju ključne kosti i plućnu arteriju) (Zbirka BLECHSCHMIDT).



ljudskog embriona ne postoji (vidi dole).

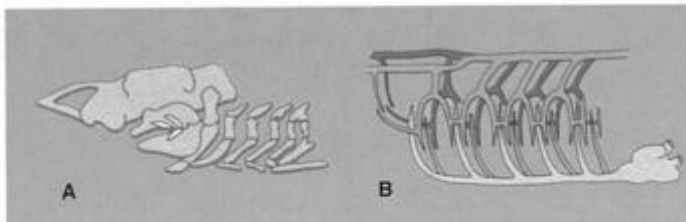
Četiri embrionalna para aortnih lukova snabdevaju mozak i ostatak tela krvlju bogatom kiseonikom. Javljaju se jedan za drugim kada i faringealni lukovi. Aortni lukovi nikada nisu kao kod riba istovremeno prisutni u većem broju (ajkule: 6 aortnih lukova). Takođe ne formiraju tipičnu mrežu škržnih kapilara (→ slika 10.14 i 10.15). Sa povećanjem i savijanjem regiona glave embriona koje je prouzrokovano dinamičkim rastom, u odnosu na putanju strujanja krvi i podelom srca u pretkomore i komore, kao i drugim faktorima, menjaju se odnosi cirkulacije krvi, usled čega do

Preostali parovi aortnih lukova trećeg i četvrtog faringealnog luka krležaju samo delimično. Oni predstavljaju začetak velikih krvnih sudova koji polaze od srca (aorta, arterija ključne kosti, plućna arterija). Ako dođe do poremećaja ovog procesa formiranja krvnih sudova (genetski defekti priikom trizomije 21. hromozoma, upotrebom medikamentata kao što je talidomid u trudnoći), nastaju teški deformiteti krvnih sudova i srca.

Ukazujući na sličnost ljudskog razvoja sa anatomijom određenih kičmenjaka (na primer ajkule) neki autori broje kod čoveka šest pari aortnih lukova odnosno arterija škrganih lukova. Međutim, aortni lukovi u tolikom broju kod embriona čoveka nikada nisu dokazani. Obe glavne plućne arterije, desna i leva, formiraju se najpre iz jednog finog spleta sudova između začetka srca i budućih pluća. One se tokom razvoja povežu sa aortom samo na levoj strani formiranog Ductus Botalli koji u evolucioniističkoj uporednoj embriologiji važi za 6. aortni luk. To je funkcionalno, a ne nužno evolutivno razumljivo, jer embrion i fetus ne dišu preko pluća, i time nije potrebno bogaćenje krvi u plućima. Traganje za 5. parom aortnih lukova ostalo je bezuspešno. U naučnim knjigama često je prikazana šema sa 6 parova aortnih lukova koji odgovaraju filogenetskim podacima, ali ne i stvarnom stanju prilika u razvoju embriona čoveka (pored ostalih nalaza kao što su, na primer, razlike u razvoju simetrije desno i levo postavljenih unutrašnjih organa).

Pogrešno je takođe govoriti o »škrgnim žlebovima« između faringealnih lukova. U normalnom razvoju kod čoveka ostaje intaktna koža između spoljašnjih faringealnih nabora i unutrašnjih ždrelnih džepova. Ona razdvaja lukove. Vratne fistule lezije u području kože vrata i ždrela embriona su posledica patološkog razaranja embrionalne kože, a ne otvoreni rascepi škrga u smislu atavizma. Isto tako ne može se govoriti o homologiji između škrgnog poklopca kod riba (Operculum) i snažno razvijenog 2. para faringealnih lukova ljudskog embriona, koji dolazi u kontakt sa srčanim zidom (OTTO; 1994).

Na kraju možemo navesti još neke argumente iz domena uporedne anatomije, koji dovode u pitanje poistovećivanje rekapitulacije škrga pretpostavljenih predaka sa faringealnim lukovima ljudskog embriona. Evolucija sisara verovatno je potekla od riba preko vodozemaca i gmizavaca. U svom embrionalnom razviću ne formiraju svi tipovi vodozema-



Slika 10.15. A) Hrskavičavi skelet glave i škrga ajkule. Iza delova lobanje sledi šest hrskavičavih lukova. Oni obrazuju potporni aparat i obezbeđuju prostor za razviće sistema škrga.

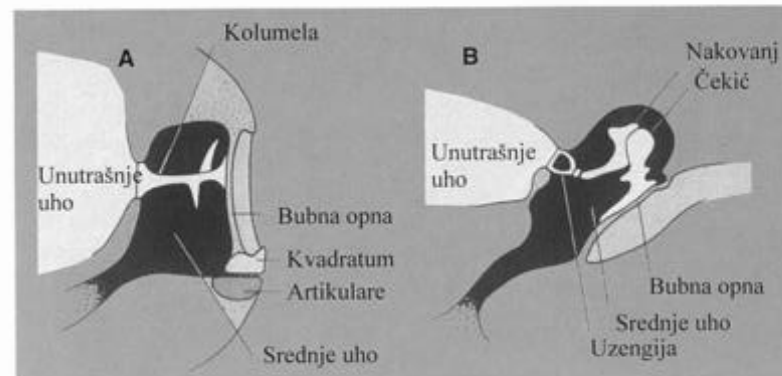
B) Krvni sudovi škrga kod ajkule. Ne postoje kontinuirani krvni sudovi škrganih lukova, već postoji jedan sistem krvnih sudova, donji, koji dovodi u škrge krv siromašnu kiseonikom i odvodni gornji sistem sudova, čije se mreže kapilara fino razgranavaju u škrgnom luku zbog razmene gasova. (Prema ROMER & PARSONS 1991).

ca (daždvenjaci, žabe) tipične faringealne lukove, iako njihove larve najpre raspolažu zaista funkcionalno sposobnim spoljašnjim a kasnije unutrašnjim škrgama. Argument rekapitulacije nije održiv, ako filogenetski međustepeni između riba i gmizavaca, (vodozemci) ne formiraju »škrgne lukove« (upoređi: slika 10.15). Dalje, pokazalo se, da postojanje škrga kao organa za disanje nije povezano sa postojanjem hrskavičavih lukova (slika 10.16).

Posle detaljnije analize postaje očigledno da označavanje faringealnih lukova i nabora koji se sa njima graniče (odnosno džepova), u embrionalnom stadijumu prisutnom kod svih kičmenjaka, kao škrganih lukova odnosno škrganih procepa, vodi na pogrešan put. Samo kod riba i nekih vodozemaca iz jednog dela faringealnih lukova nastaju i strukture koje nose škrge. Kod svih ostalih kičmenjaka to se nikada ne dešava. Slično nastajanje faringealnih lukova kod embriona različitih kičmenjaka, može se uporedno tumačiti u smislu teorije evolucije. Međutim ovo ne isključuje alternativnu interpretaciju homologije. Ovo embrionalno obeležje razvoja prisutno kod svih kičmenjaka, može se isto tako smatra-

Slika 10.16. Škrge nisu uvek vezane za hrskavičave lukove, na primer kod daždvenjaka.

A embrionalni hrskavičavi skelet daždvenjaka bez škrganih lukova, iako larve daždvenjaka imaju spoljašnje škrge (B). (A prema ROMER & PARSONS 1991)

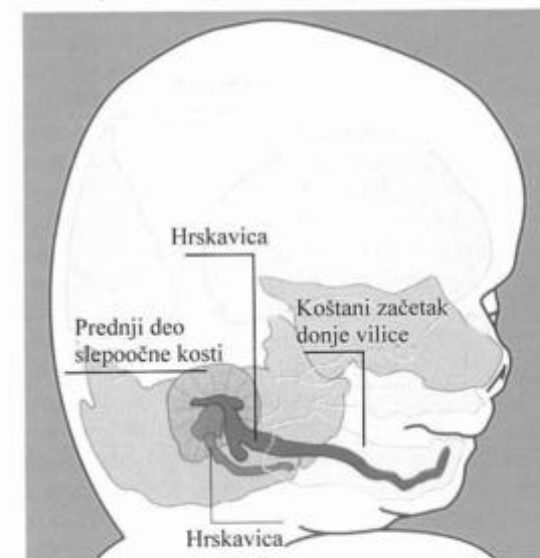


Slika 10.17. Šematski preseki kroz region uha gmizavca (A) i sisara (B). (Prema Portmann 1976; upoređi: slika 6.3)

ti osnovnim konstrukcionim principom koji je Kretator primenio prilikom stvaranja svih kičmenjaka.

10.5.2. Teorija Rajharta i Gaupa

Prilikom pretpostavljenog evolutivnog prelaza gmizavaca u sisare, pored ostalog, nastupile su dosta jasne promene anatomskih odnosa u aparatu za žvakanje kao i u regionu srednjeg uha (upoređi: VI 13.6.2). Pozivanjem na embrionalne argumente, još pre Darvina, učinjen je pokušaj da se ustanove odnosi homologije između kostiju zglobova vilice i slušnih košćica (Columella) kod vodozemaca, gmizavaca i ptica sa jedne strane i tri slušne košćice sisara sa druge strane. Pošto se homologija u teoriji evolucije smatra potvrdom zajedničkog porekla,



Slika 10.18. Kontura glave sa desne strane i začetak skeleta kod ljudskog fetusa na kraju trećeg meseca intrauterinog razvoja. Hrskavica kod embriona čoveka formira se u 7. sedmici i potpuno zakržlja do 24. sedmice. Sa delovima hrskavice (zeleno) iz zadnjeg dela faringealnih lukova formiraju se slušne košćice.

ontogenetski razvoj srednjeg uha kod sisara je prema biogenetskom zakonu uzet kao rekapitulacija filogeneze ove strukture. Videnja Gaupa (GAUPP; 1898), koji se pozivao na radove Rajharta (REICHERT; 1836), postali su u naučnim krugovima poznati pod imenom **Rajhart-Gaupova teorija** (Reichert-Gauppsche Theorie). Prema njoj se elementi srednjeg uha *čekić* i *nakovanj* kod sisara izvedu iz kostiju zglobova vilice *artikulare* i *quadratum* gmizavaca (slika: 10.17; → slika 6.3). To znači, da su strukture nekada odgovorne za proces žvakanja postale elementi za sprovođenje zvuka time što su preoblikovane i premeštene iz područja zglobova vilice u srednje uho. Argumenti ontogeneze kod sisara (i čoveka) važe kao glavna podrška ovoj hipotezi. Kod čoveka od kraja 6. do 24. sedmice razvoja stvarno nalazimo kontinuiranu vezu između hrskavičavih začetaka čekića i nakovnja kao i hrskavice iz prvog faringealnog luka (slika 10.18). Navedene slušne košćice se zato smatraju derivatima hrskavice prvog faringealnog luka. Međutim, kod gmizavaca se od odgovarajuće faringealne hrskavice formiraju začeci kostiju quadratum i artikulare, zgloba vilice (slika 10.17). Zglob koji se razvija kod sisara između čekića i nakovnja se zbog toga označava kao primarni zglob donje vilice i tumači kao filogenetski ostatak nekadašnjeg kvadratum-artikularnog-zgloba kod gmizavaca. Za sisare karakterističan skvamozno-dentalni zglob između donje vilice koja nosi zube i prednjeg dela slepoočne kosti, filogenetski gledano to je sekundarni zglob vilice, jer je trebalo da nastane *de novo* uporedo sa pretvaranjem primarnog zgloba vilice u slušne košćice.

Pored nerešenih funkcionalnih problema i problema mehanizama evolucije (→ III.6.1 i VI. 13.6) i embrionalni nalazi dovode u pitanje ovu teoriju. Oto (OTTO; 1984) je pokazao, da u ljudskim embrionima u stadijumu blastema (5. i 6. sedmica razvoja), koji prethodi razvoju hrskavice, postoji sasvim drugačija anatomsko-topografska situacija,

od one koja je predstavljena u ranijim radovima. Položaj začetačka čekića i nakovnja sa jedne strane i hrskavice faringealnog luka, sa druge strane, kod embriona starog 39 dana pokazuje jasnu izolaciju, odnosno nepovezanost ovih struktura. Kasnije spajanje ovih struktura prilikom formiranja hrskavice nije primarno.

Dalje, na osnovu antomsko-topografskog položaja kod ljudskog embriona starog 34 dana pokazano je da začeci čekića i nakovnja moraju proizlaziti iz drugog, a ne iz prvog faringealnog luka. Tek putem premeštanja rastom, zadnji deo blastema doprinosi u područje prvog faringealnog luka, u kome se tada sekundarno fuzioniše sa hrskavicom faringealnog luka u procesu u kome se i sam pretvara u hrskavicu. To znači: empirijski je dovedeno u pitanje izvođenje čekića i nakovnja iz prvog faringealnog luka, na čemu se zasniva argument rekapitulacije u teoriji evolucije ovih struktura. Iz ovih činjenica možemo izvući sledeće zaključke u vezi sa korišćenjem biogenetskog zakona za utvrđivanje homologija i njihovu dalju filogenetsku i evolucionističku interpretaciju:

1. Košćice srednjeg uha sisara nisu homologne kvadratumu i artikularu gmizavaca, već elementima kolumele.

2. Zglob čekića i nakovnja zbog toga ne može biti označen kao primarni zglob vilice.

3. Odvajanje sisara od gmizavaca moralo se desiti već pre 225 miliona godina i po pitanju fosilnog materijala ne poklapa se sa pojavom modernog srednjeg uha (uporedi: VI.13.6; za detaljnije upoznavanje vidi navedenu stručnu literaturu). Opisana situacija u razmatranju evolucije košćica srednjeg uha kod sisara razotkriva metodološku nesigurnost i hipotetičan karakter filogenetskih procena homologije (→ V. 9.1). Koja homologija odslikava stvaran tok filogenije i da li su homologije uopšte posledica evolucije, o tome se na osnovu uporedne anatomije i embriologije ne može doneti pouzdan zaključak. Principi biogenetskog zakona (uprkos savremenim izmenama) su nemoćni da objasne nastanak srednjeg uha kod sisara i nisu od pomoći za postavljanje odgovarajućih istorijskih relacija među taksonima.

10.5.3. »Rep«

Neki autori opisuju donji (kaudalni = repni) deo tela ljudskog embriona kao rudiment repa. Ova struktura se u okviru evolucionističke argumentacije često koristi kao argument koji govori o poreklu čoveka od predaka koji su imali rep (slika 10.19).



Slika 10.19. Emrion čoveka star 28 dana dug 4,2 mm, (rekonstrukcija).

1. Začetak ruku, 2. Jetra kobasičastog izgleda 3. Srčani deo 4. Faringealni lukovi 5. Metamerni somiti 6. Donji kraj tela, 7. Krvni sudovi pupčane vrpce. (Zbirka BLECHSCHMIDT)

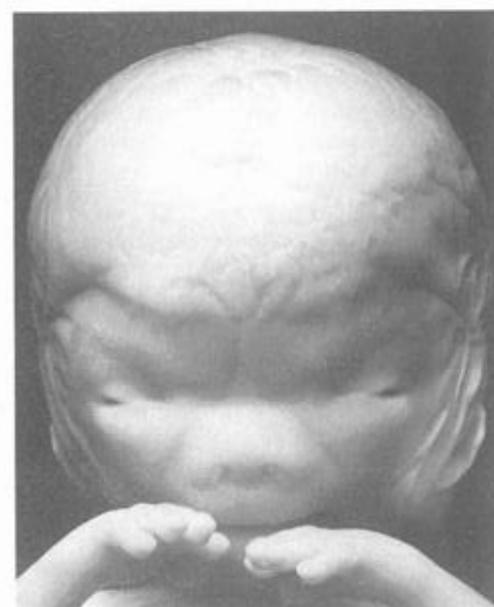
Najveći broj kičmenjaka na kraju trupa ima rep, koji je tipično građen od elemenata skeleta nastavljenih iz kičmenog stuba i muskulature. U rep ne zalaze šupljine utrobe, niti delovi centralnog nervnog sistema. His (HIS) je već 1880. godine postavio pitanje ispravnosti naziva »rep« za zadnji deo ljudskog embriona. Savremeni rezultati podupiru ove sumnje.

Pre nego što postanu vidljivi hrskavičavi začeci pojedinih pršljenova, razvijaju se somiti, segmentno uređene (metamerno) mase vezivnog tkiva sa dorzalne (leđne) strane embriona (uporedi: sliku 10.20). Somiti daju gradivni materijal za muskulaturu kao i za trup i skelet ekstremiteta. Međutim, morfološki somiti nisu ekvivalentni sa pršljenovima koji će se iz njih razviti odnosno nisu homologni. Četiri gornja somita se uključuju u formiranje baze lobanje. Pršljenovi po pravilu nastaju svaki iz gornjeg i donjeg dela dva susedna somita. Kod čoveka nikada nema više od 32 do 35 pršljenova koji ostaju prisutni do odraslog stanja (7 vratnih pršljenova, 12 grudnih pršljenova, 5 slabinskih pršljenova, 5 pršljenova krsne kosti i 3-6 pršljenova trtične kosti). Dakle, nema dodatnog formiranja repnih pršljenova niti dolazi do njihove kasnije razgradnje. Kraj tela ljudskog embriona koji se špicasto završava, anatomske nije homolog sa pravim repom u gore navedenom smislu. U odgovarajućim fazama razvika u ovom regionu ne nastaju kosti ili mišići. Umesto toga ovde se nalazi neuralna cev, koja je obavijena blastemom od vezivnog tkiva. Oboje daju polazni materijal za diferencijaciju donjeg dela kičmenog stuba (trtična kost), karlice i odgovarajućih delova centralnog nervnog sistema (kičmena moždina).

U odnosu na gornji kraj embriona koji dominira u rastu, donji najpre relativno zaostaje i zato izgleda



Slika 10.20. Metamerna (segmentisana) grada ljudskog embriona veličine 2,57 mm, starosti 26 dana, rekonstrukcije urađene na osnovu serije preseka. Levo: kičmena moždina žuto sa pridruženim metamerno raspoređenim krvnim sudovima; desno: tamnocrveno - metamerni organi telesnog zida (somiti), začeci mišića, kože, kostiju i dr. (Zbirka BLECHSCHMIDT).



kao da se završava u obliku repa. U vezi sa intenzivnim rastom mozga u ovoj fazi, kraj kičmene moždine koji je na početku bio mnogo duži od kraja kičmenog stuba i predstavljao kaudalni kraj embriona, povlači se ka unutrašnjosti. Okolno vezivno tkivo, međutim, ostaje u staroj poziciji i kolabira i sve je više potisnuto kičmom koja se povećava. U fetalnom periodu povlačenje kraja kičmene moždine nastavlja se zbog dominantnog rasta kičme u dužinu u odnosu na rast mozga. Ovaj proces nastavlja se i posle rođenja. Tako je u vreme rođenja kraj kičmene moždine u visini 3. slabinskog pršljenja, a kod odrasle osobe je u visini 1.2. slabinskog pršljenja.

Ni u jednoj od navedenih ontogenetskih faza ne može dakle biti reči, ni sa morfološkog ni sa funkcionalnog stanovišta, o postojanju stvarnog rudimenta repa. Takvo tumačenje može biti poduprto samo na osnovu čisto spoljašnjeg izgleda, bez uzimanja u obzir stvarnih ontogenetskih zbivanja, i zato mora biti odbačeno. Ponekad se označava kao rep i

Slika 10.21. Faktori razvoja ekstremiteta:

1. Vreme zadržavanja ćelija u zoni rasta (na kraju ekstremiteta) uslovljava sudbinu tkiva: utiče na formiranje nadlaktice, podlaktice ili strukture šake.

2. Sposobnost hvatanja rukom kod ljudskog embriona. Embrionalna ruka vrlo rano pokazuje sposobnost savijanja palca i zatvaranja šake. Embrioni: 10,6 mm (desno); 18 mm (gore levo); 29 mm (dole levo) različita uvećanja. (Zbirka S. BLECHSCHMIDT)



Zona rasta

filogenetski (u smislu atavizma) tumači kožni izraštaj u donjem delu leđa koji se retko javlja kod nekih ljudi. Ove tvorevine nastaju kao posledica smetnji u razvoju kičmene moždine i kičmenog stuba, ali nisu nasledne. Ovi kožni izraštaji često sadrže i hrskavičave strukture. Slične deformitete retko nalazimo i u predelu regiona glave i vrata kod čoveka, kao posledicu poremećaja u razvoju faringealnog luka. I kod sisara koji imaju rep dolazi do ovih patoloških stanja, zbog čega je neosnovano, držati se napred navedene homologije. To nisu ostaci repa naših životinjskih predaka, već tumorozni izraštaji.

10.5.4. »Plovne kožice«

Mišljenje da čovek u toku razvoja ekstremiteta u jednom periodu fetalnog života ima »plovne kožice« ili »peraja«, takode pripadaju čestim pogrešnim i evolucionizmom opterećenim interpretacijama embrionalnih struktura.

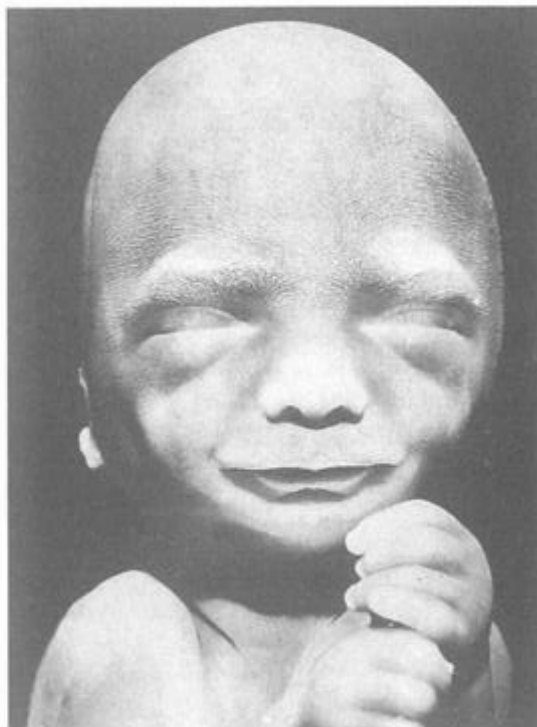
Razvoj ekstremiteta kod kičmenjaka odvija se u proksimalno-distalnom pravcu. To znači: najpre se formiraju strukture koje su bliže telu (nadlaktica, podlaktica, koren ruke), a posle toga formiraju se delovi ekstremiteta koji su u odraslom stanju dalje od tela (grana šake, prsti, jagodice prstiju). Diferenciranje pojedinih ćelija, na primer u ćelije muskulature ili ćelije koštanog tkiva, delimično je određeno još pre prvih vidljivih začetaka ekstremiteta. Tok diferencijacije ćelija je određen i kontrolisan gradijentom koncentracije transkripcionih aktivatora koji aktiviraju gene ne samo prostorno nego i vremenski definisano. Kod razvoja ruke u 6. sedmici embrionalnog života, najpre postaju vidljivi začeci vezivnog tkiva korena ruke i hrskavičavi zraci grane šake (falange), koje su – što je sasvim normalno – povezane tkivnim mostovima (nema govora o perajama sa plovnim kožicama). Ovo je preduslov za dalju normalnu diferencijaciju i rast prstiju. Začeci prstiju produžavaju se rastom na svojim slobodnim krajevima umnožavanjem ćelija (paralelno sa time dešava se fiziološka degeneracija ćelija u predelu između prstiju). Slično regulaciji rasta u proksimalno-distalnom pravcu, paralelno se dešava i diferencijacija u anteriorno-posteriornom pravcu. To znači: mesto, gde se razvija palac (anteriorno), a gde mali prst (posteriorno), određuje se pored ostalog gradijentom koncentracije određenih transkripcionih faktora, koji specifično utiču na gene. Šaka ljudskog embriona pokazuje sposobnost hvatanja pre nego što bi se to očekivalo da je razvoj rekapitulacija filogenije (→ V. 10.5.8; slika 10.21).

Sraščivanje prstiju (sindaktilija) ili razvoj previše prstiju (polidaktilija) su patološki poremećaji

ovih vremenski i prostorno precizno programiranih procesa.

10.5.5. Mišići uha

Mnogi sisari, među njima i neki primati, poseduju sposobnost da pokreću ušne školjke radi optimalnog podešavanja prijema zvuka. Mišići ušne školjke kod čoveka postoje, međutim bez poznate funkcije su i izgledaju kao rudimentarni organi koji ukazuju na čovekovo evolutivno poreklo od životinjskih predaka. Međutim, Blehšmit je postojanje ove muskulature objasnio važnim principom embrionalnog razvoja. Svi mišići nastaju u takozvanim poljima istezanja (uporedi zaseban tekst na str. 185). Rast ušne školjke kod 15 cm dugog fetusa je obuhvaćen jednim takvim poljem. Formiranje muskulature ušne školjke je diktirano opštim procesom formiranja muskulature u ovom polju, iako posle rođenja nema značaja. Time se ne može isključiti mogućnost, da je kod izumrlih oblika ljudi pokretljivost i funkcionalnost ušnih školjki bila bolje razvijena.



Slika 10.22. Lanugo-dlakavost na licu fetusa od 6 meseci (Lennart NILSSON, Nastaje dete/ Mosaik-Verlag/izdavačko preduzeće)

10.5.6. »Krzno«

Neki biolozi vide u kosmatosti ljudskog fetusa, koja se javlja od kraja trećeg meseca do 8. meseca intrauterinog razvoja, kada se odbacuje, trag krzna naših evolutivnih predaka. Ovo tumačenje je netačno i sa funkcionalnog i sa uporedno anatomskog stanovišta. U toku ljudskog života smenjuju se različiti oblici kose, najpre embrionalna (Lanugo) kosmatost, koja se posle rođenja zamenjuje dopunskom kosmatošću, i konačno se posle puberteta javljaju terminalne dlake.

Začeci dlakavosti nastaju u vreme ranog fetalnog perioda (9-12. sedmica) u površinskom ektodermalnom sloju kao epitelni čepovi, koji uranjaju u tkivo ispod linije ektoderma. Ektodermalni sloj okrenut plodovoj vodi raste relativno sporo u odnosu na donji, koji prijanja uz hranljivu stromu. Nejednak rast dva sloja kože ima za posledicu, da se koreni dlake koji izlaze iz epitelih čepova u dubljim slojevima postavljaju koso, analogno smeru mezenhimskih vlakana vezivnog tkiva. Tome odgovara izgled i smer veoma guste prve kosmatosti, lanugo (lat. lana = fina vuna). Osim toga, lanugo-kosmatost ima za fetus funkcionalni značaj. Prema Blehšmitu fetus uzima kroz usta dlake koje su odbačene u amnionsku tečnost. Keratin koji se nalazi u njima služi za nadraživanje peristaltike fetalnog creva. Isto tako lanugo-dlakavost omogućava prijanjanje tkivnih krpica iz plodove vode na kožu fetusa. Ove krpice sastoje se od odvojenih ćelija kože, sekreta, odbačenih lanugo-dlačica i predstavljaju značajnu zaštitu nežne fetalne kože od agresivnih supstanci plodove vode.

Da lanugo-dlakavost ljudskog fetusa ne može biti rekapitulacija stanja kod nekog pretka sa krznom, proizilazi iz činjenice, da se na primer i kod fetusa majmuna formira lanugo-kosmatost, koja se kasnije zamenjuje pravim krznom (terminalna dlakavost).

Neuobičajeno jaka dlakavost (hipertrihioza), koja pokriva celo telo ili samo pojedina područja, posledica je genetski i hormonalno uslovljenog patološkog jačanja folikula dlake. Takođe je genetski uslovljen i potpuni nedostatak dlakavosti (atrihija). Kod obe ekstremne forme radi se o patološkim procesima, a ne o evolutivnim rekapitulacijama osobina hipotetičnih predaka.

10.5.7. »Žumančetna kesa«

Pojam »žumančana kesa« najčešće izaziva pogrešne asocijacije u odnosu na strukturu istog naziva, koje su karakteristične za ribe, vodozemce, gmizav-

ce ili ptice. Jaja ovih različitih klasa kičmenjaka poseduju žumance kao neophodni rezervoar hranljivih materija za ishranu zametka tokom ontogeneze. Kada je u pitanju veličina jajeta, količina žumanca i njegova raspodela u jajnoj ćeliji, postoje kod navedenih klasa velike razlike (uporedi: sliku 10.9). Ovo uslovljava i njihov jasno različit tok ranog embrionalnog razvoja. Jajna ćelija sisara nema žumance odnosno nema žumančetnu kesicu. Tako zvana sekundarna ili definitivna žumančetna kesa kod ljudskog embriona nastaje iz duplje blastociste (koja se najčešće označava kao primarna žumančetna kesa) i obavijena je ćelijama donjeg klicinog lista (endoderm).

Sekundarna žumančetna kesa igra važnu ulogu u formiranju placente i kao prvi hematopoezni organ (proizvodnja ćelija krvi) u ljudskoj ontogenezi. Poistovećivanje sa strukturama drugih grupa kičmenjaka ni u ovom slučaju nije opravdano s obzirom na morfološke, anatomske i funkcionalne razlike. Prema tome nije u pitanju evolutivna homologija.

10.5.8. Refleksi

U ispitivanju funkcionalnog stepena zrelosti nervnog sistema i lokomotornog sistema novorođenčeta, čine se pokušaji da se izazovu karakteristični refleksni pokreti. Refleksi nastaju nevoljno, odnosno dešavaju se nezavisno od svesti. Delovanjem refleksa dolazi do kontrakcija određenih mišića, koje su posledica aktiviranja nervnih puteva pobudnih određenim nadražajem. Poznati refleks je npr. pokret opružanja lako savijene potkolenice, ako se gumenim čekićem udari patelarna tetiva (refleks patelarne tetive). Reflekse koji se kod novorođenčeta javljaju samo privremeno (slika 10.23) nazivamo primitivnim refleksima. Opet se u pozadini ovog nalazi evolucionistička pretkonceptacija, tj. da su kroz te pokrete rekapitulirani stari, atavistički refleksni evolutivnih čovekovih predaka.

Kod refleksa hvatanja (hvatanje rukom) dete hvata prst ispitivača kada ovaj dodirne njegov dlan. Ovaj refleks je po evolucionistima rekapitulacija tipičnog pokreta hvatanja grane, koji je razvijen kod majmuna.

Na osnovu međupovezanosti razvika i fiziologije proizilaze opravdane sumnje u tačnost gore navedenih evolucionističkih tvrdnji. U toku ranog diferenciranja začeci ruku izvode pokret razvoja, koji se prema Blehšmitu naziva »hvatanje tokom rasta« (slika 10.21). Na nesvesnom embrionalnom nivou u okviru razvoja ruke time se vrši priprema nervnih puteva i mišića za kasnije svesno upravljanje šakama. Od 5. sedmice ruka embriona raste u

Slika 10.23. Dijagram na kome su debelim linijama označena trajanja određenih refleksa posle porođaja. Privremeno javljanje određenih refleksa kod novorođenčeta je objašnjiv embriološki i funkcionalno i zbog toga nije validan evolucionistički argument. Na primer, kod refleksa traženja usta koja refleksno traže dojk, ako su je prethodno blago dodimula. Pri kraju 1. meseca razvoja posle rođenja ovaj pokret je već voljno uslovljen.

Meseci života	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Potiljačni refleks												
Refleks traženja												
Refleks hvatanja												
Refleks odbijanja												
Refleks stezanja												
Refleks odupiranja o podlogu												

stranu, a zatim se upravlja napred. Posle toga nastupa lako savijanje u laktu i tako počinje približavanje ruke grudima. U daljem rastu ruka se usmerava prema ustima. Tako kod 20 mm dugih embriona (7. sedmica razvika) možemo pratiti pokret hvatanja uslovljen sazrevanjem i stimulacijom rasta. Ovo je kod novorođenčeta još izraženo kao refleks hvatanja rukom i gubi se u posleporođajnom razvoju kao izraz daljeg sazrevanja mozga i nervnog i lokomotornog sistema. Slični mehanizmi objašnjavaju i refleks hvatanja stopalom, koji je prisutan do desetog meseca posle rođenja.

Isto tako i drugi »primitivni« refleks (na primer refleks traženja) predstavljaju odraz koordiniranih procesa diferencijacije anatomskih struktura i njihove funkcije. Njihovo postojanje omogućava kasnije kontrolisane pokrete. Nastanak određenih struktura pre rođenja, kao što je to pokazano na primeru razvoja ruke, ide zajedno sa uspostavljanjem funkcije tih struktura. »Nastanak jednog organa je već početak njegove funkcije.« (Blešmit) Ova otkrića čine atavističko tumačenje refleksa suvišnim.

10.5.9. Završni stavovi

Pokušaji, da se ljudska ontogeneza odnosno pojedini embrionalni kao i fetalni začeci organa ili posleporođajne reakcije bolje razumeju pozivanjem na evolucionistička tumačenja, nisu uspešni. Mnogobrojni embriološki nalazi ukazuju na neodrživost objašnjenja koja se zasnivaju na principima biogenetskog zakona i njegovih modifikacija.

I pored toga, u naučnim knjigama uvek iznova nailazimo na pozivanje na površna istorijska tumačenja nekih embrionalnih struktura u ljudskom razvoju (škržni lukovi, rep, krzno). Ovim i drugim takozvanim rekapitulacijama moguće je objasniti poreklo i funkcije bez stalnog pozivanja na hipotetičku filogenezu.

Čovek ne postaje čovek tokom razvoja, već je čovek postao čovek od momenta oplodjenja. Dakle

ne razvija se u čoveka, već kao čovek započinje razvoj. Biti čovek to nije fenomen, koji proizilazi iz ontogeneze, već stvarnost, koja je preduslov njegove ontogeneze. Erih Blešmit je u **zakonu održanja individualnosti ovu činjenicu** suprotstavio ideji o filogenetskom objašnjenju. Ovaj zakon govori da je oplodnjem uspostavljena specifičnost individualnosti određenog organizma i njegove razmene materija i da se održava do smrti. Sve što se menja tokom razvika, to je slika pojave (uporedi: sliku 10.24).

10. 6. Zaključci

1. Do sada nije potvrđena bilo kakva povezanost između ontogeneze, koja se može posmatrati i stalno se ponavlja, i hipotetičke filogeneze.

2. Iste činjenice utvrđene putem embrioloških istraživanja tokom istorije nauke različito su interpretirane i još uvek se različito interpretiraju (ideja lestvičaste hijerarhije i tipologija, teorija o evoluciji, učenje o stvaranju), uglavnom evolucionistički, i time favorizuju taj model o nastanku života.

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

Odbacivanje Hekelovih ideja i stanje sadašnjeg istraživanja na području embriologije pokazuju, da su i sada kao i ranije tumačenja u okviru evolucionizma sporna i nedokazana. Razvije se u svim svojim detaljima može razumeti bez pozivanja na evolucionističke pretpostavke. Evolucionističko tumačenje se – kao što je pokazano – čak pokazalo kao nešto što može odvesti na pogrešan put.

Činjenica o sličnosti embrionalnih začetača čoveka sa odgovarajućim formama drugih živih bića takode nije potvrda pretpostavljene filogenije (→ VII. 17.4). Slični principi morfološkog i funkcionalnog razvika kod različitih tipova kičmenjaka mogu se pripisati stvaralačkoj nameri Višeg bića koja sve kičmenjake dovodi u postojanje koristeći slične programe i mehanizme individualnog razvoja.



Slika 10.24. Rekonstrukcije serijskih preseka humane embriološke zbirke Blešmit, Univerzitet Getingen. Zbirka je internacionalno katalogizovana i priznata i upečatljivo potvrđuje Blešmitov »zakon održanja individualnosti«.

3. Hekelov biogenetski zakon (1866; 1872) pokazao se kao pogrešan – kada su u pitanju njegova uzročna i opisna objašnjenja. Neke njegove postavke ipak su našle primenu u razmatranjima filogenije, ali u modifikovanoj formi biogenetskog pravila (proučavanje razvoja pojedinih organa, istraživanje evolutivnih rodoslova). Međutim, te metode su se pokazale kao nepouzđane.

4. Sličnosti zametaka (klica) različitih organizama, koje se mogu pratiti u toku embrionalnog razvoja, mogu se tumačiti pod pretpostavkom makro-

evolucije, ali ovakvo tumačenje ne proizilazi obavezno iz nalaza njihovih individualnih ontogeneza. Alternativna interpretacija ovih podataka, na primer u smislu nauke o stvaranju, nije protivrečna i moguća je koliko i evolucionistička interpretacija.

5. Primer ljudske ontogeneze pokazuje, da je svaki embrionalni začetak i razvoj svakog organa i njegove anatomije i fiziologije razumljiv i bez preduslova evolucije. Uprkos sličnostima sa razvićem drugih kičmenjaka, čovek je bez sumnje čovek od samog početka, sa očiglednom individualnošću u svakoj fazi.

Biogenetsko pravilo i pitanje abortusa

Pored značaja za nauku, podaci o embrionalnom razvoju čoveka bitni su za raspravu o opravdanosti i etičkoj dopustivosti ili nedopustivosti abortusa. Iako zadiranje u ove konsekvence sigurno nije bila namera autora školskih udžbenika i nastavnika biologije, modifikovano biogenetsko pravilo može kod učenika i studenata stvoriti utisak da, posebno u početnim stadijumima ontogeneze, čovek nije »pravi čovek«. Tako na primer Mur (Moore; 1990, s.101) piše o prelazu iz embrionalnog u fetalni pe-

riod: »... Jer ovaj prelaz odlikuje činjenica, da se embrionalno telo iz nediferencirane mase ćelija sada pretvorilo u živo biće slično ljudskom.« Pred stravičnom činjenicom da se samo u Nemačkoj godišnje u majčinoj utrobi ubije 300.000 dece, naročito se mora staviti akcenat i u javnosti skrenuti pažnja na tačnost zakona o održanju individualnosti, koji ističe da je čovek, čovek od trenutka začeca i da je prema tome svako uništavanje oplodne ljudske jajne ćelije ili embriona, ubistvo čoveka.

11. Biogeografija

Biogeografija bavi se istraživanjem geografskog rasprostranjenja živih bića. Tip raspodele različitih vrsta, rodova i viših sistematskih jedinica dozvoljava hipotetičke zaključke o istoriji naseljavanja planete. Iz toga se opet mogu izvesti zaključci o centrima nastajanja različitih životinjskih i biljnih grupa i o mogućoj evolutivnoj povezanosti različitih taksona.

11.1. Uvod

Sledeći pristup proučavanju istorije i eventualne evolucije živih bića, omogućava istraživanje njihovog širenja i rasprostranjenja. Ovo je zadatak **biogeografije**. Osim proučavanja sadašnje rasprostranjenosti životinja i biljaka na Zemlji biogeografija ispituje i *uzroke* rasprostranjenja i pokušava, da prati istoriju životinjskih i biljnih grupa utvrđivanjem njihove nekadašnje rasprostranjenosti.

Biogeografija je zavisna od rezultata mnogih drugih bioloških disciplina, naročito o ekološkim i paleontološkim nalazima. Već to dosta govori o glavnim faktorima koji su relevantni za geografsku rasprostranjenost živih bića:

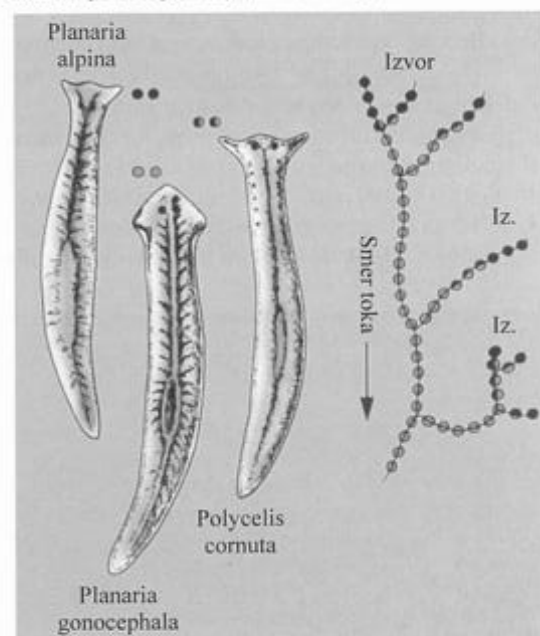
- **Ekološki uzroci:** Područje rasprostranjenja neke vrste može biti ograničeno lokalnim prisustvom potrebnih životnih uslova za dotičnu vrstu. Trska na primer raste samo na močvarnom zemljištu, pustikara u svim svojim oblicima samo na sunčanim mestima u šumi ili na iskrčenim terenima; određene vrste pljosnatih crva (Turbellaria) žive samo u gornjem toku potoka i reka (slika 11.1) itd. Mnoge vrste mogu egzistirati samo pod specijalnim uslovima i zato su ograničene u svom području rasprostranjenja. Vrste sa većom ekološkom fleksibilnošću, kao na primer maslačak, mogu nastanjivati mnogo šira područja.

Međutim, određene vrste često nedostaju u područjima koja bi im ekološki »odgovarala«. Svako zna da severni medved živi na Arktiku, ali ne i na Antarktiku ili da su kenguri ograničeni na područje australskog kontinenta. Uprkos velikim sredinskim sličnostima između Afrike i Južne Amerike njihovi stanovnici veoma su različiti. U pomenutim i mnogim drugim slučajevima verovatno su drugi, a ne ekološki uzroci imali značajnu ulogu u rasprostranjenju vrsta. Time se naša pažnja usmerava na

- **istorijske uzroke.** Često se događa, da neka vrsta nastanjuje samo jedan ograničeni areal (**endemizam**), zato što je nastala u tom području i zbog postojećih barijera nije mogla da zahvati šira područja (**endemizam porekla**). Da li neka vrsta može da pređe neki životni prostor koji je za nju nepogodan, zavisi od njene pokretljivosti. Spore i od-

ređene vrste semena mogu biti nošeni vetrom na velike udaljenosti. Međutim, za mnoga živa bića već široka reka je nepremostiva prepreka. Primer za endemizam porekla su već pominjane Darwinove zebe (→ slika 4.9).

Nastanak i razdvajanje kopnenih mostova, pomeranja kontinenata i klimatske promene verovatno su doveli do promena u rasprostranjenosti različitih vrsta. Tako u višim planinama (na primer na Švarcvaldu) ima nekih vrsta biljaka, koje se inače javljaju tek u Alpima i na Arktiku, ali ih između tih područja nema. Ovaj nalaz stručnjaci povezuju sa ledenim dobom u kome je u srednjoj Evropi vladala hladna klima, a u širokom području se formirala vegetacija tundre. Promenom klime (otopljanje posle ledenog doba) ove vrste biljaka potisnute su u viša planinska područja, u kojima su zbog nedostatka kon-



Slika 11.1. Rasprostranjenje tri vrste pljosnatih crva u potocima: *Planaria alpina* živi samo u hladnoj vodi u blizini izvora. *Polycelis cornuta* se javlja dalje u nižem delu potoka, *Planaria gonocephala* živi u donjim tokovima potoka sa zagrejanom vodom. (prema Osche /Oše 972)



Slika 11.2. Planinska zvončica (*Soldanella alpina*), glacialni relikv u južnom Švarcvaldu.

Slika 11.3. Rasprostranjenost planinske zvončice u srednjoj Evropi; strelica označava područje Feldberga u kome se javlja vrsta sa slike 11.2. (Prema Hegi 1961).

kurencije mogle da prežive kao takozvani »glacialni relikti« (slika 11.2. i 11.3). U takvim slučajevima moguće je govoriti o **reliktnom endemizmu (preživelih)**. Prvobitno veliko područje rasprostranjenosti neke vrste, moglo je biti smanjeno time, što su na to područje prodrli konkurenti u ishrani ili predatori i tako potisnuli domaće vrste. U tom smislu može opstati pretpostavka da su američki torbari (tamo žive još samo neki oposumi) izumrli potisnuti placentarnim životinjama.

Dakle u ovakvim istraživanjima važni su nalazi paleogeografije i paleoklimatologije kao grana paleontologije, odnosno neophodno je uzimanje u

obzir fosilnog zapisa (→ VI. 12), jer današnje područje rasprostranjenosti vrsta u mnogim slučajevima ne odgovara ranijem.

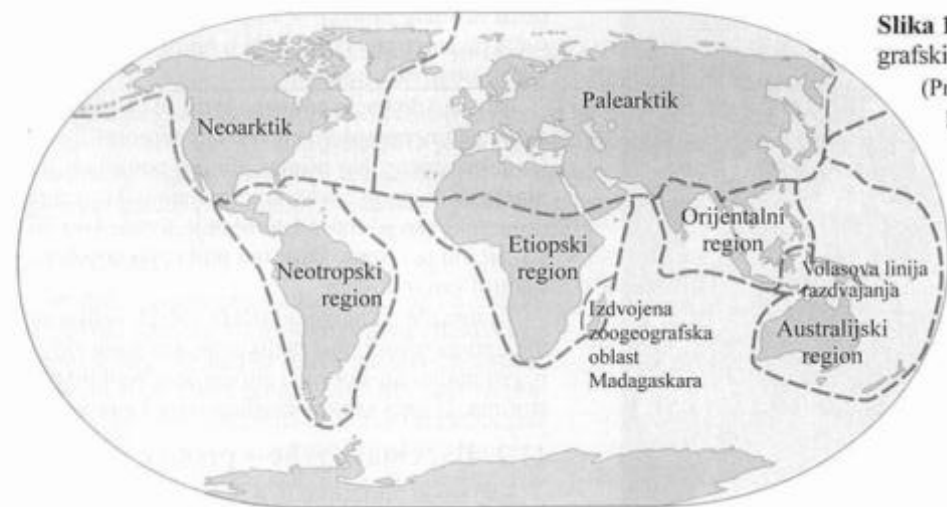
Isto tako do većih promena je došlo i čovekovim delovanjem, prenošenjem vrsta ili nepromišljenim istrebljivanjem. Na primer, dingo, podivljali domaći pas, koga je čovek rano preneo u Australiju, prouzrokovao je skoro istrebljenje torbarskog vučaka, ali mu je u tome izuzetno pomogao čovek nekontrolisanim lovom.

Za tumačenje biogeografskih nalaza veliku pomoć pruža sposobnost razlikovanja između zbivanja na malim prostorima i zbivanja na velikim prostorima. U vezi sa tim obradimo neke primere.

11.2. Darwinove zebe – primer

Kao što je bilo reči u II. 4.3. Darwinove zebe žive samo na ostrvima Galapagos udaljenim 1100 km od ekvatorskog kopna i (jedna vrsta) na 800 km od njih udaljenim Kokosovim ostrvima. Pošto nema dovoljno ekoloških razloga za lokalizovanost ovih vrsta, (Darvinove zebe bi najverovatnije mogle živeti i drugde.) verovatno postoje istorijski razlozi. Zbog vulkanskog porekla arhipelaga Galapagos sve vrste koje tamo žive donesene su vetrom ili vodom. Često se pominje hipoteza, da sve ove vrste zebe potiču od nekoliko zebe jedne vrste koja je stigla sa južnoameričkog kopna (→ slika 4.9). Od ove su se onda razvile različite današnje vrste galapagoskih (Darvinovih) zebe, koje se kasnije više nisu mogle vratiti na kopno i zato su naselile ograničena područja navedenih ostrva. Ova hipoteza poduprta je nalazom, da na galapagoskim ostrvima živi malo drugih vrsta (zebe su imale slabu konkurenciju). Naprotiv, na kopnu zbog tamo vladajuće konkurencije ne bi bila moguća tako intenzivna specijacija. Time je, tako se može dalje tvrditi, otvoren prostor za evoluciju: razlike među današnjim vrstama Darvinovih zebe nastale su evolucijom. Međutim, u ovom slučaju zabeležene su samo **mikroevolutivne** promene u odnosu na **hipotetičku prvobitnu vrstu**; ovim primerom **ne potvrđuje se makroevolucija** (→ II. 4.3). Tako se ovaj nalaz rasprostranjenosti Darvinovih zebe može tumačiti i u okviru modela osnovnog tipa (→ II. 3).

Ovo važi i za mnoge slične slučajeve **mikroevolutivne raspodele** različitih vrsta istog osnovnog tipa na malim izolovanim teritorijama. Tako se ostrvske populacije često razlikuju od ostrva do ostrva i od susednih srodnih kopnenih oblika. Radi se o **specijaciji unutar osnovnih tipova**, međutim nema govora o makroevoluciji ili evolutivnom napretku. Veliki



Slika 11.4. Zoogeografski regioni Zemlje (Prema Illies 1971, prema De Latin)

deo prostornih podela tumačenih kao endemizmi pokreka može se objasniti mikroevolutivnim procesima.

11.3. Promene na velikoj teritoriji u modelu evolucije

Dok kontinenti na severnoj Zemljinoj polulopti pokazuju samo relativno neznatne biogeografske

razlike, koje postaju sve veće usmerenjem prema jugu, Darwin je na svom putovanju oko sveta od 1831-1836. zapazio velike razlike u fauni Afrike i Južne Amerike, uprkos sličnim ekološkim nišama. U vezi sa time napisao je (1967 [1859] s.507): »Ali uprkos ovoj opštoj skladnosti životnih uslova oba sveta, njihovi stanovnici su potpuno različiti.« Na

Ponovna kolonizacija

Ponovno naseljavanje opustelih delova Zemlje ili nastalih ostrva moguće je u prilično kratkom vremenu. To pokazuju poznata i tačno praćena brza naseljavanja. Navešćemo samo dva primera:

- »Vulkan Krakatau, na vulkanskom ostrvu 40 km zapadno od Jave, imao je 26. avgusta 1883. godine veliku erupciju, koja je ostrvo najvećim delom potopila u more, a preostali deo pokrila slojevima lave visokim nekoliko metara. Sve živo bilo je uništeno.... Praćenje ponovnog naseljavanja ovog ostrva od strane botaničara dalo je sledeće rezultate: posle 3

godine zabeleženo je 27 viših vrsta biljaka, posle 14 godina 62 vrste biljaka, posle 23 godine 114 vrsta (time je skoro obnovljeno normalno stanje vegetacije). Zoološka analiza je pokazala sledeće: posle 6 godina 40 vrsta artropoda (člankonošci), 1 vrsta gmizavaca; posle 25 godina 240 vrsta artropoda, 4 vrste puževa, 2 vrste gmizavaca, 16 vrsta ptica sa trajnim leglima; posle 40 godina otprilike 500 vrsta artropoda, 7 vrsta puževa, 3 vrste gmizavaca (1 zmija, 2 guštera), 26 vrsta ptica sa trajnim leglima, 3 vrste sisara (2 vrste slepih miševa i orijentalni pacov).....



Susedno ostrvo Sibezijski udaljeno je 18,5 km od Krakatau: dakle najmanje preko ove udaljenosti vrste su aktivno ili pasivno morale biti prenesene. Prvobitna situacija flore i faune je 50 godina posle erupcije ponovo bila uspostavljena: geološki sićušan vremenski raspon!« (Illies 1971)

- Poljski zec (*Lepus europaeus*) se u Aziji u jednom netaknutom ekološkom sistemu u poslednjih 160 godina prilično proširio prema istoku (prema Thenius 1980).



Širenje poljskih zečeva u Aziji.

osnovu ovih razlika Zemlja se deli u različite životinjske odnosno biljno – geografske zone (slika 11.4). Ove razlike u fauni na velikim prostorima moraju se istorijski tumačiti.

Evolutivna tumačenja pretpostavljaju, da će razdvojene životne zajednice ići različitim putevima razvoja (→ 11.4.2.2) i da će posle trajnog razdvajanja razlike postajati utoliko veće, što je vreme od razdvajanja duže i dugoročnije. Teorijom pomeranja kontinenata, koju je postavio Alfred Wegener (A. Wegener) (današnja teorija **tektonike kontinentalnih ploča**), učinjen je pokušaj kojim je trebalo objasniti kako sličnosti tako i velike razlike u naseljavanju južnih kontinenata. Prema ovoj teoriji današnji kontinenti predstavljaju razbijene komade jednog ranijeg celovitog kopna. Pri tome su južni kontinenti ranije razdvojeni od severnih. Ovo odgovara meri biogeografske različitosti između faune i flore na kontinentima, do kojih je došlo različitim daljim putevima razvoja vrsta koje su postojale pre razdvajanja kontinenata.

Ova teorijska izlaganja ilustriramo sa dva primera.

Torbari

Torbara danas ima samo u predelima Australije i malo vrsta u Novom svetu. Fosilnih ostataka torbara ima i u Evropi, ali i mnogo primera u Severnoj i Južnoj Americi. Severnoamerički fosili važe za najstarije torbare. I u Aziji su u međuvremenu otkriveni fosilni torbari. Međutim, sadašnja slika rasprostranjenja je nepovezana (**disjunktivna**). S obzirom na ovu situaciju nema sigurnih podataka ni o poreklu kao ni o istoriji rasprostranjenja. Jedna hipoteza smatra, da su torbari nastali u Novom svetu i da su odatle stigli u Australiju preko antarktičkog kopna u vreme kada ono nije bilo pokriveno ledom. Tamo su torbari mogli, jer nije bilo konkurencije placentalnih sisara, da se razviju do današnje raznovrsnosti, dok su u Novom svetu velikim delom izumrli. Ova hipoteza podupire se nalazom, da u Australiji do sada nisu poznati sigurni fosili placentalnih životinja.

Madagaskar

Slična ali i specifična situacija postoji u biogeografiji Madagaskara. Tamo nedostaju skoro svi afrički veliki sisari, a takođe i pravi majmuni. Pretpostavlja se da su sisari na ostrvu Madagaskar dospeli nanošenjem. Takođe i čitav niz afričkih grupa ptica, gmizavaca i vodozemaca nedostaju na ovom ostrvu. Sa druge strane ima mnogo vrsta koje postoje samo na Madagaskaru (endemiti, v.g.). Na primer, tamo su polumajmuni zastupljeni mnogim endemičnim osnovnim tipovima.

11.4. Problemi tumačenja u modelu evolucije

Kontinenti zaista pokazuju, kao što je rečeno, jasne razlike u sastavu svoje flore i faune, ali postoje i sličnosti. Postoji na primer, veliki broj tropskih rodova, koji imaju bliske srodnike u dva ili više fitogeografskih regiona. Među biljkama i životinjama ima takođe mnogo kosmopolitski (odnosno po celom svetu) rasprostranjenih vrsta ili rodova. U takve se ubraja rod *Drossera* (rosulja-biljka mesožder), koja nastanjuje veoma specifična staništa, name tresetišta. Od životinja u tu grupu može da uđe leptir stričkovac (*Vanessa cardui*) koji nastanjuje sve kontinente osim Južne Amerike. Podela širom sveta sistematski bliskih, ali ekološki specijalizovanih vrsta kao što je rosulja, govori protiv postepenog rasprostranjenja iz takozvanih centara nastanka.

Kao argument u prilog postojanju centara nastanka obično se pominju endemizmi. Međutim, uzimanjem u obzir fosilnih formi mnogi endemizmi gube u svojoj snazi kao dokaz. Na primer, kandžasta žaba je sada endemska vrsta u Africi; ali fosili kandžaste žabe otkriveni su i u Brazilu. Da to ne znamo, mogli bismo prihvatiti činjenicu da je Afrika centar nastanka i centar evolucije kandžastih žaba.

U okviru teorije evolucije teško je objasniti »totalne disjunkte«, odnosno vrste koje izolovano postoje na nekoliko veoma udaljenih i izolovanih tačaka planete.

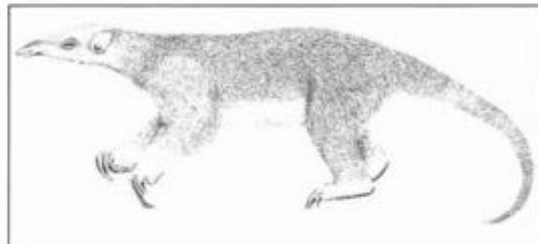
Modre svrake nastanjuju Kinu i jedan deo Španije; legvani (gušteri iz Novog sveta) osim Južne Amerike nastanjuju i Madagaskar i Južno more. Daždvenjak *Hydromantes* živi na ostrvima u zapadnom području Sredozemnog mora i u Kaliforniji. Tapire nalazimo u Južnoj Americi i u istočnoj Aziji, fosilno čak i u Nemačkoj (Willershausen; SCHEVEN 1982, str. 108). Mravojeda sada ima samo u Južnoj Americi, ali su fosili nađeni i u Nemačkoj (Messeler Eozan; slika 11.5).

Značajno je i disjunktivno rasprostranjenje slatkovodnih riba. Čitav niz blisko srodnih oblika živi na različitim kontinentima. Prelaženje okeana ne dolazi u obzir za oblike koji su prilagođeni za život samo u slatkoj vodi.

Alternativna tumačenja ovakvih, evolucionistički teško objašnjivih fenomena, pretpostavljaju različita putovanja i različite mogućnosti preživljavanja u okviru većih istorijskih katastrofa koje su zadesile Zemlju. Međutim, iz ugla ovakvih gledišta ne postoje izgrađene hipoteze o biogeografskom rasprostranjenju živih bića.

11.5. Zaključci

1. Istorijska biogeografija pokušava da na osnovu rasprostranjenja današnjih i fosilnih živih bića rekonstruiše istoriju nastanjivanja Zemlje. Podaci su skromni i ograničeno dostupni tako da je vrlo teško napraviti takvu rekonstrukciju.



Slika 11.5. *Eurotamandua joresi*, evropski izumrli mravojed (rekonstrukcija prema Storch 1984) i današnji mravojed (desno).

2. Raspodele vrsta na malim prostorima često se mogu tumačiti pomoću mikroevolutivnih procesa. Mnogi endemizmi svode se na specijaciju u okviru osnovnih tipova.

3. Raspodele živih bića na velikim prostorima u modelu evolucije mnogi tumače divergentnom makroevolucijom.



12. Osnovni pojmovi paleontologije206

12.1. Paleontologija - nauka o poreklu206	12.3. Fosili210
12.2. Geološki sistemi206	12.4. Zaključci212

13. Fosili kao predačke forme i prelazni oblici213

13.1. Fosilni mikroorganizmi214	13.8.1. Iz vode na kopno237
13.2. Pretkambrijumsko-kambrijumski problem216	13.8.2. Kopnene biljke silura i donjeg devona .238
13.3. Od ribe do vodozemca218	13.8.3. Kopnene biljke srednjeg i gornjeg devona238
13.4. Od vodozemca do gmizavca221	13.8.4. Argumenti za evolucionističko tumačenje239
13.5. Od gmizavca do ptice221	13.8.5. Problemi evolucionističkog tumačenja240
13.6. Poreklo sisara226	13.8.6. Zaključci241
13.6.1. Nastanak ranih sisara226	13.9. Karbonski Lepidodendron i Sigilarija .241
13.6.2. Nastanak srednjeg uha228	13.10. Nastanak angiospermi243
13.6.3. Hipotetičke linije razvoja231	13.11. Zašto su prelazni oblici retki?245
13.6.4. Zaključci234	13.12. Zaključci247
13.7. Evolucija konja234	
13.8. Prve kopnene biljke237	

14. Nastanak čovečanstva248

14.1. Čovekovo porodično stablo248	14.7.1. Rod Homo262
14.2. Ocena obeležja zavisna od teorijske pretkonceptije249	14.7.2. Grupa Homo ergaster / erectus262
14.3. Poreklo čovekolikih majmuna250	14.7.3. Srednjopleistocenski »mešoviti« oblici .263
14.4. Rani hominidi252	14.7.4. Neandertalac264
14.4.1. Australopithecusi252	14.7.5. Homo sapiens - »razuman« čovek .265
14.4.2. Homo habilis253	14.7.6. Zaključivanje na osnovu morfoloških obeležja - filogenetski ili funkcionalno? .265
14.5. Postupnost nastajanja čoveka?255	14.8. Alat i umetnosti267
14.5.1. Uspravan hod255	14.8.1. Kultura paleolita267
14.5.2. Mozak256	14.8.2. Umetnost paleolita268
14.5.3. Proizvodnja alata258	14.9. Hipoteze o postanku čoveka269
14.6. Problemi obeležja prilikom rekonstrukcije porodičnog stabla ...259	14.9.1. Gde je geografska koelevka pravih ljudi? .269
14.7. Pravi ljudi i njihove anatomske forme262	14.9.2. Kako su nastale današnje populacije? .270
	14.9.3. Osnovni tip Homo i njegova radijacija .271
	14.10. Zaključci273

Istorijsko istraživanje evolucije: Tumačenje fosila

Deo
VI



12. Osnovni pojmovi paleontologije

Ostaci biljaka, životinja i ljudi iz prošlosti daju važne podatke za rekonstrukciju evolutivne istorije živih bića. Ovakvi ostaci nazivaju se fosili. Nauka koja se bavi izučavanjem fosila naziva se paleontologija.

Kako su nastali fosili? Kako se kategorišu? Fosili ne postoje razbacani, bez nekog reda u različitim slojevima sedimentnih stena, već pokazuju korelaciju u svom redu kojim se pojavljuju u sedimentima širom sveta. Kako se može tumačiti ovaj red?

12.1. Paleontologija – nauka o poreklu

Fosili su ostaci živih bića i njihovih tragova iz geološke prošlosti. Nauka koja se bavi njihovim istraživanjem naziva se **Paleontologija**. Dok savremena biologija proučava mnoštvo danas postojećih vrsta i njihov način života sve do njihovog molekularnog nivoa, paleontologija istražuje životinjski i biljni svet iz prošlih vremena. Paleontologija je zato *istorijska nauka*.

Prilikom istraživanja fosila moguće je poći od različitih pretpostavki (→ I.1.3; VII.17.1). Po teoriji evolucije pojedini tipovi živih bića tokom istorije razvijali su se jedni iz drugih. Pretpostavka ovog tumačenja je, da su postojali prelazni oblici (→ zaseban tekst str. 218.) između različitih osnovnih tipova i viših taksonomskih jedinica i da će ti



Slika 12.1. Krečnjačke slojevitost naslage kod Solenhofena (Gornja jura/Maksberg kod Solenhofena) kao ilustracija zakona o taloženju: »taloži se sloj preko sloja, mlađi sloj uvek leži na starijem«.

Prekoračenje granice:
Nauka o stvaranju

U okviru nauke o stvaranju proizilaze, takođe, zaključci koji se mogu naučno proveriti: učenje o stvaranju predviđa da nikada neće biti pronađene fosilne prelazne forme između osnovnih tipova, jer takve forme nikada nisu ni postojale (→ II. 3.4).

Kako teorija evolucije daje upravo suprotno predviđanje, test ispravnosti ovog predviđanja je istovremeno i test predikcije koju daje učenje o stvaranju.

Za model stvaranja živih bića u kratkom vremenu (→ VII. 15.2) takođe je značajno pitanje starosti planete i života na njoj: po predviđanju učenja o stvaranju, stene treba da nam pruže argumente o mnogo mlađoj Zemlji i životnim procesima na njoj, nego što to predviđa teorija evolucije (→ VII.17.1).

prelazni oblici biti pronađeni sa povećanjem broja otkrivenih fosila (makroevolucija). Zbog toga važno pitanje sa kojim se moramo pozabaviti glasi: Da li se na osnovu fosila može dokazati makroevolucija? (uporedi: slika 12.3)

Zato što je paleontologija usko povezana sa geologijom, iz ove veze proizilazi i *pitanje koliko su Zemlja i život na njoj stari*. U ovoj knjizi nije izvršena dublja rasprava o starosti planete, ali će u sledećim delovima knjige biti dati neki argumenti u vezi sa pitanjem brzine formiranja stena u kojima se nalaze fosili. Za evolucionizam ova pitanja su značajna, jer su za makroevoluciju potrebni veliki vremenski periodi. Geologija treba da pruži argumente koji bi podržali evolucionističku ideju o veoma staroj planeti Zemlji i o starim životnim procesima na njoj.

Da bismo mogli raspravljati o fosilima i argumentima koje oni pružaju o pitanju evolucije, potrebna su određena osnovna znanja o taloženju i formiranju sedimentnih stena. O tome govori sledeće poglavlje.

12.2. Geološki sistemi

Zakon taloženja (sedimentacije)

Za utvrđivanje relativne starosti nekog fosila, mora postojati i biti poznata, pravilnost njegovog pojavljivanja u određenom tipu i sloju sedimentnih ste-

na. Opisom i proučavanjem slojeva bavi se **stratigrafija**. To je geološko-paleontološka nauka, koja klasifikuje stene uzimajući u obzir sve njihove organske i neorganske osobine, pokušavajući da odredi vreme njihovog nastanka na osnovu fosilnog sadržaja u njima i pokušava da odredi (relativnu) tabelu geološkog vremena (tabela 12.1; → slika 13.1). Stratigrafija je zasnovana na zakonu o taloženju koji je još 1669. postavio Nikolaus STENO: »Sedimentne stene nastaju taloženjem sloja na sloj, pri čemu mlađi slojevi leže na starijim. Kod neometanog taloženja, dakle smer od dole prema gore, odgovara vremenskom redosledu od starijeg prema mlađem.« (slika 12.1) Ako se fosili nalaze u različitim slojevima, to pod uslovom neometanog taloženja, znači i relativno različitu starost. O brzini formiranja slojeva i time o apsolutnom geološkom vremenu postoje, međutim, velike razlike u mišljenjima (uporedi: VII.15.2; VII.17.1).

Podudarnost sedimentnih slojeva širom sveta

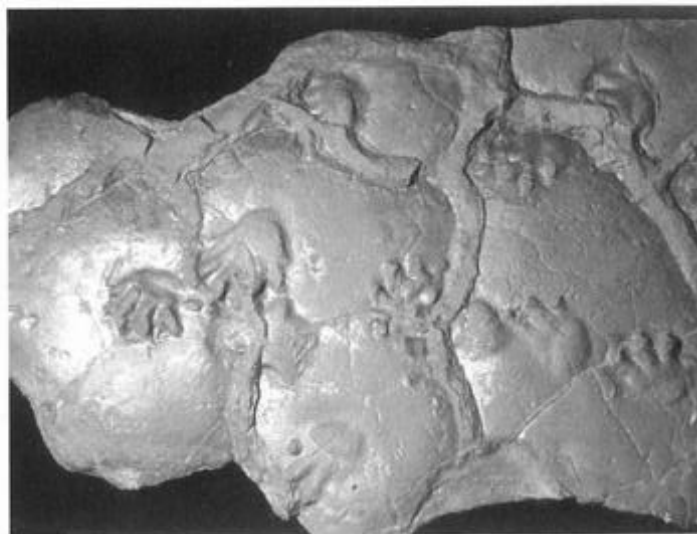
Redosled pojavljivanja različitih fosila u slojevima koji slede jedni za drugima, relativno je podudaran i može se u osnovnim crtama pratiti u sedimentima širom Zemlje (tabela 12.1. slika 13.1). U slojevima stena ispod kambrijuma, (**prekambrijum**; uporedi: slika 12.6), do sada su pronađeni samo fosili bakterija, i spore gljiva, zatim organizmi neutvrđenog sistematskog položaja (fauna Ediakara) kao i alge i mnogobrojni stromatoliti. Sedimenti paleozoika, sačinjeni od peščara, glinenih škriljaca kao i krečnjaka **kambrijuma**, **ordovicijuma**, **silura** i najvećim delom **devona** sadrže skoro isključivo izumrle morske beskičmenjake kao na primer trilobite (uporedi: slika 12.8). Za njima slede slojevi **karbonskih** stena sa mnogobrojnim ugljenisanim ostacima vegetacije (uporedi: VI.13.9). Iznad slojeva kamenog uglja, upadljivo se menja sastav sedimenta (→ VI.12.3). U mnogim delovima sveta iznad karbona se nalaze peščari, i pretežno crveno obojeni konglomerati peščano-laporasto-glina stih slojeva (slika 12.2). Sedimenti nastali taloženjem u epikontinentalnim morima (=mora koja su povremeno poplavljivala delove kontinenata) iz **perma**, **trijasa**, **jura**, **krede** i **tercijara** slede iznad pomenutih crvenih sedimenta. Ovi morski krečnjaci, laporac, peščari, svi sadrže bogatu fosilnu faunu.

Osnovni slojevi dalje se mogu raščlaniti na osnovu prisustva **vodećih fosila**. Pošto se radi o ostacima živih bića, grana stratigrafije koja se bavi proučavanjem redosleda fosilnih organizama u sedimentnim stenama, naziva se **biostratigrafija** (za

Tabela 12.1. Pojednostavljeni geološki stub. Desno je prikazana starost izražena u milionima godina prema radiometrijskom datiranju (→ slika 13.1).

Keno- zoik	Kvartar Tercijar	1,8 65
Mezozoik	Kreda	135
	Jura	205
	Trijas	250
Paleozoik	Perm	290
	Karbon	355
	Devon	410
	Silur	438
	Ordovicijum	510
	Kambrijum	570
Prekambrijum		

razliku od **litostratigrafije**, koja – zbog čestog nepostojanja fosila, na primer u navedenim crvenim sedimentima – sedimentne slojeve i njihovu pripadnost određenom geološkom periodu određuje prema strukturi i karakteristikama samih stena). Za vodeće fosile podobni su samo oni ostaci biljaka i životinja koji ispunjavaju određene preduslove: »Treba da budu česti, lako prepoznatljivi, da su postojali samo u kratkom periodu, odnosno da se odlikuju neznatnom vertikalnom raširenošću u slojevima, a da pokazuju prostorno široku rasprostranjenost na planeti u određenom sloju.« (Ziegler 1986, str. 150) Javljanje nekog određenog vodećeg fosila u slojevima različitog tipa, koji su međusobno geografski udaljeni (npr. na jednom mestu u peščarima, a hiljadu kilometara dalje u krečnjacima) tumači se korelativno, odnosno prihvata se kao istovremeno, i to uzimanjem u obzir zakona o taloženju. Tako slojevi stena sa istim vodećim fosilima reprezentuju određeno vremensko razdoblje, o čijem tra-



Slika 12.2. Stena sa okamenjenim mrežastim pukotinama nastalim prilikom sušenja prapirnog blata i fosilnim tragovima gmizavca *Ichthyotherium cottae* iz potperma. Mrežaste okamenjene strukture nastaju kada isušeni sedimenti pucaju (kao kod sušenja blatnjavih bara) i ove pukotine se opet prekrivaju i popunjavaju svežim sedimentom. Kako se obrisi suvih pukotina i tragovi koje su u blatu ostavile životinje, brzo deformišu, fosilno postojanje ovih struktura dokazuje brzo preslojavanje novim sedimentom, koji je napravio odlivke pukotina i tragova, kao neku vrstu negativa. (Državni prirodjački muzej, Karlsruhe)

biljnih grupa u paleozojskim ili mezozojskim slojevima objašnjava se time, da ove vrste tada još nisu evoluirale. Na primer, ostaci »modernih sisara«

nađeni su skoro isključivo u tercijaru (i kvartaru), zato što su se tek tada razvili (upoređi: slika 13.33). Odgovarajuće evolucionističko objašnjenje važi i za druge grupe organizama.

Teškoće evolucionističkog tumačenja fosila

Da bi teorija evolucije mogla da se oslanja na fosilni zapis, potrebno je da je on kontinualan i da karakterističnim fosilima pokriva celokupnu istoriju Zemlje, pružajući jasnu sliku o toku evolucije. Međutim, činjenica je da na većini lokacija postoje ogromna prazna poglavlja u okamenjenoj istoriji pošto mnogi slojevi jednostavno nedostaju, pa tako i njihov fosilni sadržaj. Osim toga evolucionističko tumačenje zahteva postojanje mnogobrojnih veza i fosilnih prelaznih formi između različitih osnovnih tipova organizama (slika 12.3). U VI. 13. je detaljno pokazano, da se ovakve forme – ako uopšte postoje – nalaze izuzetno retko. Povremeno se, istini za volju, fosilni nalazi interpretiraju kao prelazne forme, ali upadljivo je da su ovakva tumačenja uvek sporna. Kako su prelazne forme po teoriji evolucije *more* postojati, njihovo izostajanje iz fosilnog zapisa može se objasniti samo time, da su se svi bitni procesi tokom evolucije odigrali u malim rubnim populacijama, i da je zbog toga verovatnoća fosilizacije bila premala. (Drugim rečima, preostaje nam da bez fosilnih argumenata verujemo ili ne verujemo da se makroevolucija dogodila; komentar prevodioca.)

Brzina geoloških procesa

Procena brzine geoloških procesa tokom Zemljine istorije je težak poduhvat, jer geolozi mogu ispitivati samo posledice, ali ne i uzroke i sam tok zbivanja. Geolog Čarls Lajel (Charles LYELL; 1797-1875; → I.2) zauzeo se za ideju da se procesi koji

su danas prisutni u prirodi isključivo uzmu kao moguću mehanizmi za tumačenje ranijih događaja; da se što detaljnije prouče savremeni procesi kao što su erozija i taloženje, zemljotresi, erupcije vulkana, klizišta, nastanak novih ostrva itd. Ovakav pristup problemu naziva se **uniformizam** što je termin koji upotrebljavaju Anglosaksonci. U Srednjoj Evropi za isti pristup u upotrebi je pojam **aktualizam**.

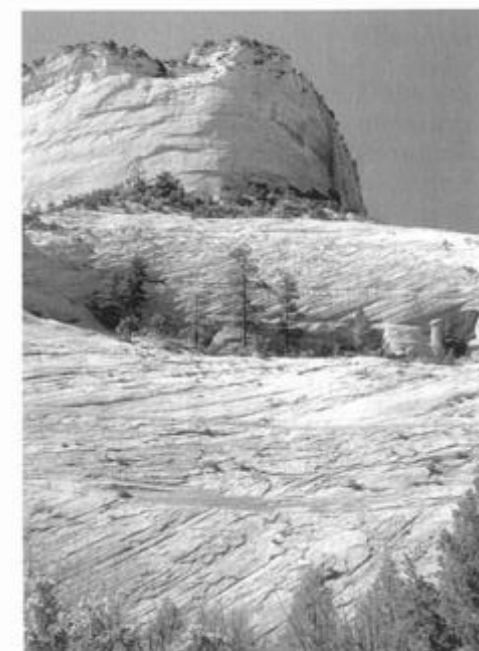
Naročito je Lajel u svom uniformizmu bio eksplicitan i u svojim objašnjenjima geološke istorije insistirao *isključivo* na savremenim procesima i sve zasnivao na današnjoj brzini geoloških promena. Sa time se veliki broj geologa onog vremena, a i kasnije, nije slagao. Ipak, uniformistički pogled se probio i potisnuo **katastrofizam** koji je dominirao u geologiji u prvoj polovini 19. veka. Katastrofisti su zastupali mišljenje da današnji procesi protiču polako, ali da su se u ranijim epohama dogodile nagle i intenzivne geološke promene. Mnogi katastrofisti potop su smatrali poslednjom velikom katastrofom.

Doduše, mnogi katastrofisti su prihvatili »staru« Zemlju, ali je Lajel pokušavao da ih ubedi, da su male i postupne promene u neizmernim vremenskim periodima bile sasvim dovoljne da se postignu isti efekti kao i u katastrofama, na primer, postepeno dizanje planina. Lajel je imao uspeha. I Darwinova teorija o prirodnoj selekciji zasnivala se na uniformističkim temeljima koje je postavio Lajel. Katastrofizam je ubrzo bio proganjan iz geologije. Međutim, u nekoliko poslednjih decenija, pod pritiskom geoloških činjenica »katastrofička« tumačenja ponovo se vraćaju u geologiju. Kako istraživači pojmove: aktualizam, uniformitarizam i katastrofizam, poistovećuju sa pogledima na svet na kojima su se ovi termini zasnivali u devetnaestom veku, savetuje se oprezna upotreba ovih pojmova u savremenim geološkim raspravama.

Slika 12.5. Kosi slojevi Navajo peščara (period jure - nacionalni park Zion, kod lokaliteta Checkerboard Mesa, Juta, SAD). Mnogi geolozi smatraju, da Navajo peščari predstavljaju fosilizovane peščane dine, koje su nastale u velikim pustinjanskim oblastima. Alternativno tumačenje nastanka ovih impresivnih kosih slojevitih geoloških formacija smatra da su brzim vodenim strujama taložene pod vodom. Za obe teorije nastanka danas nedostaju adekvatna aktualistička poređenja. To se naročito odnosi na ogromnu površinu na kojoj se prostiru Navajo peščari i na ogromne dimenzije samih formacija. Slojevi nastaju ukoliko zbog toga što gornja strana već nataloženih slojeva sedimenata, ponovnim najčešće jačim udarima vodene struje pod određenim uglom, delimično erodira i pri nastavljenoj strujanju i taloženju dolazi do formiranja novog sloja.



Slika 12.4. Vertikalna šupljina koju je u horizontalne sedimente utisnulo fosilizovano stablo drveta (polistratski fosil). U svim područjima bogatim kamenim ugljem, otkrivena su ovakva vertikalno postavljena fosilna debla; ovakvi fosili dokazuju brzo taloženje mnogih slojeva finih sedimenata. (Creswell u Northumberland-u, Engleska)



janju nauka o stvaranju najčešće ima drugačije shvatanje od teorije o evoluciji.

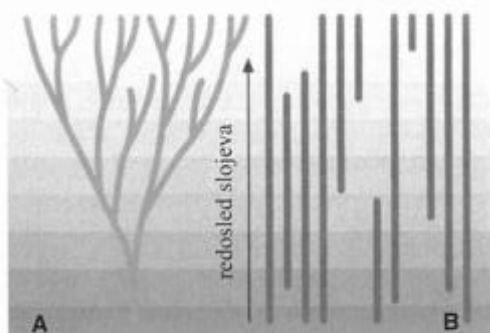
Istorijski *redosled* sedimentnih slojeva prikazan je u stratigrafskoj tabeli (tabela 12.1, sl. 13.1).

Smatra se da je zakon o taloženju univerzalan i da važi za sve sedimentne stene širom planete.

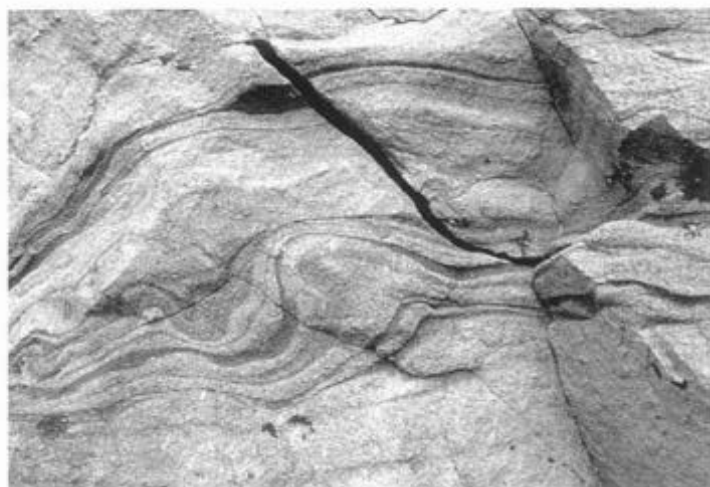
Pravilnost fosilnog zapisa

Opisana pravilnost taloženja fosila u okviru teorije o evoluciji, tumači se na sledeći način (tumačenje koje u vezi sa tim pitanjem nudi učenje o stvaranju prikazano je u VII.17.1):

Smenjivanje vrsta fosilnih organizama objašnjava se redosledom evolutivnog razvoja vrsta za vreme dugih vremenskih perioda. Nepostojanje fosilnih ostataka mnogobrojnih današnjih životinjskih i



Slika 12.3. Pri postepenoj i relativno ravnomernoj evoluciji, trebalo bi fosile po mogućnosti rasporediti u rodoslov, kao što je to nacrtano pod A. Pri skokovitoj evoluciji ili pri stvaranju, fosilni zapis »rodoslova« morao bi da izgleda tako kao što je označeno pod B. Linije ne predstavljaju vrste, već veće sistemske jedinice na nivou osnovnih tipova (→ II.3).



Slika 12.6. Deformacija slojeva nastala u toku sedimentacije (prekambrijum/Ap-plecross, severozapadna Škotska). Deformacije slojeva nastaju neposredno nakon taloženja (često za vreme daljeg smenjivanja sedimenata) u još neočvrslom stanju. Ove deformacije prouzrokovane su pritiscima koje izazivaju različita opterećenja, ili su rezultat zemljotresa. Bitni preduslov za formiranje ovakvih struktura je prethodno brzo taloženje celokupnog sedimenta. Na fotografiji prikazan detalj (širina slike: 1 m) je samo mali deo formacija koje se protežu preko mnogih kvadratnih kilometara.

U okviru »učenja o stvaranju u kratkom vremenu« (→ VII.15.2) ima pokušaja, da se u smislu ranijeg katastrofizma celokupna istorija Zemlje smesti u kratki (desetine hiljada godina), vremenski period. U ovom smislu pre svega navode se primeri, koji ukazuju na veoma brzo formiranje stena. Detaljnija objašnjenja data su u komentarima slika (slika 12.2 i 12.4-9). Ova postavka, koja se uglavnom oslanja na biblijsku teologiju, ukazuje na niz do sada nerešenih geoloških problema, koji su takođe u vezi sa problemima radiometrijskog datiranja starosti. S time povezani geološki i geofizički problemi ne mogu se dovoljno detaljno obraditi u okviru knjige iz oblasti biologije. Zato se u okviru ove knjige nećemo upuštati u dublju analizu geoloških pitanja.

12.3. Fosili

Facije i fosili

Nalazišta fosila po pravilu sadrže pripadnike određenih životnih zajednica, odnosno nekadašnjih ekosistema. Jedan primer za to su šume kamenog uglja iz perioda gornjeg karbona, ili morski fosili iz



Slika 12.7. Krečnjačka inkrustacija (lestve, kojima su se ranije spuštali rudari u šahtove). »Kapljanik/siga« (debljina 5 cm) nastala u toku samo tri godine. Geološki procesi (kao ovde formiranje sige) mogu teći raličitom brzinom, kao što pokazuje ovaj primer, koji je značajan za određivanje brzine rasta sličnih formacija nepoznate starosti. (Rudarski muzej, Bohum)

perioda silura u Gotlandu (slika 12.8). Međutim, ponekad su zajedno sahranjeni članovi različitih ekoloških sistema (kopneni i morski organizmi zajedno), tako na primer u krečnjacima Solenhofena (uporedi: slika 12.1) gde se pored fosilizovanih grana kopnenih biljaka nalaze mnogobrojni insekti (naročito vilini konjici i skakavci) zajedno sa morskim organizmima. Međutim, u normalnim uslovima ne očekuje se da se među fosilima morskih životinja nađe slatkovodna vrsta, isto tako među pripadnicima jednog tropskog ekološkog sistema ne očekuju se ostaci vrsta koje žive u umerenoj klimi.

Pod **facijama** se podrazumeva tip slojeva koji karakterišu jedan sediment prilikom njegovog formiranja, a odnose se na petrološku građu (*litofacije*) i/ili na sadržaj fosila (*biofacije*). Facija pruža (ponekad samo hipotetički) objašnjenje o tome, u kakvoj sredini je nekada živela fosilizovana vrsta. I obrnuto, prisustvo jednog određenog fosila, sa poznatim zahtevima životne sredine, može poslužiti za karakterizaciju tipa facije. Međutim, jedna tipično morska facija ne mora biti istovremeno životni prostor onih fosila koje sadrži, ali je takav životni prostor morao da postoji na manjoj ili većoj udaljenosti od mesta nalaza (slika 12.8. prikazuje fosile morske facije). Ako jedna za drugom slede stene različitih facija, to može značiti da se životna sredina u tom području takođe promenila.

Zašto uopšte dolazi do pojave različitih tipova facija koje slede jedna za drugom? Moguće objašnjenje bilo bi katastrofično uništenje nekog životnog prostora, kao što se danas može videti još samo u malim razmerama. Nakon takvih drastičnih promena mogle su se, zbog promenjenih uslova u životnoj sredini, formirati nove životne zajednice, što paleontolog vidi kao različitu faciju.



Slika 12.8. Okamenjeni ostaci organizama morske facije (Silur/Gotland, Švedska). Radi se o trilobitama i brahiopodama koje su doplavljenе vodenom strujom. Razaznaju se segmenti tela i repni oklopi (pigidijumi) trilobita (trorežnjeviti izumrli člankonošci) kao i ljušture brahiopoda. (studijska zbirka, Hagen/Westfalija.)

Upotrebna vrednost fosila

Fragmentarnost fosilnih nalaza

Poseta muzejima ili pogled na fotografije fosila ostavlja utisak, da su se fosilni ostaci ljudi, životinja i biljaka najčešće dobro i relativno u celosti očuvali. Međutim, na izložbama ili u knjigama nalaze se obično samo najlepši primeri. U stvarnosti veliki deo fosila je

fragmentaran, tako da se u mnogim slučajevima ne može odrediti čak ni pripadnost rodu ili porodici.

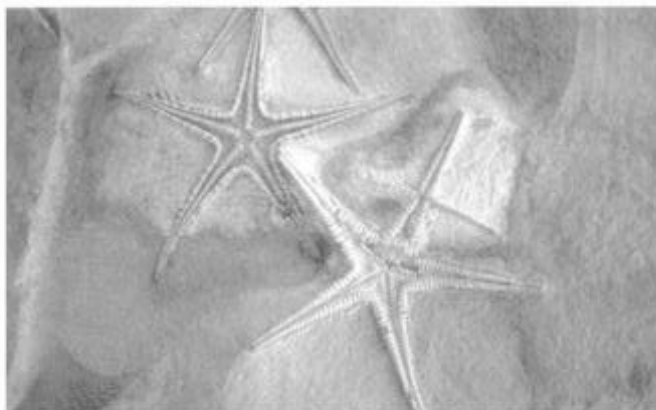
Učestalost fosilnih nalaza

Darvin se već u svom epohalnom delu *O postanku vrsta* (→ I.2) žalio na praznine u fosilnom zapisu. Iako su fosilni nalazi u mnogim slučajevima nađeni srećnim slučajem, a mnogi sedimenti ne sadrže fosile, danas je poznato najmanje 250.000 različitih fosilnih vrsta i nebrojene milijarde fosilizovanih jedinki različitih vrsta (o pojmu vrste u paleontologiji vidi dole). Argument da prelazne forme još nisu pronađene, jer je malo materijala iskapano, mogao je da bude prihvaćen u Darvinovo vreme, ali danas, pored tolikog broja iskopanih fosila, više nije održiv (→ VI.13). Doduše, u različitim grupama organizama u skladu sa mogućnostima fosilizacije prilike su različite. Tako su fosili kopnenih životinja, naročito kičmenjaka, relativno retki; preko 99% fosila su vodeni organizmi. Uprkos tome što su fosilni kopneni kičmenjaci retki, preko 85% današnjih porodica sisara su, na primer, poznate i iz fosilnog zapisa (osim toga još otprilike tri puta toliko izumrlih porodica; proporcija je slična i kod ptica i gmizavaca). Ovaj visoki udeo otkrivenih fosilnih predstavnika danas živih taksona, dozvoljava zaključak, da je i od izumrlih porodica nađen najveći deo, tako da što se tiče kičmenjaka, možemo smatrati fosilni uzorak reprezentativnim, a nepostojanje prelaznih formi izvesnim.

Broj otkrivenih fosilizovanih jedinki jedne iste vrste može veoma da varira. Mnoge vrste su dokumentovane samo jednim jedinim nalazom ili sa samo nekoliko nalaza (kao na primer u slučaju »prap-

Nastanak fosila

Taloženje je krajnji rezultat **erozije**. Reke donose usitnjene stene/kamenje do velikih jezerskih i morskih basena, gde se talože i pod određenim fizičkim i hemijskim uslovima očvršćavaju formirajući sedimentne stene. Ako se neki organizmi nađu u vodenoj struji koja transportuje materijal na mesta taloženja, odnosno ako su organizmi bili nastanjeni na mestu dejstva erozije (odnošenja materijala) ili na mestu taloženja, mogu biti ubačeni u slojeve i fosilizovani. Zatrpavanje blokira dohod kiseonika i time sprečava potpuno bakterijsko razlaganje i truljenje zatrpanih organizama (slika 12.9). Bakterije nezavisno od prisustva kiseonika mogu učestvovati u hemijskim procesima konzerviranja i fosilizacije, u kojima ostaje sačuvan oblik tela, (na primer piritizacija). U najvećem broju slučajeva zatrpavanje u sedimente dešava se naglo. Pri tome su prekinuti prirodni procesi razlaganja organskih materija u neorganske, ili je barem sprečeno potpuno uništavanje spoljašnjeg oblika. Fosile možemo naći u različitim stepenima očuvanosti: na primer očuvan spoljašnji oblik (često se dešava paralelno sa hemijskom modifikacijom; slika 12.9), okamenjeno jezgro (slika 12.10), otisak (slika 12.11) ili tragovi koje je neka životinja ostavila (slika 12.2). I danas se pod određenim i specijalnim uslovima mogu formirati fosili, na primer kada listovi upadnu u sintrovani kreč – ovo po obimu nije ni izdaleka uporedivo sa procesima, koji su se u prošlosti desili na Zemlji. Na mnogim sedimentima može se ustanoviti da se fosili po pravilu formiraju u globalnim ili lokalnim katastrofama.



Slika 12.9. Fosilne morske zvezde (Jura / Soloturn, Švajcarska). Pločasti skelet morske zvezde raspada se veoma brzo posle smrti. Odlična očuvanost ukazuje na iznenađeno zatrpavanje još živih ili tek uginulih životinja, tim pre što organizmi ne leže na jednom sloju jedan pored drugog, već su nabacani jedni preko drugih. (Prirodnački muzej Soloturn)

tice« *Archaeopteryx*, → VI.13.5), kod drugih vrsta nađene su hiljade ili desetine hiljada i više (na primer školjke, amoniti).

Pojam vrste u paleontologiji

U paleontologiji se ne mogu primeniti genetički definisani pojmovi vrste (→ II.3.3.2), jer se o mogućnostima ukrštanja mogu dati u najboljem slučaju indirektno procene. Morfološki pojmovi vrste bili bi primenjivi, ali smo za njih pokazali da su podložni subjektivnosti. U smislu filogenetske sistematike (→ zaseban tekst, s. 29) danas se u paleontologiji vrste shvataju najčešće kao »evolutivne jedinice«. Granice vrste stavljaju se prema tome između dva uzastopna evolutivna razdvajanja vrsta – nezavisno od toga koliko se dotična vrsta između ovih događaja promenila. U praksi ovaj pojam vrste dolazi do izražaja kod kontinuiranih nizova fosila, čiji je raspon, generalno govoreći, u opsegu mikroevolucije (→ II.4.3). Međutim, najveći broj fosilnih vrsta je »poznat kao grupe jedinki koje su po-



Slika 12.10. Okamenjeno jezgro puža (Eozan, Vičenza, Italija; zbirka Wiskin)

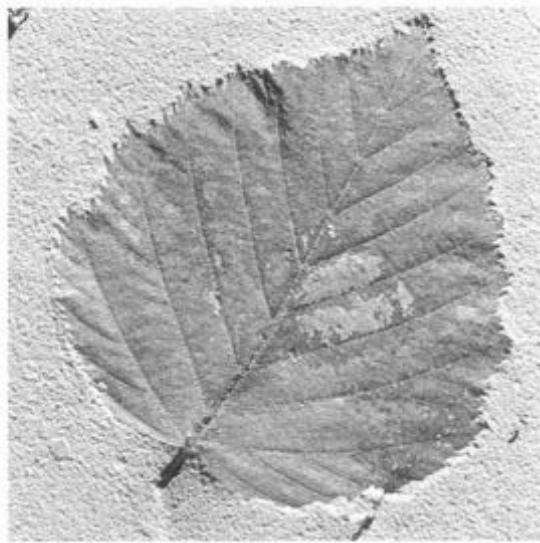
stojale u određenom vremenu, više ili manje izolovano« (WILLMANN 1985, str. 160), tako da zbog nedostatka tačnih podataka na kraju, vrste u paleontologiji ipak moraju da se razlikuju prema morfološkim kriterijumima.

12.4. Zaključci

1. U mnogobrojnim sedimentima nalazimo ostatke ili tragove izumrlih živih bića (fosile), koji predstavljaju važna svedočanstva za proučavanje istorije Zemlje.

2. Fosili su širom sveta prisutni u sličnom redosledu, s tim što su u starijim slojevima zatrpani samo ostaci vodenih živih bića, a u višim i kopnenih organizama.

3. U okviru teorije o evoluciji ovaj redosled se tumači makroevolutivnim procesima (tumačenje u okviru nauke o stvaranju → VII.17.1).



Slika 12.11. Otisak lista breze (Museum am Lowentor, Stuttgart)

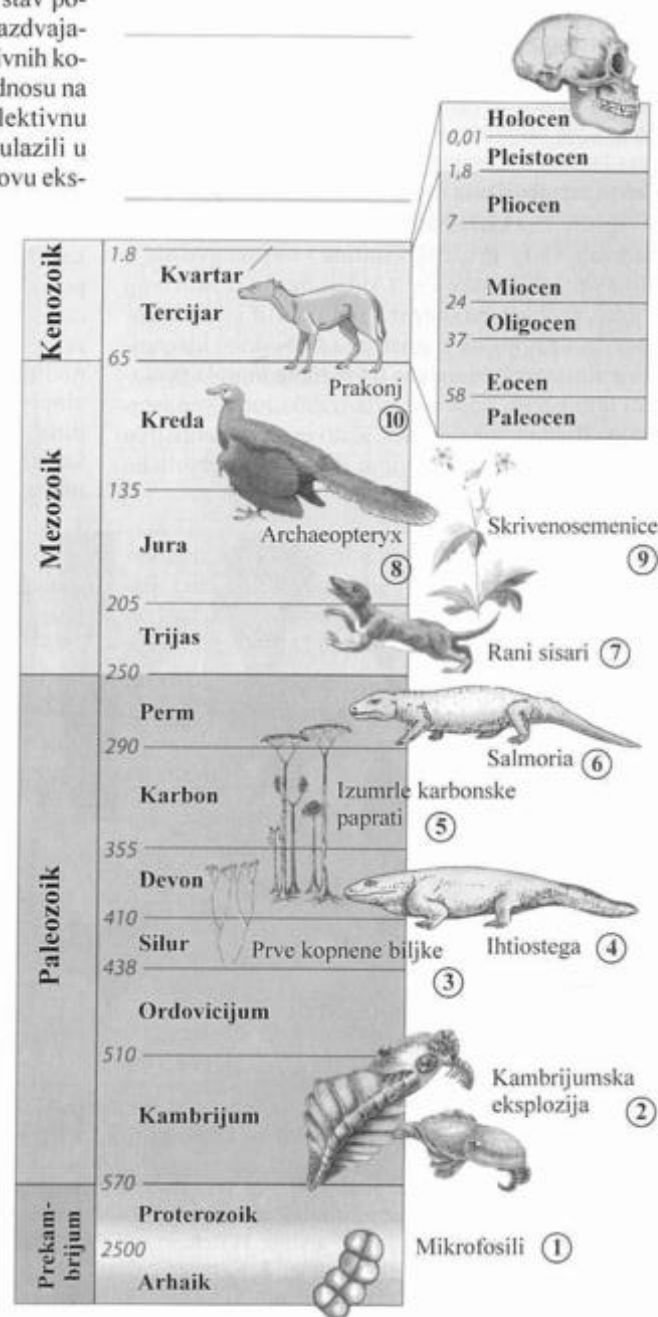
13. Fosili kao predačke forme i prelazni oblici

Jedan od najvažnijih problema koji bi trebalo rešiti na osnovu proučavanja fosilnog zapisa je pitanje postojanja prelaznih formi između različitih vrsta, osnovnih tipova i viših taksonomskih grupa. Česti su organizmi koji pokazuju kombinaciju osobina različitih grupa (mozaične forme). Da li se u takvim slučajevima radi o prelaznim formama u filogenetskom smislu?

Najšire rasprostranjen evolucionistički stav polazi od toga, da su se organizmi razvijali razdvajajući se na osnovu veoma ograničenih evolutivnih koraka. Pri tome bi svaki korak evolucije u odnosu na prethodni stadijum morao da pokaže selektivnu prednost. U ranijim poglavljima već smo ulazili u razmatranje pitanja, da li su uopšte, na osnovu eksperimentalnih podataka, takvi koraci evolucije teoretski mogući (→ III. deo IV). Sada smo došli do pitanja, da li su nađeni fosili koji bi mogli biti protumačeni kao »karike koje nedostaju« (prelazni oblici; → vidi zaseban tekst na str. 218. u vezi sa terminologijom). Najveći broj paleontologa danas se slaže u tome da su ovakvi nalazi više nego veoma retki, neki veruju, da još nije nađen nijedan pravi prelazni oblik. U nastavku teksta govorilićemo o najvažnijim predstavnicima koji se u literaturi tumače u ovom smislu i koje, ako ne prelaznim, mnogi paleontolozi smatraju povezujućim formama (formama koje smanjuju jaz između različitih današnjih grupa organizama, komentar prevodioca).

Problem prelaznih formi detaljnije je analiziran na primeru nekih grupa fosilnih organizama; naime kod grupa koje važe za naročito dobre primere evolutivnih prelaza: kod takozvanih »praptica«, poglavlje VI.13.5; gmizavaca sličnih sisarima, poglavlje VI.13.6; konja, poglavlje VI.13.7. i kopnenih biljaka iz perioda devona, VI.13.8.

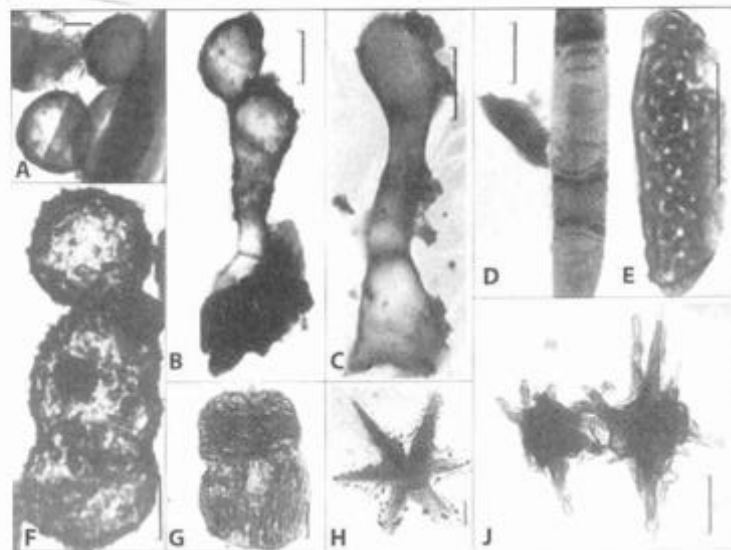
Slika 13.1. Geološki stub sa podacima radiometrijski određene starosti u milionima godina i sa pregledom fosilnih grupa organizama i prelaznih oblika o kojima je bilo reči u ovom poglavlju. Radi se o: 1. fosilnim mikroorganizmima (VI.13.1), 2. tzv. »kambrijumskoj eksploziji« (VI.13.2), 3. kopnenim biljkama devona (VI.13.8), 4. prelazu ribe → vodozemci (VI.13.3), 5. izumrlim papratima iz karbona (VI.13.9), 6. prelazu vodozemci → gmizavci (VI.13.4), 7. prelazu gmizavci → sisari (VI.13.6), 8. prelazu gmizavci → ptice (VI.13.5), 9. skrivenosemenicama (cvetnicama) (VI.13.10), 10. »evolutivnom nizu« konja (VI.13.7) i o poretku čoveka (VI.14).



13.1. Fosilni mikroorganizmi

Zemlja je prema široko rasprostranjenom mišljenju stara $4,6 \times 10^9$ godina. U skorije vreme učestala su otkrića fosilnih mikroorganizama koji su mladi od same planete samo za otprilike $0,5 \times 10^9$ godina (slika 13.2). Sedimenti Onverwacht i Warawoona, čija je starost određena na otprilike $3,5 - 3,6 \times 10^9$ godina, začuđujuće se malo razlikuju u važnim obeležjima od mlađih sedimentnih stena, koje se, na primer, mogu posmatrati u moru blizu obale, kao što su kvarciti, glineni škriljac, karbonati, sulfati i fosfati. Iz vremena pre $3,5 - 3,6 \times 10^9$ godina, poznate su fosilne organske materije koje na osnovu rezultata lasersko-ramanske spektroskopije sadrže produkte metabolizma organizama.

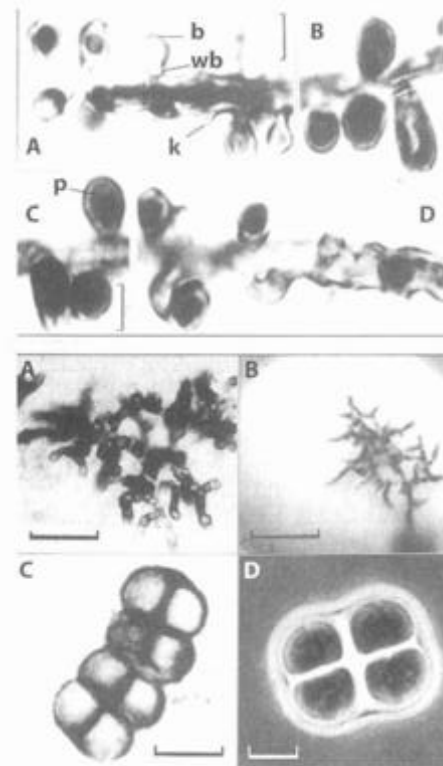
Raširenost karbonata svedoči o atmosferi koja je sadržala CO_2 . Prisustvo sulfata i oksida gvožđa u slojevima Aldanske-ere (Aldan-masiv u istočnom Sibiru, procenjena starost $3,6 - 4,0 \times 10^9$ godina) dozvoljava zaključak o prisustvu slobodnog kiseonika u atmosferi, tako da je u to vreme morala postojati atmosfera, koja nije bila redukujuća, već neutralna ili blago oksidujuća. Zato je teško zamislivo da je pod takvim uslovima došlo do prebiotičke evolucije ($\rightarrow$ IV.8.3).



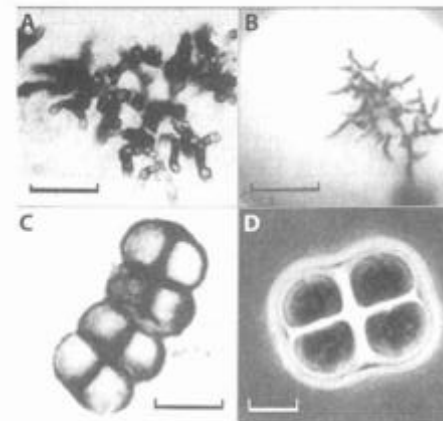
Slika 13.2. Mikrofosili iz različitih prekambrijskih formacija. Gore: A i B. organski ostaci ćelija iz stena Jugozapadnog Grenlanda, $3,8 \times 10^9$ godina; C. Warawoona-sedimenti/Australija $3,5 \times 10^9$ godina; D. Onverwacht-formacija/Južna Afrika, $3,5 \times 10^9$ godina; E. Fig-Tree-Baryt / Južna Afrika, $3,3 \times 10^9$ godina; F. Bulawayo-Stromatoliti/Zimbabve $2,7 \times 10^9$ godina; G. Gunflint-formacija / Kanada, $2,0 \times 10^9$ godina; H. Beltian-sulfid gvožđa-sediment / Severna Amerika, $1,4 \times 10^9$ godina; J. Katanga-bakarni sulfid-sediment $0,7 \times 10^9$ godina. Duži razmernik: $0,5 \mu\text{m}$, kraći razmernik: $0,1 \mu\text{m}$. (Prema PFLUG 1984, izmenjeno, uz dozvolu autora i izdavača)

Danas su poznati fosili, koji se po veličini, morfologiji, tipu razmnožavanja, kao i po ekologiji, ne mogu razlikovati od recentnih (današnjih) formi, uprkos pretpostavljenoj visokoj geološkoj starosti. U sedimentima dolomitskih krečnjaka Eleonorinog zaliva (istočni Grenland), za koje se smatra da su stari $0,7 - 0,8 \times 10^9$ godina, pronađeni su u velikoj količini dobro očuvani mikroorganizmi. Najmanje 6 fosilnih vrsta ne mogu se razlikovati od recentnih modro zelenih algi, koje žive u udubljenjima, u Bahamskim sprudovima (slika 13.4, A i B). Fosilne *Chroococcus* modrozelenih algi i recentne *Gloeocapsa*-vrste (slika 13, C i D) u potpunosti liče po strukturi tetrada. Polemika se vodi o tome da se *Chroococcus* i *Gloeocapsa* vode kao jedan rod. Iz Swartkoppie-sedimenta Južne Afrike potiče fosilni mikroorganizam *Ramsaysphaera ramses* (slika 13.3) koji je datiran na $3,4 \times 10^9$ godina. Po tipu ćelijskih končica liči na kvasac *Candida tropicalis*, u fazi sporulacije. Kvasci su eukarioti, za koje se smatra da su nastali tek pre otprilike 1×10^9 godina. Sličan mikro fosil, *Isuasphaera*, sa ostacima protoplazme u ćeliji, nađen je u $3,8 \times 10^9$ godina datiranim Isua-kvarcitima na jugozapadnom Grenlandu. U novije vreme nađeni su končasti mikroorganizmi iz kasnog prekambrijumskog proterozoika zapadne Australije, koji poseduju iznenađujuću morfološku sličnost sa končastim prokariotima iz grupe plavozelenih algi (slika 13.5). Time bi već pre otprilike $3,5 \times 10^9$ godina postojali organizmi poput cijanobakterija kao producenti kiseonika i fotoautotrofi, koji se do sada gotovo uopšte nisu izmenili.

Fosilnim bakterijama, koje su slične današnjim, pripadaju i svojevrstne magnetne bakterije koje se uz pomoć magnetozoma, koji se sastoje od kristala magnetita obavijenih membranom (Fe_3O_4), mogu orijentisati u magnetnom polju. Ovakvih magnetnih bakterija ima u najrazličitijim grupama koje nisu bliže srodne. Ove bakterije imaju sposobnost, da se orijentišu na osnovu Zemljinog magnetnog polja. Pretpostavlja se da ova orijentacija služi pronalaženju optimalnih uslova za život. Najstarije forme iz oligocena (pre otprilike 40 miliona godina) začuđujuće su slične današnjim (slika 13.6).



Slika 13.3. Organizam sličan kvascu iz Swartkoppie-sedimenta / Južna Afrika, datiran na $3,4 \times 10^9$ godina, i današnji kvasac (*Candida*); A+D: *Ramsaysphaera*, fosil; k začetak pupljenja, b mladi pupoljak, wb poprečni zid blastopore, p pretpostavljeni ostatak protoplazme; B+C: *Candida tropicalis*, recentna vrsta., razmernik: $2 \mu\text{m}$. (Prema PFLUG 1978; uz odobrenje autora i izdavača).

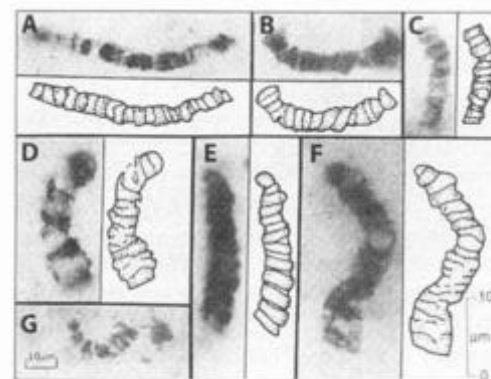


Slika 13.4. Poređenje fosila i danas živih mikroorganizama: A. *Hyella gigas*, endolitički mikroorganizam, datiran na $0,7 - 0,8 \times 10^9$ godina; B. recentna plavozelena alga sa Ooidama Bahamskih sprudova; C i D: fosili, datirani na $0,7 - 0,8 \times 10^9$ godina i recentne plavozelene alge (=cijanobakterije); levo: Chroococcale cijanobakterija iz »Draken konglomerata« - Špicbergen, dve tetrade jedna pored druge; desno: *Gloeocapsa*, recentna vrsta, razmera: 1:80 μm , 2: 115 μm , 3: 10 μm , 4: 5 μm . (A+B. prema KNOLL et al. 1986; C. prema KNOLL 1985, 1985 Annual Reviews Ins; D. prema RIPPKA et al. 1979; uz odobrenje autora i izdavača)

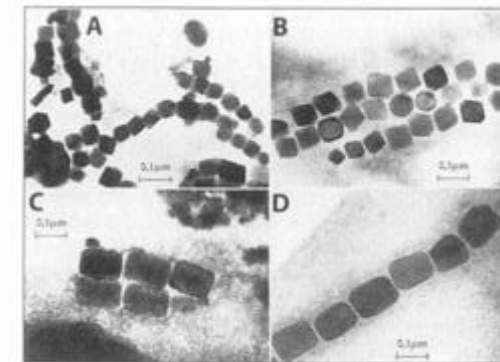
Danas su poznati mikrofosili iz preko 400 prekambrijskih formacija. Šopf (J.W. SCHOPF), ekspert za ove fosile, ukazuje na to da su ovi organizmi predstavljali vrhunac evolucije tokom 85% istorije života (prema zvaničnoj teoriji evolucije) - i taj dugi period vremena označava kao »era mikroskopskog života« (1994, s. 375; slika 13.7). Ova era je - tako kaže Šopf - obeležena ekstremno sporim

tempom evolucije; smatra da se evolutivni napredak tada ticao biohemije i unutrašnje ćelijske građe (što nije dokazivao analizom fosila, već teoretski pretpostavlja bez bilo kakvog naučnog dokaza).

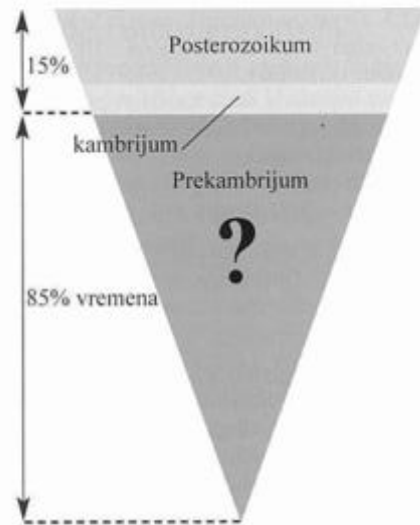
Najstariji mikrofosili često nisu različiti od današnjih po veličini, morfologiji, tipu razmnožavanja i ekologiji. Evolucija se zbog toga ne može dokazati.



Slika 13.5. Mikrofosili iz ranog Arhaika (Apex Chert iz zapadne Australije). A-C: *Primaevifillum delicatulum*, D-G: *Archaeosclerotium disciformis*. (Iz Schopf 1993)



Slika 13.6 Fosili magnetobakterija (A, C) i recentne magnetobakterije (B, D). A. Fosil, iz oligocena (južni Atlantik), B. današnji mikroorganizmi, C. fosil, iz kvartara (jugozapadni Pacifik) D. današnji mikroorganizmi.



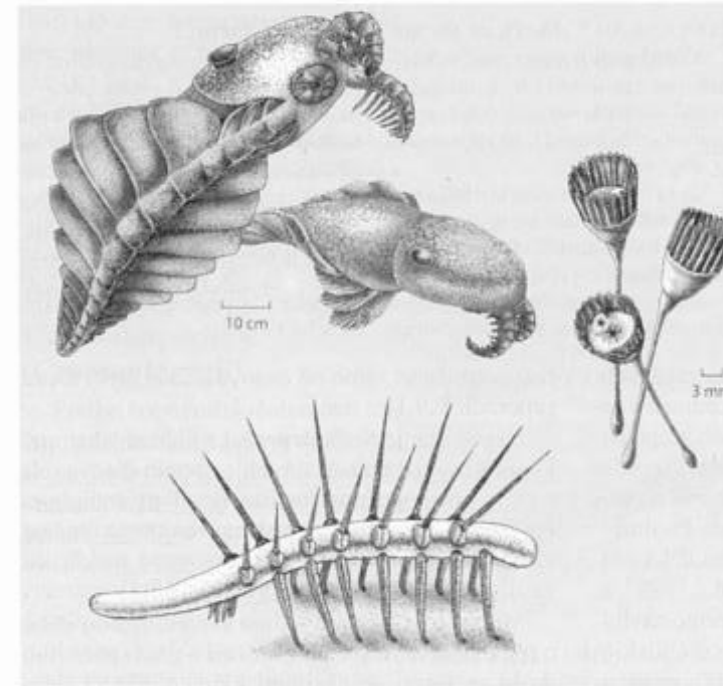
Slika 13.7. Na početku kambrijuma, poput eksplozije života, širom sveta postoji veliki broj fosila mnogoćelijskih bića sa najrazličitijom građom. U niže nataloženim sedimentima prekambrijuma nema predaka, iako je poznato preko 400 prekambrijumskih formacija koje sadrže (mikro) fosile. Tako prema teoriji evolucije otprilike 85% istorije života, skoro sasvim, leži u nedokumentovanoj tami.

13.2. Prekambrijumsko-kambrijumski problem

Jedan od najizrazitijih diskontinuiteta u »fosilnom zapisu« nalazi se na prelazu prekambrijuma u kambrijum (uporedi: tabela 12.1). Bez bilo kakvih prethodnika, u kambrijumskim sedimentima javlja se visoko diferencirani životinjski svet, tako da je

ovaj fenomen označen kao »kambrijumska eksplozija života« ili »veliki prasak paleontologije« (uporedi: slika 13.7). U kambrijumu se iznenada pojavljuju beskičmenjaci iz svih poznatih filuma životinja – na primer sunderi (Porifera), životinje sa telesnom šupljinom (Coelenterata), pljosnati crvi (Plathelminthes), prstenaste gliste (Annelida), člankonošci (Arthropoda), mekušci (Mollusca), brahiopodi (Tentaculata), bodljokošci (Echinodermata) – i jasno se međusobno razlikuju. Glavne razlike u građi životinjskog sveta već su postojale pre početka procesa fosilizacije mnogoćelijskih organizama. Kasnije razlike (među predstavnicima u okviru filuma) u poređenju sa danas živim organizmima često su velike (→ VI.13.3-10), ali po svojim dimenzijama mnogo manje nego što su za vreme pretpostavljene, ali fosilno ne potvrđene prekambrijumske evolucije. U skladu sa tim rezultatima Sajleher (SEILACHER) kaže (1992, s. 19): »Evolutivne promene koje su usledile posle toga, bile bi uprkos svoj raznovrsnosti formi, u osnovi samo varijacije osnovne građe uspostavljene u kambrijumskoj revoluciji.«

Pored predstavnika danas postojećih filuma, u kambrijumu su živeli mnogobrojni oblici, čiji je taksonomski položaj nejasan ili sporan i koji još uveliko povećavaju kambrijumsko bogatstvo života. Tako je Guld (GOULD; 1991) među fosilima Burges-škriljca u Britanskoj Kolumbiji (Kanada) opisao 20 novih filuma životinja sa velikim razlikama u građi; on govori o »neverovatnim člankonošcima«, »čudima od životinja« i »maksimumu anatomske mogućnosti«. Burges-fosili »verovatno preva-



Slika 13.8. Neke od »Čudesnih životinja« iz kambrijuma (prema GOULD 1991).

Gore levo: *Anomalocaris*
gore desno: *Dinomischus*,
dole: *Hallucigenia*.

U novije vreme vode se razgovori o ekološkim razlozima nepostojanja prekambrijumskih fosila. Na primer u prekambrijumu se javljaju mikrofosili sa fosfatnom ljuštrom, istovremeno sa sedimentima u kojima ima fosfata, i nestaju sa njihovim nestankom. Naprotiv, sledeći organizmi poseduju karbonatne ljuštore kao glavni materijal u građi svojih čvrstih tkiva. U vezi sa ovom temom važno je uočiti da se ne javljaju iznenadno i ne nastaju isto tako iznenadno samo životinje, već i celokupni ekosistemi u svojoj složenoj formi.

zilaše kompletan spektar beskičmenjačke faune u današnjim okeanima« (uporedi: slika 13.8). Neki paleontolozi kritikuju uspostavljanje tako mnogobrojnih novih filuma životinja, ali ovo ništa ne menja na iznenađujućoj kambrijumskoj raznovrsnosti oblika životinja.

Retki prekambrijumski mnogećelijski organizmi nisu podesni, prema shvatanju najvećeg broja paleontologa, da budu smatrani direktnim precima životinjskog sveta iz razdoblja kambrijuma. Štaviše i njihov postanak je prekriven tamom (→ vidi zaseban tekst »Vendobionti« na str. 216).

Na čemu se zasniva kambrijumska eksplozija, do sada nije objašnjeno. Ranije često navodeno mišljenje da preci kambrijumskih organizama koji su se evolutivno usavršavali, nisu ostavili fosilne tragove zbog nežnosti svoje građe ili zbog tadašnjih loših uslova fosilizacije, ne može biti tačno, jer je u prekambrijumu poznato preko 400 nalazišta, koja pored ostalog sadrže stvorenja tako nežne građe kao što su mikroorganizmi (fosili jednoćelijskih organizama; → VI.13.1) i alge. Prema teoriji »slobodnog prostora« kambrijumska raznovrsnost je postignuta tako brzo da njena evolucija nije stigla da bude fosilno dokumentovana, jer je bilo mnogo slobodnih ekoloških niša. Bez obzira što se ovde radi samo o spekulaciji, prema široko prihvaćenom shvatanju i u kasnijoj istoriji Zemlje bilo je faza sa mnogim slobodnim ekološkim nišama, pa ipak nisu postali novi osnovni planovi telesne građe.

Poreklo kičmenjaka

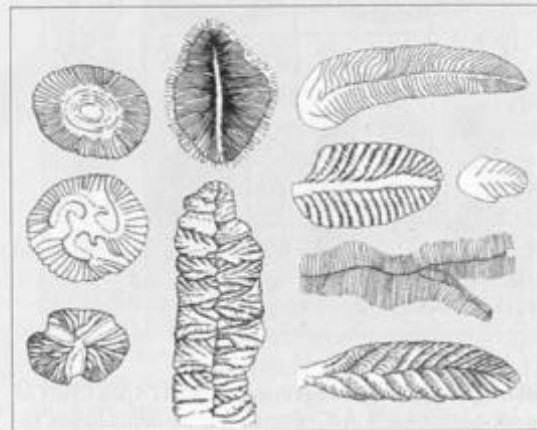
Još jedna velika zagonetka pojavljuje se u priči o evoluciji, a to je prelaz od *egzoskeleta* (spoljašnji skelet) do *endoskeleta* (unutrašnji skelet). Pitanje koje muči evolucioniste glasi: Kako su se mogle formirati kosti iz jednog *egzoskeleta* (ljuštura školjke ili hitinski oklop insekta su na primer *egzoskeleti*) ili iz mekih tkiva? Za to nemamo ni fosilne argumente ni temeljne teorijske modele. Poznati fosili hordata, kojih je malo, ne daju preciznije podatke o poreklu kičmenjaka (kičmenjaci pripadaju grupi hordata (uporedi: slika 13.9). I postanak hordata je nejasan. »Evolutivni nastanak hordata prekriven je tamom«, pišu Vener i Gering (WEHNER & GERHARD; 1995, s. 716). Najstariji poznati predstav-



Slika 13.9. Hordat bez kičme: Kopljača (*Amphioxus*) duga otprilike 8 cm. Horda je elastičan potporni štap iznad creva, koji se i u embrionalnom razviku kičmenjaka u toku ontogeneze formira kao prvi potporni organ (→ V.10). Kasnije se zamenjuje kičmenim stubom. Staklasto providna, kopljača živi u pesku na morskom dnu (dole). (prema PORTMANN 1976).

Fauna Ediakara: Vendobionti

Kao »fauna Ediakara« poznati su svojevrtni organizmi bez čvrstih tkiva, koji su prvi put otkriveni 1946. kod Ediakara (Australija), a u međuvremenu nađeni skoro na svim kontinentima. Kasnije ih je nemački paleontolog Sejlacher (SEILACHER) nazvao vendobionti (prema prekambrijumskom vend – periodu, uporedi sl. 13.1). Vendobionti su zagonetni organizmi: Sejlacher zapaža u njima specijalizovane, jednoćelijske omotače mikroba, »žive vazdušne madrace« (Pneus ispunjen protoplazmom), bez unutrašnjih organa; telesni omotači su različito prošiveni lamelama. Vendobionti su bili kao filmovi mikroba prilepljeni na peskovitom sedimentu i živeli životom koji izgleda sasvim i pod potpuno specifičnim uslovima životne sredine (koji međutim do sada nisu mogli biti rekonstruisani). Radi se o izolovanoj grupi bez srodničke veze sa ostalim fosilnim grupama. Vendobionti početkom kambrijuma iznenada nestaju bez traga.



Opis	Interpretacija
Mozaički oblik/forma	Evolutivno povezujuća
Prelazna forma	Prelazna forma /oblik
Objedinjuje obeležja različitih taksonomskih grupa	Evolutivni prelaz

Mozaične forme ili prelazne forme?

U diskusiji o mogućim evolutivnim prelaznim oblicima moraju se brižljivo razlikovati činjenice, interpretacije i pojmovi koji su izvedeni iz interpretacija.

Živa bića, koja nose obeležja različitih taksonomskih grupa, označavaju se kao **mozaičke forme** ili **prelazne forme**. Ovi pojmovi su opisni i ništa ne govore o realnim odnosima porekla. Ako se mozaičke forme

interpretiraju kao prelazni oblici između različitih taksonomskih grupa, koristimo pojam »**karika koja nedostaje**« ili »**prelazna forma**«. Mozaičke oblike kao na primer »praptice« (→ VI.13.5) ne možemo automatski smatrati evolutivnim prelaznim formama; u mnogim slučajevima ovo čak ni morfološki nije moguće (na primer kod kljunara, → VI.13.11)

nici glavnih grupa kičmenjaka toliko se međusobno razlikuju, »da su njihovi srodnički odnosi veoma teški za rekonstrukciju. Svaka od ovih grupa poseduje mozaik koji pokazuje i primitivne i izvedene anatomske karakteristike, ali nijedna se ne približava anatomsom arhetipu, koji bi se evolutivno očekivao kao osobina primitivnih predaka drugih grupa«, zaključuje Kerol (CARROLL; 1993, s. 16). Zbog toga teoretičari evolucije pretpostavljaju da su se neke anatomske strukture različitih kičmenjaka razvijale nezavisno više puta (konvergenција, → V.9.1). Srodnički odnosi kičmenjaka sa drugim filumima životinja, zbog nedostatka fosila,

rekonstruišu se samo na osnovu danas živih formi (upoređi: V.9.1).

Nepostojanje fosilnih predaka kičmenjaka, neki autori svode na nepostojanje čvrstih delova tela pa time i nemogućnost fosilizacije, ali ovo objašnjenje postaje sve manje verovatno zbog toga što ima više nalaza fosila koji se sastoje samo od mekih tkiva ili su krhke prirode (upoređi: VI.13.1).

Moramo imati pred očima sveobuhvatnu sliku o tome, kakvi su sve preobražaji u građi potrebni, da bi se formirao aksijalni kičmeni skelet sačinjen od pršljenova, diskusa, tetiva i pripadajućih mišića! Nastanak kičmenjaka verovatno se dešava preko mnogo međustadijuma i tokom dugog vremena da su se u prekambrijumskim ili kambrijumskim stinama obavezno morali naći odgovarajući fosili. Tim pre što mnogi primeri fosilizacije prekambrijumskih mikroorganizama jasno svedoče da su prekambrijumske sedimentne stene bile podesne za očuvanje finih fosilnih struktura. Povremeno se u literaturi kopljača (*Amphioxus*, slika 13.9) razmatra kao model pretka kičmenjaka. Međutim, direktno izvođenje kičmenjaka iz kopljače nije moguće, jer je ovaj organizam previše specijalizovan.

13.3. Od ribe do vodozemca

Skelet ekstremiteta četvoronožnih kičmenjaka (kopneni kičmenjaci, tetrapoda) tumači se kao evolutivna modifikacija parnih peraja prariba. Međutim, nepoznato je odakle potiču peraja. Ranije je smatrano, da potiču od modifikovanih škržnih lukova, ali ovo mišljenje nije se moglo održati na osnovu morfoloških i embrioloških nalaza. Hipoteza o evoluciji peraja iz bočnog telesnog nabora je spekulativna. Prema

ovoj hipotezi parna peraja potiču iz bočne telesne evaginacije hipotetičkih predaka. Romer i Parsons (ROMER & PARONS) primećuju: »Ako se osvrnemo na najprimitivnije fosilne ribe u nadi da ćemo dobiti jasan odgovor na pitanje postanka parnih peraja, doživimo razočaranje.« (1991, s. 196) Peraja se u fosilnom zapisu javljaju bez preteča.

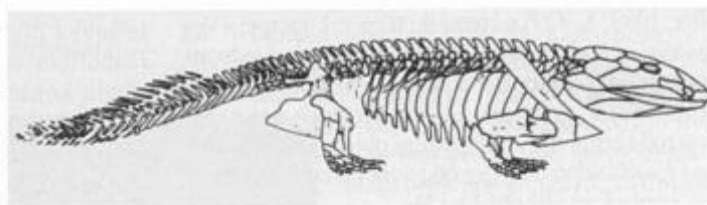
Ribe šakoperke (Crossopterygii)

Pretke kopnenih kičmenjaka traže među fosilnim grupama devonskih riba (upoređi: slika 13.1). Ovaj evolutivni prelaz bio bi povezan sa nastankom pluća, pretvaranjem riblje kože prekrivene krljuštima u žlezdanu голу kožu vodozemaca i formiranjem skeleta ekstremiteta (sa ramenim i karličnim pojasom). Izvan vode na organizme deluju drugačije sile nego u vodi. S tim u skladu, grada kičme, rebara i muskulature telesnog zida mora biti tako konstruisana da spreči kolaps i pritisak tela na sistem za varenje i pluća i da drži glavu iznad zemlje. Osim toga kopnene životinje upućene su na drugačiji način razmnožavanja, opažanja putem čula, na drugačiji način ishrane, razmene materija (na primer izlučivanje) i ekonomisanje vodom. Na osnovu fosilnih ostataka mogu se dati samo delimične pretpostavke o ovim neophodnim promenama, jer pretpostavljena evolucija mekih tkiva nije dokumentovana (fosilnim ostacima). Ovo predstavlja veliko ograničenje, zbog toga što čitav niz obeležja, na osnovu kojih se razlikuju klase kičmenjaka, iz fosilnih ostataka skeleta nije moguće rekonstruisati (kao na pr. dlaka, žlezde itd).

Ribe dvodihalice tradicionalno se smatraju precima vodozemaca i time svih četvoronožnih kičmenjaka. U dvadesetom veku otkrivena je riba, »živi fosil« šakoperka ili *latimeria* (slika 13.10). Međutim, četvoronožci se ne izvedu od *latimerije* koja je specijalizovana za život u većim morskim dubinama, već se izvedu iz fosilnih vrsta. Na osnovu molekularno bioloških studija i ribe sa plućima, dvodihalice ili Dipnoi razmatraju se kao mogući preci kopnenih kičmenjaka. I ovde srećemo fenomen, da analiza različitih obeležja ukazuje na različite odnose srodnosti, što otežava rekonstrukciju filogenije ili je čak dovodi u pitanje.

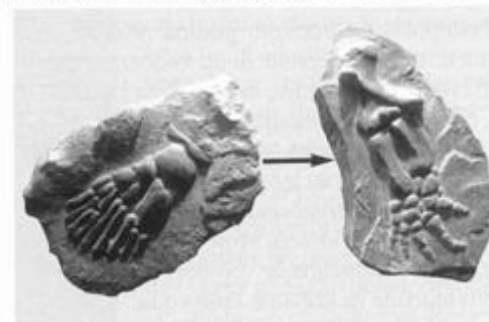
Problem prelaza iz vode na kopno

Problem evolutivnog prelaza ribe → vodozemci Kerol (CARROLL; 1993, s. 182) sažeto je predstavljen na sledeći način: »Nepostojanje fosila koji bi premostio jaz između riba dvodihalice i vodozemaca, može se smatrati ili kao indicija veoma brze evolucije ili evolucije u relativno dugom vremenskom periodu, u kome su prelazne forme bile retke i nastanjivale životne prostore u kojima je bila nemoguća njihova fosilizacija. Odgovarajući skelet za kandidatnog pretka amfibija postoji kod srednjodevonskih riba dvodihalice *Osteolepis* i *Gyrolepis*. Pre pojave *Ichthyostegida* u gornjem devonu bilo bi na raspolaganju najmanje 20 miliona godina za evoluciju skeleta ekstremiteta vodozemaca. Međutim, zahtevi kretanja i nošenja tela po čvrstoj podlozi, verovatno su uslovlili dramatičnu i brzu promenu. Teško se može zamisliti ceo proces dugotrajnog prilagođavanja kopnenom načinu života.«

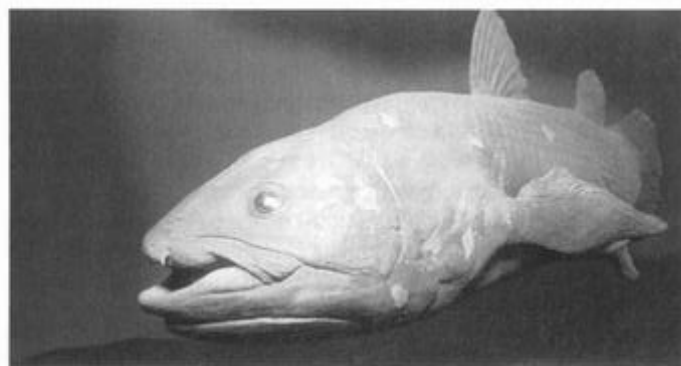


Slika 13.12. *Ichthyostega* iz gornjeg devona Grenlanda važi za primitivnog vodozemca. (Prema Dentonu 1985, prema JARVIK)

Kao moguća prelazna forma često je pominjana fosilna vrsta *eusthenopteron* (slika 13.11). Pretpostavlja se da su se u devonu periodično smenjivala vlažna i sušna vremena, tokom kojih su ribe morale da napuštaju vode koje su presušivale. Usmere ne ovim selektivnim pritiskom, neke vrste (među njima *eusthenopteron*) treba da su razvile jaka, koštima pojačana peraja, koja su im omogućavala da



Slika 13.13. Poređenje koštanog skeleta grudnog peraja fosilne ribe dvodihalice (levo) i prednjeg ekstremiteta *Ichthyostega* (desno). Pretpostavljeni prelaz od ribe u vodozemca je po teoriji evolucije morao biti skokovit. Ekstremitet *Ichthyostega* pokazuje rasčlanjivanje u nadlakticu, lakat i žbice podlaktice, koren ruke i 6-8 prstiju (na kopiji fosila koja je izložena u muzeju prikazano je samo 5 prstiju). Ovo rasčlanjivanje kod riba dvodihalice (ako ga uopšte ima) samo je naznačeno. (Vestfalski prirodnački muzej, Minster).



Slika 13.10. Riba *Latimeria chalumnae*: »živi fosil«. (Vestfalski prirodnački muzej, Minster)

Slika 13.11. *Eusthenopteron*, izumrla riba iz američkog gornjeg devona – pretpostavljeni predak kopnenih kičmenjaka (jura/muzej, Eichstatt)



prelaze makar samo kratke kopnene udaljenosti do sledeće vodene površine. (Zaobilazimo pitanje odakle im neophodni organi za udisanje vazduha, uporedi sa III. 6.3.3) I tako sada *Eusthenopteron* dobija »elementarne« karakteristike (na primer, karlični oblik), po kojima bi se pre mogao proglasiti prethodnikom drugih riba, a ne vodozemaca. Peraja ukazuju na tako posebna prilagođavanja da bi se ona vrlo teško mogla proglašiti i za prethodnika četvonožaca. Ovde se pojavljuje (Heterobathmia) vrlo česti fenomen, naime, da se u jednom biću zapazaju različite, u sistematskom smislu međusobno suprotne karakteristike (mozaičke karakteristike). Kasnije će o tome biti više govora. Miler (Mueller, 1985, S. 429) na temelju toga zaključuje: »Verovatno se kod *Eusthenopteron*a radi samo o jednom sporednom obliku, čije karakteristike se u punom obimu ne mogu posmatrati kao tipične oznake jednog roda tetrapoda.« Svi fosilni oblici su ili ribe (tako i *Eusthenopteron*) ili vodozemci (kao *Ichthyostega*, uporedi sa slikom 13.13).

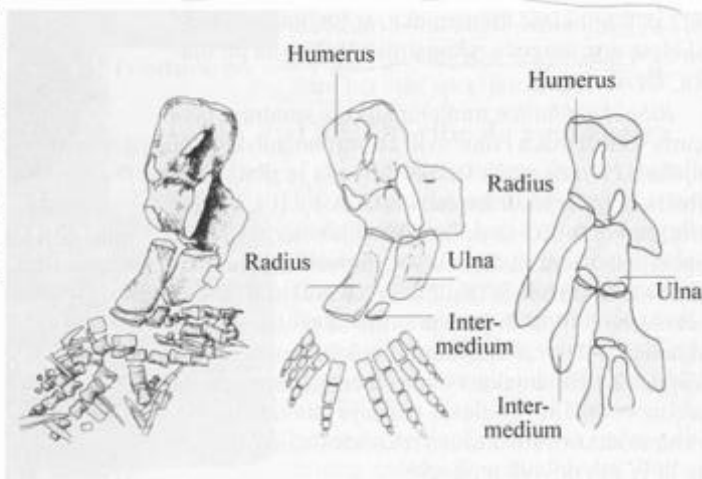
»Pravodozemac« *Ichthyostega*

Obično se *Ichthyostega* proglašava za »primitivnog« vodozemca (slika 13.12) iz perioda gornjeg devona na Grenlandu. Ova životinja pokazuje karakteristike ribe i karakteristike vodozemca. Najizrazitija karakteristika ribe je repno peraje, ojačano koštanim elementima, dok je najvažnija karakteristika tetrapoda tipični ekstremitet kopnenih kičmenjaka (sa sedam prstiju). Osim toga, *Ichthyostega* ima i specijalizovane karakteristike i zato se ne može smatrati direktnim pretkom drugih vodozemaca, već pre sporednim ogrankom.

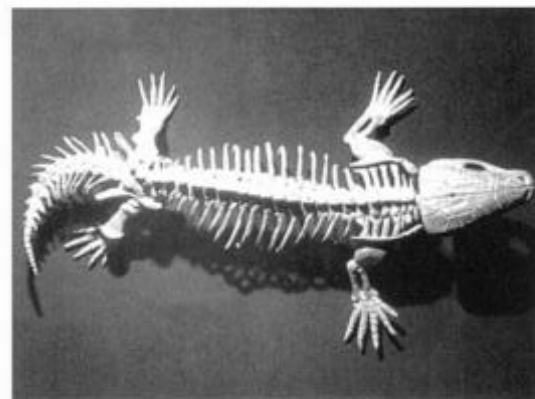
Početkom devedesetih godina prošlog veka u gornjem devonu pronađeni su vodozemci, koji su imali više od pet prstiju, među njima i *Acanthostega*, čiji je prednji ekstremitet imao osam prstiju (slika 13.14). Kostí podlaktice ove vrste su izrazito riboliko oblikovane. Istraživači čak pretpostavljaju da je *Acanthostega* svoje ekstremitete, slične udovima četvonožaca, upotrebljavala za kretanje kroz vodu. Time bi bila odbačena već dugo sveopšte podržavana teorija da su ekstremiteti četvonožaca stečeni tek

posle njihovog prelaska na kopno. Uprkos ovom novom nalazu, prema mišljenju eksperata, ostaje nerazjašnjen homologizacija između četvoročlanskog ekstremiteta tetrapoda i kostiju u perajama riba, jer kao i ranije nedostaju prelazni oblici. Takođe ostaje nepoznat način nastanka i povezivanja ekstremiteta sa kičmom. Na temelju svega toga postaje vidljivo da sa sve većim brojem fosilnih pronalazaka ranih vodozemaca, mnogostrukost oblika gubi svoju jednoobraznost (oblici sa istovremeno »primitivnim« i »izvedenim« karakteristikama), tako da konstrukcija razvojnih linija postaje sve teža.

Još bismo morali da dodamo da poznavanje paleozojskih vodozemaca ni na koji način ne objašnjava poreklo danas postojećih vodozemaca (žabolikih vodozemaca, vodozemaca s repom, i slepih kopača, koji se svi svrstavaju pod zajedničko ime Lissamphibia). Paleozojski fosilni oblici su naime u višestrukom smislu tako »visokorazvijeni« da se nikako iz njih ne mogu izvesti naše današnje žabe i vodozemci s repom. Tako na primer predstavnici reda zmijolikih vodozemaca iz donjeg karbona imaju do 230 pršljenova, a nemaju (!) ekstremitete. Evolucionističko tumačenje dakle zahteva, da su skoro istovremeno sa sticanjem kopnenih ekstremiteta (*Ichthyostega*), ekstremiteti u drugim grupama vodozemaca potpuno zakržljali. Razlozi za to nisu poznati. Kerol (1993, str. 196) ukazuje na to, da između fosila ranih vodozemaca sa jedne strane, i žaba, repatih vodozemaca kao i beznožnih vodozemaca sa druge strane, postoji »iznenađujuća praznina«. »U juri se javljaju fosili žaba i daždevnjaci čiji skeleti u principu izgledaju moderno.« U kompletnom fosilnom zapisu, ove grupe vodozemaca međusobno se veoma i jasno razlikuju bez naznaka prelaznih formi.



Slika 13.14. Prednji ekstremiteti *Acanthostega* (sredina) u poređenju sa *Eusthenopteronom* (desno). Levo: fosilni nalaz pre rekonstrukcije (*Acanthostega*). (Prema CARROLL 1993)



Slika 13.15. *Seymouria* iz perma, mozaička forma sa osobinama gmizavaca i vodozemaca. (Westfalski prirodjački muzej, Minster)



Slika 13.16. »Praptica« *Archaeopteryx lithographica*, odlivak berlinskog primerka (Jura-muzej, Eichstatt)

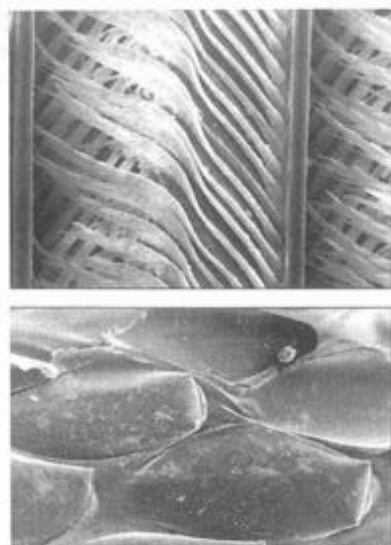
13.4. Od vodozemca do gmizavca

Za razliku od vodozemaca, gmizavci imaju kožu prekrivenu krležama, veoma siromašnu žlezdama, ne prolaze metamorfozu i razvijaju se iz amniotskog jajeta. Osim toga, gmizavci i vodozemci možemo razlikovati i na osnovu različitih karakteristika skeleta kao što su formiranje potiljačnog zgloba, zuba ili položaja ekstremiteta. Često se kao prelazna forma između vodozemaca i gmizavaca pominje permska životinja *Seymouria* (slika 13.15). U nekim knjigama nalazimo tvrdnju da se seimurija ponekad svrstava u vodozemce, a ponekad među gmizavce. Frajtag (FREYTAG; 1980, str. 294) kod seimurije nabroja 2 riblje osobine, 18 vodozemačkih i 11 gmizavačkih osobina. Međutim, pošto je u međuvremenu dokazano da su seimuriomorfi prolazili metamorfozu, shvaćeno je da sasvim jasno pripadaju vodozemcima. Iako je ova životinja pored toga posedovala i karakteristike gmizavaca (tipična mozaička forma), ne može se smatrati njihovim direktnim pretkom, jer se pravi gmizavci (*Cotylosauria*) nalaze već u srednjem i gornjem karbonu. Teško je »stariju« grupu životinja izvesti iz »mlade«. Kun-Snajder i Riber (KUHN-SCHNYDER & RIEBER) pišu (1984, s. 204): »Seimurija je dugo povezivana sa gmizavcima, ali osobine lobanje i stratigrafski razlozi govore protiv toga.« Tako se preci primitivnih gmizavaca u okviru teorije evolucije moraju tražiti među drugim životinjama koje su možda slične seimuriomorfa. Takve životinje međutim paleontologija do danas nije otkrila.

13.5. Od gmizavca do ptice

Archaeopteryx

Kao najuverljiviji i najpopularniji primer prelazne forme između dve velike grupe životinja, navodi se »praptica« *Archaeopteryx* iz gornje jure. Od 1861. godine je u listastim krečnjacima Solenhofena, pored jednog pera, otkriveno sedam dobro očuvanih fosila ove ptice. Fosili arheopteriksa odlikuju se kako osobinama gmizavaca tako i ptica (slika 13.16). Kao tipične osobine gmizavaca navode se vilice sa zubima, nepostojanje koštanog grebena na

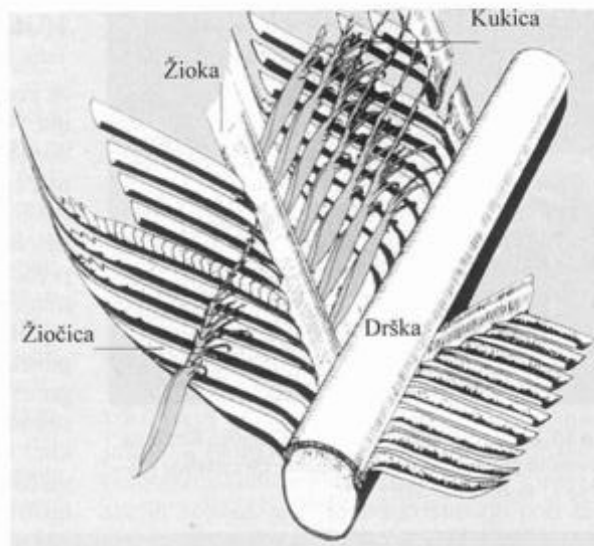


Slika 13.17. Fina struktura ptičjeg pera, levo gore; snimak dobijen skenirajućim elektronskim mikroskopom, povećano otprilike 140 puta; desno prikazano šematski. Mehanizam međusobnog povezivanja žiočica u peru funkcionira na principu rajsferšlusa. (Žioke su delimično odsečene). Levo dole: krljušti gmizavca (zmije) pod skenirajućim elektronskim mikroskopom: Brigitte FRIEDRICH; šematski crtež prema PORTMANN 1976)

grudnoj kosti (»kobilica« na koju je kod ptica zakačena miškulatura za letenje), građa članaka kandži i pršljenova, slobodna rebra bez kukastih nastavaka i dugi repni kičmeni stub. Međutim, ove životinje imaju i potpuno ptičije osobine, kao što su perje, skelet prednjih ekstremiteta krila, karlica i noge.

Poreklo perja

Karakteristično obeležje ptica je perje. Fosil, koji se predstavlja kao predač ptica, pre svega bi trebalo da ima »praperje«, dakle tvorevine, koje bi objasnile nastanak perja od krljušti gmizavaca. Međutim to nije slučaj kod vrste *Archaeopteryx*. Naprotiv: perje »praptice« se egzaktno i do detalja podudara sa građom perja današnjih ptica. Osim toga, po-

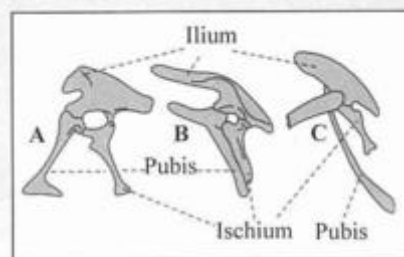


Slika 13.18. Karlica izumrlog Saurischia dinosaura (A), Ornithischia dinosaura (B) kao i karlica ptice *Archaeopteryx* (C). (Prema SIEWING 1985)

Tabela 13.1. Problem nepodudaranja anatomskih osobina između *Archaeopteryxa* i mogućih gmizavaca predaka.

Osobine ptice <i>Archaeopteryx</i>	Grupa gmizavaca, koja deli osobinu sa ptičom <i>Archaeopteryx</i>	Razlog za isključenje ove grupe kao predaka ptice <i>Archaeopteryx</i>
kupasti zubi	Crocodilia	nemaju ključnu kost
četvorokraki karlični pojas	Ornithischia	nemaju ključnu kost
bikonkavni pršljenovi	riboliki gušteri	različita anatomska obeležja
građa kandži	Saurischia	karlica sa tri kraka

stoje nalazi fragmenata perja u čilibaru, u najstarijim slojevima krede (dakle slojeva, koji su nataloženi odmah iznad gornje jure, u kojoj je pronađen *Archaeopteryx*). Očuvanost fosila u čilibaru dozvoljava mikroskopska ispitivanja do granice mogućnosti svetlosnog mikroskopa. Ta istraživanja pokazala su da je čak i mikroskopska struktura perja ista kao kod današnjih ptica (slika 13.17). Takvo fosilno perje otkriveno je i u Australiji i Libanu. Osim toga, u škriljcima donje krede u Sibiru i Mongoliji, pronađeni su okamenjeni otisci perja, a dokazani otisci nogu ptica u donjoj kredi Kanade. Odnedavno (1995) su poznate i fosilne ptice sa jasno formiranim konturama perja, u slojevima gornje jure odnosno slojevima donje krede u Kini. To znači, da su ptice već



tada, uprkos pripisivanoj lošoj sposobnosti letenja, bile rasprostranjene širom sveta.

Isto tako 1987. paleontolozi su u Kini u slojevima donje krede pronašli pticu (*Sinornis*) sa veoma izraženim grebenom grudne kosti. Koštani greben na grudnoj kosti ove izumrle ptice smatra se tipičnim za »visokorazvijene« vrste ptica, koje su dobri letači. Ove visokorazvijene ptice postojale su kratko vreme nakon što je živio *Archaeopteryx*. Isto važi za nalaze flamingosa iz najdubljih slojeva krede u Francuskoj. U sedimentima krede čuvani su i ostaci pingvina. Iz scenarija evolucionističkog modela, a na osnovu ovih činjenica neumitno proizilazi zaključak, da je sposobnost letenja kod nekih vrsta ptica ponovo potpuno nestala (zakrčljala), tek što se razvila. (Pri tome ostaje otvoreno pitanje, kako je moglo doći do suprotnog pritiska selekcije koji bi u tu svrhu bio potreban.)

Protivrečne osobine

Pomenute osobine gmizavaca prisutne kod vrste *Archaeopteryx* trebalo bi da ukazuju na mogućnost pronalazanja direktnih predaka »praptice« ili barem grupe gmizavaca, iz koje je mogla proizaći. Međutim u pokušajima da se odrede preci od kojih je nastao *Archaeopteryx* ima velikih problema, jer pojedinačne osobine prisutne kod *Archaeopteryx* nalazimo kod sasvih različitih grupa gmizavaca, koji se time međusobno isključuju kao preci »praptice« (v. tabelu 13.1): tip zuba kod ptice *Archaeopteryx* bi ukazivao na krokodile (Crocodilia) kao direktne pretke. *Archaeopteryx* poseduje jadac, kao tipično obeležje ptica, koji se anatomski izvodi iz sraslih ključnih kostiju (dok mnogi papagaji i tukani imaju samo ključne kosti i time bi se mogli smatrati starijima). Kako mnogobrojni vodozemci imaju ključne kosti, moglo bi se razmišljati o tome da je čitav jedan red vodozemaca evoluirao u ptice. Ako se ravnomo po prisustvu ključne kosti, evolucija ne bi trebalo da teče preko krokodila, jer ovaj red nema ključne kosti. Osim toga postoje velike razlike između karličnog pojasa koji je imao *Archaeopteryx* i krokodila. Zato se ptice ne izvode iz ovog reda gmizavaca.

Postojanje zuba kod ptice *Archaeopteryx* može se smatrati argumentom u prilog poreklu od gmizavaca, ali budući da se ni jedna konkretna grupa gmizavaca ne može predložiti kao predačka, zubi vrste *Archaeopteryx* ne dokazuju ništa više osim da je bio ptica, koja je imala zube i koja je izumrla (upoređi ptice sa zubima iz gornje krede, kao njihov direktan predač *Archaeopteryx* zbog svojih specijalnih obeležja ne dolazi u obzir). Kod svih grupa kičmenjaka nalazimo vrste sa zubima i bez zuba.

Archaeopteryx ima bikonkavne (obostrano pljosnato izdubljene) pršljenove. Ovaj tip pršljenova inače se ne javlja ni kod jedne druge recentne ili fosilne ptice. Tipičan je za ribolike guštere (Ichthyosauria), koji međutim po svim ostalim anatomskim osobinama ne dolaze u obzir kao preci praptice.

Karlični pojas ptice *Archaeopteryx* je četvorokraki kao kod Ornithischia (jedan od dva reda dinosaura); odlikovali su se karlicom kao kod ptica. sl. 13.18). Ali i ovoj grupi gmizavaca nedostaju ključne kosti, što otežava izvođenje. I ako Ornithischia imaju karlični pojas kao ptice, teško da se iz njih može izvesti *Archaeopteryx*.

Kandže na prednjim ekstremitetima ptice *Archaeopteryx* veoma liče na one iz roda *Ornitholestes*, vrsti koja pripada (Saurischia) redu dinosauria, (karlica kao kod guštera). Ali ni *Ornitholestes* takođe ne dolazi u obzir kao srodna grupa, jer ima trokraku karlicu (upoređi: slike 13.18). Pokretljive kandže na krilima, inače ne nalazimo samo kod vrste *Archaeopteryx*, već i kod današnjih ptica (na primer kod hoacina i turakoa). Kao i kod mladih hoacina kod ptice *Archaeopteryx* su pokretljivi samo članci kandži, ali ne i članci prstiju jer na njima je bilo perje. Po pitanju građe korena prednjih ekstremiteta, hoacin bi se mogao smatrati sličnijim gmizavcima nego *Archaeopteryx* (pa ipak niko nema dilemu u pogledu toga da je hoacin prava i potpuna ptica, komentar prevodioca).

Kombinacija navedenih osobina koje praptica deli sa mnogim grupama gmizavaca pokazuje, da je *Archaeopteryx* tipična mozaična forma i ne može se više smatrati pretkom »modernih ptica«. Sa napretkom saznanja o fosilnim izumrlim bićima, sve češće se otkrivaju mozaične forme, koje se međutim ne mogu tumačiti kao prelazni oblici. (upoređi zaseban tekst na strani 218)

U vezi sa ovim je značajno i to, da je ranije pomenuta ptica iz donje krede Kine (*Sinornis*), po građi nogu vrlo slična ptici *Archaeopteryx*, dok su u podjednako starim slojevima u Kini nađeni ostaci ptice, čija je noga slična nozi današnjih ptica.

Sinornis je imala zube kao *Archaeopteryx*. U donjoj kredi u Kini nađena je, međutim, i fosilna ptica sa bezubim rožnatim kljunom, kakav imaju današnje ptice (*Confuciusornis*, takozv. »Konfučijeva ptica«). (Ovi rezultati ukazuju da je *Archaeopteryx* bio savremenik klasičnih ptica i da prema tome ne može biti njihov predač, komentar prevodioca.)

Mozaične forme

Jedan drugi zanimljiv nalaz je »ptica iz Las Hoyas« (Las Hoyas), otkrivena 1984. u slojevima do-

nje krede u Španiji. Osim dobro očuvanog perja, ova ptica odlikuje se kombinacijom »primitivnih« (po teoriji evolucije prvobitnih) i »izvedenih« (modernih) osobina. »Primitivne« osobine su: oblik karličnog pojasa, pršljenovi krsne kosti i skelet nogu; »moderne« osobine su: oblik kostiju stopala (kao kod gavrana) i pršljenovi repa koji su srasli u repnu dršku (Pygostyl). Dok se oblik Ischiura (deo karlice; uporedi: slika 13.18) kod ptice »Las Hojas« u evolucionističkom modelu mora interpretirati kao »primitivniji« nego onaj kod ptice *Archaeopteryx*. Građa stopala odgovara »modernim« Carinatae (ptice sa hrptenjačom grudne kosti). Ptica »Las Hojas« tako ne može biti evolutivna karika između vrste *Archaeopteryx* i drugih modernih ptica.

Kao naročito indikativni, pokazali su se 1997. godine objavljeni nalazi jedne fosilne mlade ptice. Radi se o ostacima gnezda u slojevima donje krede iz severne Španije (Pirineji, slika 13.19), čija je starost procenjena na 135 miliona godina, što je samo za 10 miliona godina mlađe od ptice *Archaeopteryx*.

Tabela 13.2. Mozaične forme fosilnih ptica i ptičije osobine kod drugih grupa životinja

Tipične osobine ptica otkrivene kod drugih grupa životinja

- Prstenovi rasta na preseku kostiju dinosaurusa tipični su za ptice.
- Oštar rožnati kljun kod bipednih (dvonožnih) dinosaurusa *Struthiomimus* (red Saurischia).
- Termička regulacija kod kornjača sa kožnim oklopom (telesna temperatura 23-29°C i kod 5°C hladne vode).
- Australijski gušter sa okovratnikom ide povremeno uspravno na zadnjim nogama.
- Krokodili imaju zatvorene srčane pregradne zidove i želudac sa pojačanom muskulaturom, koja zapravo dopunjuje funkciju žvakanja.
- Pitoni koji leže na jajima stvaraju vlastitu toplotu (iako hladnokrvne životinje, zagrevaju svoje leglo, koje obavijaju svojim telom).
- »Toplokrvne ribe« (krv se kod nekih vrsta skuša pre ulivanja u moždane sudove zagreva radom mišića).
- Torbar medojed (sisar) ima četkasti jezik kao papagaj lori.
- Ljuskavci (sisari) takode imaju želudac za žvakanje i rudiment kože migavice.

Mozaične forme kod fosilnih ptica

- Konfučijeva ptica (*Confuciusornis*; donja kreda, Kina): Anatomija lobanje sa »naprednim« obeležjima, rožnati kljun bez zuba; ostali delovi skeleta »primitivni«, slični ptići *Archaeopteryx*.
- *Sinornis* (donja kreda, Kina): Zubi, građa karlice i nogu slična vrsti *Archaeopteryx*, dok su hrptenjača grudne kosti, široki jadic i srasli repni pršljenovi kao kod »modernih« ptica.
- Ptica iz Las Hoja (Iberomesornis; donja kreda, Španija): Anatomija slična *Sinornis*.
- Fosilne mlade ptice (ptiči, donja kreda, Španija): anatomija lobanje slična *Archaeopteryx*, kljun sa zubima. Prednji ekstremiteti i osobine razvoja identični sa današnjim pticama.
- Iz eocenskih slojeva poznati su flamingosi (*Presbyornis*), ali i mnogi drugi tipovi barskih ptica, kao npr. ibis i patka.

eopteryx. Prva ispitivanja su pokazala, da je rast mladih tada tekao po istoj šemi kao i kod današnjih ptica (na primer rano formiranje sićušnih otvora u kostima nazvanih »foramina«). Inače građa ptice koja još nije dobila ime pokazala se još jednom kao mozaik »primitivnih« i »naprednih« osobina. Primitivnom osobinom smatra se lobanje sa zubima sličnim onima koje ima *Archaeopteryx*. Naprednim osobinama smatraju se: položaj, ugao i proporcija kostiju za letenje. Karakteristike ove ptice ne dozvoljavaju, da bude tumačena kao prelazni oblik između vrste *Archaeopteryx* i današnjih ptica.

Ova pomalo zbunjujuća situacija ukazuje da kako *Archaeopteryx*, tako i druge do sada otkrivene fosilne ptice, teško mogu naći svoje neosporno mesto u evoluciji ptica. Radi se o mozaičnim formama sa osobinama, koje su karakteristične za sasvim različite grupe kičmenjaka. Mozaične forme su u životinjskom svetu široko rasprostranjene i po pravilu ne mogu se tumačiti kao prelazne forme. Najbolji primer za to je kljunar: sisar koji leže jaja, ima kloaku tipičnu za ptice i gmizavce (zajednički izvod debelog creva i polnog aparata) i ima »kljun« (→ slika 13.52). Tabela 13.2 daje pregled mozaičnih osobina i mozaičnih vrsta.

Da li je *Archaeopteryx* mogao da leti?

Naročita građa skeleta »prptice« ovde se ne može sveobuhvatno razmotriti. Navešćemo samo neke osobenosti: slobodna rebra, koja među današnjim pticama nalazimo kod pastirki (Anhimidae). Kao sledeće mnogo pominjano »primitivno obeležje« koje ima *Archaeopteryx* navodi se nepostojanje hrptenjače na grudnoj kosti. Ona, međutim, nedostaje i novozelandskom papagaju kakapo, i mnogim velikim pticama trkačicama. I ptice grabljivice koje su izdržljivi i slični jedrilici na vazдушnim strujama imaju slabo razvijenu hrptenjaču. U prilog jedriličarskom načinu letenja *Archaeopteryx*, mogla bi da govori njegova duga koštana repna kičma, zasigurno njegovo najneobičnije obeležje. Moguće je da ga je ovaj dug i širok rep u funkciji treće nosive površine činio naročito dobrim jedrilicom. (Tako i jastrebovi kao do-



Slika 13.19. Fosilni ostaci ptića iz donje krede u severnoj Španiji pokazuju pored ostalog »moderne« osobine. (Iz SANZ et al. 1997, preuzeto sa odobrenjem iz Science 276 (1997), 1501: American Association for the Advancement of Science)

bri jedriliciari imaju 14 kormilarskih pera umesto 12 koliko je uobičajeno kod ptica grabljivica.) Začetačka repne kičme u embrionalnom razviću današnjih ptica ima samo kod Carinatae (»moderne ptice«), ali ne kod pretpostavljenih prvobitnih Ratitae (»primitivne ptice«), tako da se ovaj argument ne može koristiti u smislu »biogenetskog zakona«.

O letačkim sposobnostima *Archaeopteryxa* mogli bi se izvesti sigurni zaključci samo kada bismo znali sastav i gustinu atmosfere vremena u kome je živio. Možda je *Archaeopteryx* bio »samo« jedrilicar i zauzimao ekološku nišu, koja danas ne postoji, jer se promenila gustina atmosfere. Ako je gustina atmosfere ranije bila veća, »prptica« je možda mogla da živi kao jedrilicar ili (uprkos nedostajućoj hrptenjači grudne kosti) i kao aktivni letač. Zaključci o tome da je atmosfera bila gušća u prošlim vremenima, mogu se izvesti na osnovu dži-novskih dimenzija izumrlih letećih gmizavaca (raspon krila do 15m), ptica (grabljivica *Argentarius* iz severnoameričkog miocena sa rasponom krila 7,5m) i insekata (na primer vilinski konjici sa rasponom krila do 70cm). Na osnovu proračuna, pod današnjim atmosferskim uslovima, leteći gmizavci sa rasponom krila preko 8 m, ne bi bili sposobni za aktivan let.

Archaeopteryx – falsifikat?

Pre nekoliko godina u svetskoj štampi pojavile su se vesti, da se u slučaju *Archaeopteryx* radi o falsifikovanom fosilu. Ričel (RIETSCHER, 1985. s. 371) i Čerig (CHARIG) et al. (1986) su izneli argumente kojima su ovakvi glasovi demantovani.

Problem smeštanja *Archaeopteryx* u pretpostavljeno evolutivno stablo ptica poznat je stručnjacima. Tako PETERS i GUTMAN (PETERS & GUTMAN) pišu: »Bez teorijski pretpostavljene povezanosti (teorija evolucije), *Archaeopteryx* nije ništa drugo do neobični fosil« (1976, st. 265). Bezel (BEZZEL) piše u svojoj knjizi *Ornitologija* (1977, s. 230): »*Archaeopteryx* stoji relativno izolovan, jer do sada ne poznajemo fosile, koji sa jedne strane predstavljaju vezu sa precima gmizavaca, a da su sa druge strane slični recentnim pticama.« I: »Do sada nije jasno da li je *Archaeopteryx* uopšte bio na početku nekog daljeg razvoja u druge ptice.« (str. 231) Ova ocena i dalje važi.

Archaeopteryx je zbog svog perja sigurno bio ptica. Kao mozaični tip stoji izolovano, jer do sada nisu nađene slične vrste.

Prema tome, *Archaeopteryx* ne može biti prihvaćen kao prelazni oblik između gmizavaca i ptica, jer poseduje specijalizovane osobine.

Godine 1986. paleontolog CHATTERJEE (Tehnčki univerzitet, Teksas) otkrio je fosilne kosti, koje su ležale u sedimentnim stenama u Teksasu. Tom nalazu određena je starost od 225 miliona godina. Ovaj paleontolog ih je okarakterisao kao ostatke pernatih životinja nesposobnih za letenje. Vrsta koju je nazvao *Protoavis* (»prva ptica«) po njemu je bila sposobna da leti sa drveta na drvo. Fosil se odlikuje šupljim kostima, čija mala težina omogućava pticama letenje, ima rameni pojas, koji skoro da se ne razlikuje od ramenog pojasa današnjih ptica i osim toga veliku grudnu kost sa dobro razvijenim grebenom kao i kosti lobanje koje su slične ptići. Tumačenje ovih kostiju koje je izneo CHATTERJEE, drugi paleontolozi, međutim, odlučno dovode u pitanje. »Materijal je veoma nepotpun i dozvoljava i druga tumačenja. Osim toga nedostaje bilo kakav trag perja«. (WELNHOFER 1989) Ako bi se ipak pokazalo kao tačno da je u pitanju ptica, *Archaeopteryx* bi se konačno morao staviti u slepu ulicu evolucije, jer je prema datiranju starosti najmanje 75 miliona godina mlađi od *Protoavisa*.

Sve u svemu, *Archaeopteryx* »sedi na bočnoj grani« u evoluciji ptica, i u okviru teorije evolucije može u najboljem slučaju da posluži kao uopšten »model« prelazne forme. Uprkos tome *Archaeopteryx* ima veliki značaj, jer nam pruža saznanja o neobičnoj vrsti ptica koja je nekad živela na našoj planeti.

Pored pomenutih mozaičnih formi sačuvanih u fosilnom zapisu, korisno je pomenuti još jedan značajan aspekt istorije ptica: razdvajanje u različite redo-

ve moralo se desiti (prema teoriji evolucije) veoma brzo, u roku nekoliko miliona godina, u tercijaru. Fedučija (FEDUCCIA; 1995) čak govori o eksplozivnoj evoluciji ptica u tercijaru. Kako za ovaj nalaz, tako i za pojavu različitih mozaičnih formi, slične paralele pronađene su i među fosilima drugih kičmenjaka, kao na primer kod sisara (→ slika 13.33).

13.6. Poreklo sisara

Sisari se izvide iz gmizavaca. Ovaj prelaz danas se među evolucionistima smatra kao fosilno najbolje dokumentovani nastanak jedne nove velike taksonomske jedinice. Pažljiva analiza pojedinih članova ovog prelaza, otkriva, međutim, velike morfološke praznine između petpostavljenih karika u lancu.

Najpre se mora konstatovati, da se karakteristične osobine sisara na fosilnim ostacima ne mogu razaznati ili se o njima diskutuje uz visok stepen spekulacija. Nabrojimo odlike sisara koje je nemoguće ustanoviti iz fosilnih ostataka: krvotok srca i bubrege, dlaka, mlečne žlezde i toplokrvnost. Zato je na osnovu fosilnih nalaza teško ustanoviti evoluciju sisara.

Na fosilima se mogu dokazati grada lobanje i vilice, struktura zuba i osobine skeleta. Iz toga se mogu uslovno rekonstruisati način kretanja kao i evolucija aparata za žvakanje u slušni aparat.

Među gmizavcima *Synapsidae* važe za pretke sisara (slika 13.24). Ova grupa gmizavaca, nazvana i »sisaroliki gmizavci«, po teoriji evolucije vrlo rano se odvojila od ostalih gmizavaca. U potpunosti je izumrla. Srođnički odnosi sisara prema *danas živećim* gmizavcima zato se smatraju vrlo dalekim.

Lobanju sinapsida karakteriše jedna jama u donjem delu slepoočnice na svakoj strani lobanje (slika 13.20). Ove izumrle životinje tradicionalno se de-

»Primitivno« i »napredno«: objektivni pojmovi?

Pojmovi »primitivno« i »napredno« koji se koriste u filogeniji, motivisani su teorijom evolucije i treba da označavaju prvobitne i kasnije izvedene stadijume evolucije odnosno osobine. Pri tome se na dotičnim strukturama ne može pročitati, da li su »primitivne« ili »napredne«. Teorija evolucije tumači neka svojstva kao »primitivna«, a druga kao »napredna« u skladu sa svojom ideološkom pretkonceptijom. Pošto im saopšti status, ista teorija ih posle koristi kao dokazni materijal za potkrepljivanje svojih tvrdnji. (Po ko zna koji put srećemo se sa začaranim krugom »dokazivanja« evolucije, komentar prevodioca.) U ovom delu knjige *razumljivosti radi* koriste se evolucionistički pojmovi »primitivno« i »napredno«.

le u *Pelycosauria* (primitivne forme) i *Therapsida* (razvijene forme).

13.6.1. Nastanak ranih sisara

Od *Pelycosauria* preko primitivnih i naprednih therapsida do ranih sisara moguće je konstruisati jedan niz, koji sa sve mlađim geološkim dobom pokazuje sve veću sličnost sa sisarima (slika 13.21). Ovo je glavni paleontološki argument za prihvatanje evolutivnog nastanka sisara od predaka sličnih gmizavcima.

Direktni preci sisara traže se među najnaprednijim gmizavcima koji liče na sisare, *Cynodonti*. (slika 13.24)

Tritylodontidae, *Tritheledontidae* (*Ictidosauria*) i *Probainognathidae* su tri porodice cynodontata, koje se smatraju naročito bliskim srođnicima sisara (slika 13.24). Ove grupe nisu premošćene međuoblicima, već se u fosilnom zapisu pojavljuju kao definisane familije. Javljanje ovih i drugih u tekstu navedenih oblika u istoriji Zemlje prikazano je na slici 13.22.

Za najvažniju ranu grupu sisara smatra se familija *Morganucodontidae*. Presudno za identifikaciju ove familije kao grupe sisara je posedovanje zglobo vilice između *Squamosum* (kost lobanje) i *Dentale* (kost donje vilice), koji je prisutan kod svih sisara, ali ne postoji kod gmizavaca (slika 13.23).

Među naučnicima postoje do danas različita shvaćanja o tome, koja fosilna obeležja su karakteristična za sisare. Kako svi gmizavci osim kosti *Dentale* poseduju kost donje vilice, postojanje samo jedne kosti donje vilice (*Dentale*) takođe je zamislivo kao odlučujući kriterijum da je u pitanju sisar.

Morganucodontidae (slika 13.25) su u fosil-



anapsid
Jama na slepoočnici nedostaje



eurapsid+
Jama u gornjem delu slepoočnice

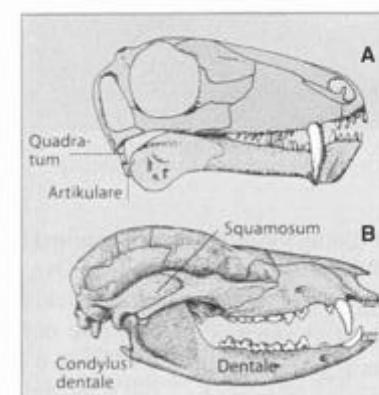
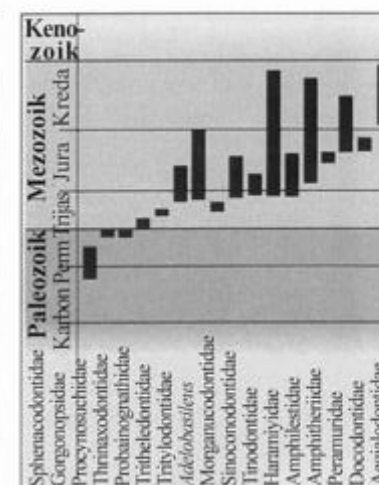
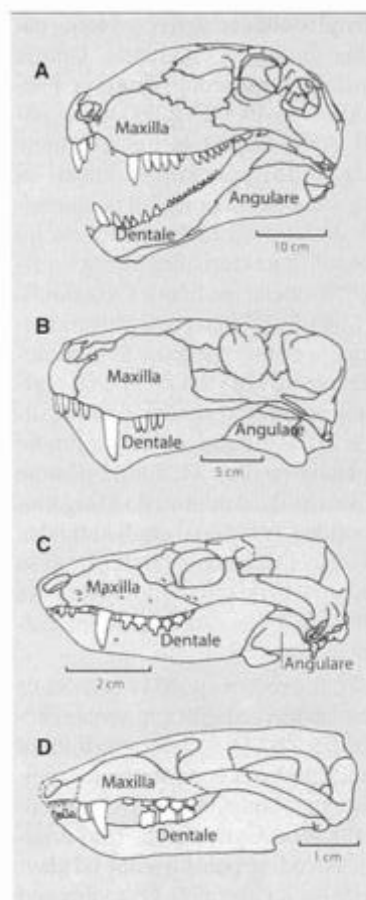


sinapsid+
Jama u donjem delu slepoočnice



diapsid
Prisustvo gornje i donje slepoočne jame

Slika 13.20. Različiti tipovi slepoočnih jama kod gmizavaca. (Prema ROMER & PARSONS 1991). Tip jame služi kao klasifikaciono svojstvo. + = izumrli. Gmizavci slični sisarima su sinapsidi (*Synapsidae*).



Slika 13.21. Lobanja A. *Pelycosauria Dimetrodon* (familija Sphenacodontidae), B. primitivna Therapsida *Lycanops* (familija Gorgonopsidae), C. napredna Therapsida *Thrinacodon* (familija Thrinacodontidae) i D. rani sisar *Sinoconodon* (familija Sinoconodontidae). Od A prema D povećava se sličnost sa sisarima, a smanjuje geološka starost. Međutim, morfološke razlike između formi su velike, (prema PARRINGTON 1984).

Slika 13.22. Pojavljivanje familija gmizavaca sličnih sisarima i ranih sisara navedenih u tekstu tokom Zemljine istorije.

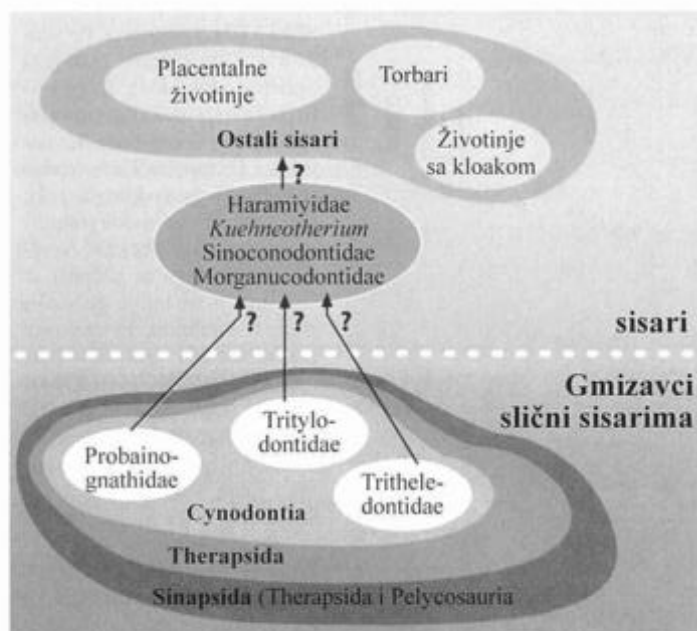
Slika 13.23. A. Zglob vilice između Quadratum (kost lobanje) i Artikulare (kost donje vilice) kod Therapsida. B. Zglob vilice sisara između Squamosum (kost lobanje) i Dentale (kost donje vilice) kod torbara. (Prema CARROLL 1993)

nom zapisu ostavile hiljade zuba, kosti vilica, lobanje i postkranijalne kosti. Time ova grupa predstavlja po brojnosti nalaza poseban slučaj među ranim grupama sisara. Od drugih, po evolucionistima važnih, ranih prelaznih formi sisara kao što je *Kuehneotherium* (familija Tinodontidae), *Amphitherium* (familija Amphitheriidae), *Peramus* (familija Peramuridae) i *Aegialodon* (familija Aegialodontidae) poznati su samo delovi vilica i zubi. Kako i od naprednih gmizavaca sličnih sisarima imamo samo delimično očuvane ostatke skeleta trupa i ekstremiteta, aparat za žvakanje je fosilno najbolje dokumentovana struktura u pretpostavljenom evolutivnom prelazu gmizavac-sisar.

Morganucodontidae poseduju mnoge osobine, koje postoje i kod naprednih Cynodontia. Osim toga prisutan je i jedan broj važnih razlika. U tabeli 13.3. navedena su obeležja koja nalazimo kod svih sisara, ali kojih nema kod Cynodontia. Ako se uz to još posebno uporede pojedinačne kasne Therapsida-familije sa ranim sisarima, morfološke razlike su mnogo veće. U daljem tekstu se navode neke važne

zajedničke osobine, ali i razlike između već navedenih familija Therapsida: *Tritheledontidae*, *Tritylodontidae* i *Probainognathidae* i rane porodice sisara *Morganucodontidae*.

Glavni razlog za interpretaciju *Probainognathusa* (jedini rod Cynodontia iz familije Probainognathidae; slika 13.24) kao forme bliske postanku sisara je činjenica, da *Probainognathus* od svih Cynodontia poseduje kutnjake najbližnje morganucodontidama. Međutim, sa druge strane postoje i dodatne razlike u odnosu na *Morganucodontidae*, pored razlika navedenih u tabeli 13.3, prisutne kod svih Cynodontia. Tu spada: nepostojanje diferencijacije kutnjaka u premolare (prednje kutnjake) i molare (zadnje kutnjake) i posedovanje prefrontalne i postorbitalne kosti (slika 13.26). Ove kosti su kod *Probainognathusa* razdvojene slepoočnom jamom. Kod *Morganucodontina* sisara zbog nedostatka postorbitalne koštane potpore u ovom predelu postoji samo jedan otvor (vidi: slika 13.25B). Sledeća razlika je postojanje zglobo vilice između *Squamosum* (kost lobanje) i *Surangulare* (kost donje vilice) kod



Slika 13.24. Važne grupe gmizavaca sličnih sisarima i sisara. Detaljnije u tekstu.

Probainognathusa, dok kod *Morganucodontida* *Squamosum* formira zglobov sa *Dentale*.

Trithelodontidae imaju mnoge zajedničke osobine sa *Morganucodontidama*. Tako i kod njih kao i kod sisara nedostaje prefrontalna i postorbitalna kost; mesto prenosa zvučnih talasa od koščica srednjeg uha na unutrašnje uho smešteno je sasvim u okviru koštane kapsule uha (*Perioticum*) kao kod sisara. Uz to, nasuprot svim drugim *Dynodontia*, ovaj otvor je kod *Trithelodontida* potpuno ili delimično okružen sa dve druge kosti lobanje (*Basisphenoidale* i *Basioccipitale*). Međutim, struktura kutnjaka kod *Trithelodontida*, uopšte nije slična onoj kod sisara *Morganucodontida* i sasvim je osobena (slika 13.27).

Tabela 13.3. Neke osobine koje su prisutne samo kod sisara, ali ne postoje ni kod jednog gmizavca sličnog sisarima. Kao presudni kriterijum za svrstavanje neke fosilne životinje u sisare uzima se samo prisustvo viličnog zgloba *Squamosum-Dentale*. (Zašto samo ta osobina? Da bi se jaz između gmizavaca i sisara učinio manjim u očima evolucionista i laičke javnosti, komentar prevodioca.)

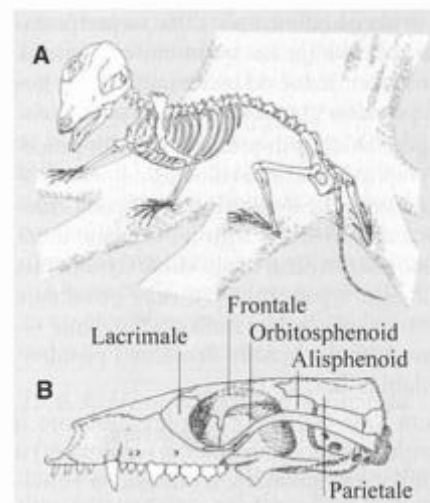
- Postojanje zgloba između *Squamosum* (kost lobanje) i *Dentale* (kost donje vilice)
- Kutnjaci sa uzdužno upravljanim parovima korenova
- Postojanje koštane kapsule uha (*Perioticum*) ispod nervnog čvora 5. i 7. moždanog živca
- Predeo puža slušnog kanala je u odnosu na lobanju veliko i dominantno obeležje na donjoj površini lobanje (*Promontorium*)
- Potpuno okoštavanje unutrašnjeg zida očne šupljine

Tritylodontidae su treća, veoma napredna familija *Cynodontia*. Ona je izumrla kao poslednja familija *Therapsida* (→ slika 13.22). Dobro poznati skelet trupa tela i ekstremiteta (slika 13.28) pokazuje sličnosti sa *Morganucodontidama*, čiji postkranijalni skelet predstavlja kombinaciju osnovnih karakteristika sisara i primitivnih obeležja sličnih *Cynodontima*. Lobanja je slična *morganucodontidama* i odlikuje se nedostatkom slepoočne jame koja je kod većine gmizavaca odvojena od očne duplje (slika 13.29) i struktura moždane duplje je slična sisarskoj. Međutim, postoje i velike razlike u odnosu na *Morganucodontidae*, naročito u građi kutnjaka. Na kutnjacima postoje izraštaji koji su poređani u uzdužnim redovima (slika 13.30) usled čega zubi prilikom žvakanja deluju kao turpije.

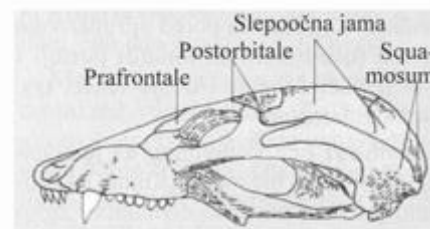
Ukratko rečeno može se utvrditi da između najnaprednijih gmizavaca sličnih sisarima i ranih sisara postoje znatne morfološke razlike. Ova činjenica priznata je od strane evolucionista. Neki paleontolozi sumnjaju da *Morganucodontidae* uopšte potiču od *Cynodontia*. Kao argument za ovo viđenje navodi se položaj jedne od glavnih vena glave (*Vena capitis lateralis*). Ova vena kod *Morganucodontida* ide ispod, a kod *Cynodontia* iznad bočne izbočine slepoočne kosti. Jedno stanje se ne može izvesti iz drugog. Ako se *Morganucodontidae* izvode od primitivnijih *therapsida* kao *Cynodontia*, tada je morfološka praznina koja se mora premostiti još veća nego prilikom izvođenja iz *Cynodontia*.

13.6.2. Nastanak srednjeg uha

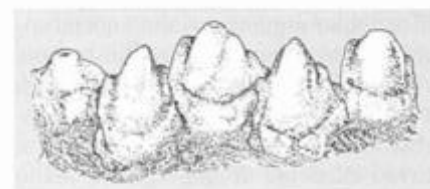
Kao najvažniji argument u prilog evoluciji sisara iz gmizavaca, navodi se za mnoge autore uverljivi dokaz nastanka srednjeg uha sisara, sa svoje tri slušne koščice, iz gušterolikih predaka sa samo jednom slušnom koščicom u srednjem uhu. Kako su kod ove promene strukture filogenetska predviđanja na osnovu embrioloških činjenica (teorija Rajharta i Gaupa, → V.10.5.2) naknadno naizgled potvrđena paleontološkim nalazima, filogeneza srednjeg uha sisara važi za jedan od najznačajnijih argumenata u prilog makroevoluciji.



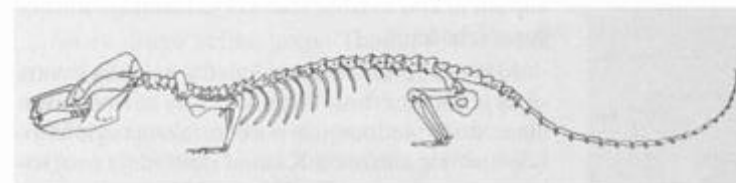
Slika 13.25. A. Skelet *Morganucodontida*. (Prema JENKINGS & PARRINGTON 1976) B. Lobanja *Morganucodontida* sa strane. (Prema KERMACK et al. 1981)



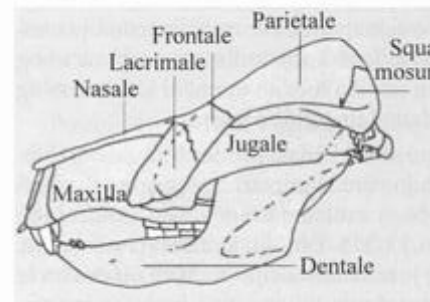
Slika 13.26. *Probainognathus*, lobanja sa strane. *Probainognathus* (familija *Probainognathidae*) poseduje nasuprot ranih sisara i drugih naprednih *Cynodontia* prefrontalnu i postorbitalnu kost. Postorbitalna kost razgraničava slepoočnu jamu od očne šupljine. (Prema ROMER 1970)



Slika 13.27. Zubi *Trithelodontidae* *Pachygenelus*. Oni po svojoj strukturi uopšte nisu slični zubima drugih gmizavaca sličnih sisarima, a ne odgovaraju ni zubima ranih sisara. (Prema CARROLL 1993).



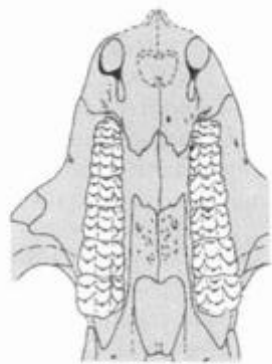
Slika 13.28. Skelet *Tritylodontidae* *Oligokyphus*. (Prema KUHNE 1956)



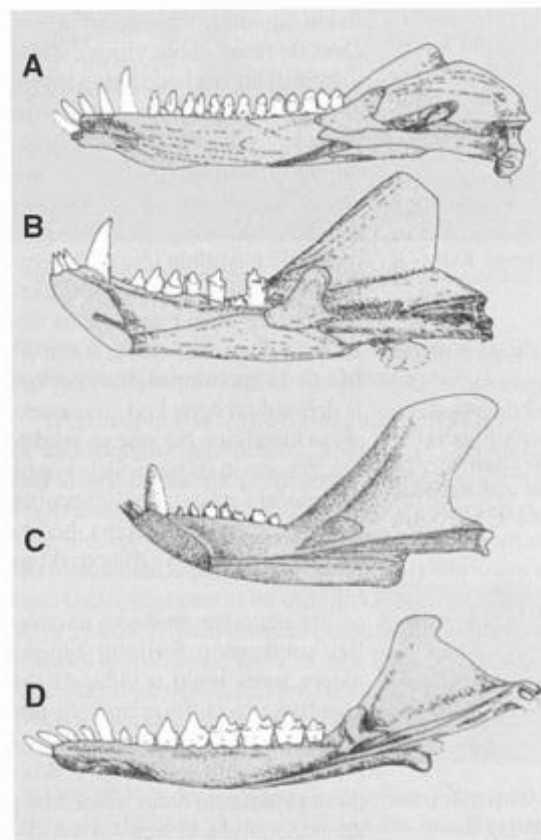
Slika 13.29. Lobanja *Tritylodontidae* *Oligokyphus*. *Tritylodontidae* kao *Trithelodontidae* i sisari ne poseduju prefrontalnu i postorbitalnu kost. (Prema KUHNE 1956)

Osnovna zamisao Rajhart-Gaupove teorije (→ V.10.5.2) je homologizacija (→ V.9.1) zglobne veze između čekića i nakovnja srednjeg uha sisara, sa primarnim zglobom vilice gmizavaca, koji se formira između *quadratum* (kost lobanje) i *artikulare* (kost donje vilice) (→ slika 6.3; uporedi: slika 13.23A). Kako se »primarni« zglob vilice gmizavaca selio u srednje uho sisara, razvio se kao zamena novi »sekundarni« zglob vilice između *Squamosum* (kost lobanje) i *Dentale* (kost donje vilice). Zbog toga bi morao da bude pronađen fosilni zapis ove promene i nastanka »sekundarnog« *squamosum-dentalnog* zgloba, kao i odvajanje kosti *artikulare* od donje vilice i *quadratum* lobanje i njihovo premeštanje u srednje uho sa pretvaranjem u čekić i nakovanj. Osim toga, kost *angularis* morala je na neki način da se oslobodi iz donje vilice da bi kao timpanična kost koja drži bubnu opnu kod sisara, srasla sa lobanjom. Ne sme se, međutim, zaboraviti da su paralelno sa time morale nastati mnogobrojne druge promene na kostima, hrskavicama, mišićima, vezivnom tkivu i nervima.

Pre nego što predemo na analizu otkrivenog fosilnog zapisa, najpre treba imati u vidu, da rekonstrukcija slušnog aparata naprednih *Cynodontia* (i drugih *Therapsida*) i ranih sisara nije u skladu sa strukturom donje vilice *Morganucodontida*. U središtu ove diskusije stoji pitanje lokalizacije bubne opne. Neki naučnici je rekonstruišu iza *quadratum* kao kod današnjih gmizavaca. Drugi misle, da je bila smeštena u donjoj vilici iza *dentale*. Kao treća mogućnost pretpostavlja se da su oba tipa bubne opne istovremeno postojale u prelaznoj fazi. Naravno ne može se dublje ulaziti u razmatranje ovog pitanja u okviru ove knjige. Recimo samo toliko, da



Slika 13.30. Zubi Tritylodontidae *Kayentatherium* (prema SUES 1986). Izrasline molara (zadnjih kutnjaka) poredane su u redovima. Zubi Tritylodontida nisu slični zubima drugih sisarolikih gmizavaca i ranih sisara.



Slika 13.31. Donja vilica A. primitivnog Cynodontia *Procynosuchus* (familija Procynosuchidae), B. umerno primitivnog Cynodontia *Thrinaxodon* (familija Thrinaxodontidae), C. naprednog Cynodontia *Probainognathus* (familija Probainognathidae) i D. ranog sisara *Morganucodon* (familija Morganucodontidae). Pogled sa unutrašnje strane.

Od A prema D može se zapaziti povećanje dentalne i redukcija postdentalnih kostiju. A prema KEMPF (1979), B prema CROMPTON (1963), C prema ROMER (1970) i D prema KER-MACK et al. (1973).

način rekonstrukcije bubne opne utiče na pretpostavljene korake evolucije ka srednjem uhu sisara. Bez obzira na izbor jedne od tri varijante, važe gore navedeni potrebni glavni koraci evolucije.

Na bazi gore skiciranih pretpostavljenih procesa koštanih prepravki tokom evolucije, najpre se postavlja pitanje strukture donje vilice i viličnog zgloba kod relevantnih fosilnih formi. Poredane u na vodnom hronološkom nizu, donje vilice Cynodontia i nekih ranih sisara pokazuju sve veće povećanje dentalnih i smanjenje nedentalnih kostiju donje vilice, pri čemu kontakt između dentalne i postdentalne kosti slabi (slika 13.31).

Quadratum koji učestvuje kao kost lobanje u formiranju zgloba sa donjom vilicom (artikulare) u ovom nizu takođe se smanjuje u odnosu na veličinu i čvrstinu kontakta sa lobanjom.

Kod određenih Cynodontia pored »primarnog« viličnog zgloba (quadratum-artikulare) postoji i drugi kontakt između lobanje i donje vilice, tzv. squamoso-surangularni zglob.

Neki paleontolozi pretpostavljaju, da je squamoso-surangularni zglob bio međustadijum na evolutivnom putu prema squamoso-dentalnom zglobu. Ovo je, međutim, potpuno spekulativno tumačenje. Bar isto toliko argumentovano squamoso-surangularni zglob možemo smatrati jedinstvenom strukturom, koja kod današnjih vrsta ne postoji, a nema nikakve veze sa nastankom squamoso-dentalnog zgloba. Možda je squamoso-surangularni zglob sprečavao iščašenje drugog zgloba, slično kao što to kod »viših« sisara obezbeđuje jedno koštano izbočenje.

Kod nekih veoma naprednih Cynodontia smatra se da je dentalna kost bila u kontaktu sa squamosumom, što bi predstavljalo početak razvoja zgloba vilice tipičnog za sisare. Kasnija ispitivanja ovaj nalaz nisu mogla potvrditi. Tako kod Therapsida u najmanju ruku ostaje sporan. I kontakt između squamosa i dentale kod Trithelodontida ne bi se zbog strukturalnih razlika mogao tumačiti kao homolog squamoso-dentalnog zgloba sisara.

Istina, rani sisari kao na primer Morganucodontidae, poseduju pored »primarnog« quadrato-artikularnog zgloba i »sekundarni« squamoso-dentalni zglob (slika 13.23). Tvrdnja teoretičara evolucije, prema kojoj je transformacija srednjeg uha sisara iz srednjeg uha i donje vilice gmizavaca fosilno potvrđena zasniva se samo na ovom nalazu. Interesantno je da je i kod danas postojećih ptica i rovice utvrđeno postojanje dva zgloba vilice. Za prihvaćen mnogo komplikovaniji proces pretvaranja

quadratum, artikulare i angulare u nakovanj, če-kić i timpaničnu kost sa odgovarajućim premeštanjem iz donje vilice u lobanju, odnosno u srednje uho, nema fosilnih dokaza. U vezi sa ovim navode se kosti donje vilice dva sisara: *Amphitherium* (familija Amphitheriidae) i *Peramus* (familija Peramuridae) iz jure, koji treba da predstavljaju prvu stepenicu u oslobađanju od artikulare i angulare. U okviru ove knjige biće dovoljno da utvrdimo, da je ovo tumačenje veoma spekulativno. Osim toga ni sa time ne bi postojala dovoljna fosilna dokumentacija evolucije srednjeg uha sisara.

13.6.3. Hipotetičke linije razvoja današnjih sisara

Danas postojeći sisari (Mammalia) dele se u dve velike grupe. Svi sisari koji legu jaja pripadaju **Atheria** (nazvani i Prototheria), a svi sisari koji ne legu jaja svrstani su u **Theria**.

Monotremata (sisari sa kloakom) su jedini recentni red Atheria. Razlikuju se bitno od svih drugih živih sisara i ograničeni su na Australiju, Tasmaniju i Novu Gvineju. Obuhvataju samo dve familije, kljunara (*Ornithorhynchus*) i kljunastog ježa (*Tachyglossus* i *Zaglossus*).

Theria se dele u dve velike grupe **Marsupialia** (torbari) i **Placentalia** (»životinje sa posteljicom«). Marsupialia duguju za svoje laičko ime činjenici, da se mladunci rođeni u sićušnom nezrelom stanju određeno vreme čuvaju i hrane u torbi na trbušnoj strani ženke. Karakterističan predstavnik ove grupe je kengur.

Naziv druge velike grupe Theria, Placentalia, izvodi se iz činjenice, da se kod njih tokom trudnoće formira placenta (posteljica), koja predstavlja funkcionalnu vezu u procesu ishrane između majke i embriona. Usled toga mladunče do rođenja dostiže mnogo napredniji stadijum nego kod torbara. Placentalije su među danas živim sisarima najraširenija grupa i grupa najbogatija različitim oblicima.

Postoje dve osobine koje su prepoznatljive na fosilima, po kojima se današnji Theria razlikuju od Atheria. Prva je specifična građa bočnog zida lobanjske komore, a druga, red izraslina na krunama kutnjaka. Kod Atheria veliki deo bočnog zida lobanjske komore formira se iz koštane kapsule uha (Perioticum), a kod Theria umesto toga od drugog koštanog elementa, alisphenoidne kosti. Theria poseduju kutnjake sa trouglastim redom izraslina. Monotremata kao jedini danas postojeći red Atheria u odrasloj dobi nemaju zube i umesto zubala imaju

rožnati kljun ili tubu sličnu ustima mravojeda.

Linija Atheria

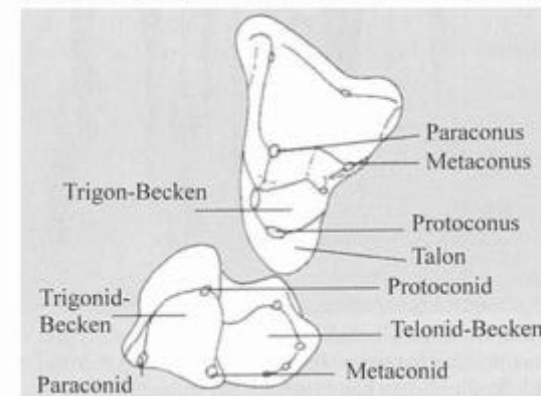
Morganucodontidae o kojima je već bilo govora poseduju bočnu lobanjsku duplju, koja se pretežno formira iz ušne kapsule. Kako izrasline kutnjaka nisu poredane trouglasto, već linearno, ova rana familija sisara smatra se pretkom neke nepoznate grupe, iz koje treba da su se razvili Theria. Na osnovu novih nalaza favorizovano je poreklo Monotremata od Theria sisara. Ali i ova hipoteza dovedena je u pitanje otkrićem novih fosila. Predstave o evolutivnom poreklu Monotremata nisu poduprte fosilnim zapisom.

Linija Theria

Iz vremena trijasa do rane krede, u kojoj treba da su se dogodili bitni koraci u evoluciji sisara, ima vrlo malo fosilnog materijala lobanja i skeleta, trupa i ekstremiteta. Relevantni nalazi fosila sa stoje se pretežno od zuba i kostiju donje vilice. Pretpostavka evolucije Theria je zato najvećim delom zasnovana na filogeniji zuba, naročito za taksonomiju posebno interesantnim, kutnjacima.

»Viši« sisari poseduju takozvani tribosfeničan tip kutnjaka (slika 13.32). Jedan takav molar (zadnji kutnjak) poseduje trouglasti red glavnih izraštaja, pri čemu ove trostruke izbočine na donjim i gornjim molarima stoje obrnuto nasuprot jedne drugima i tako se uklapaju pri žvakanju. Donjem trostrukom izbočenju (Trigonid) pozadi je pridodat jedan niži dodatak (Talonid), koji se kao naspramni uklapa sa unutrašnjom izraslinom (Protoconus) sledećeg gornjeg molara. Međutim, kod kutnjaka tribosfeničnog tipa ima velikih razlika u strukturi.

Evolucionisti su pokušali da starije fosile kutnjaka uvrste u filogenetski niz na osnovu njihove



Slika 13.32. Par torbarskih kutnjaka sa tribosfeničnom gradom krunice. (Prema Maier 1978)

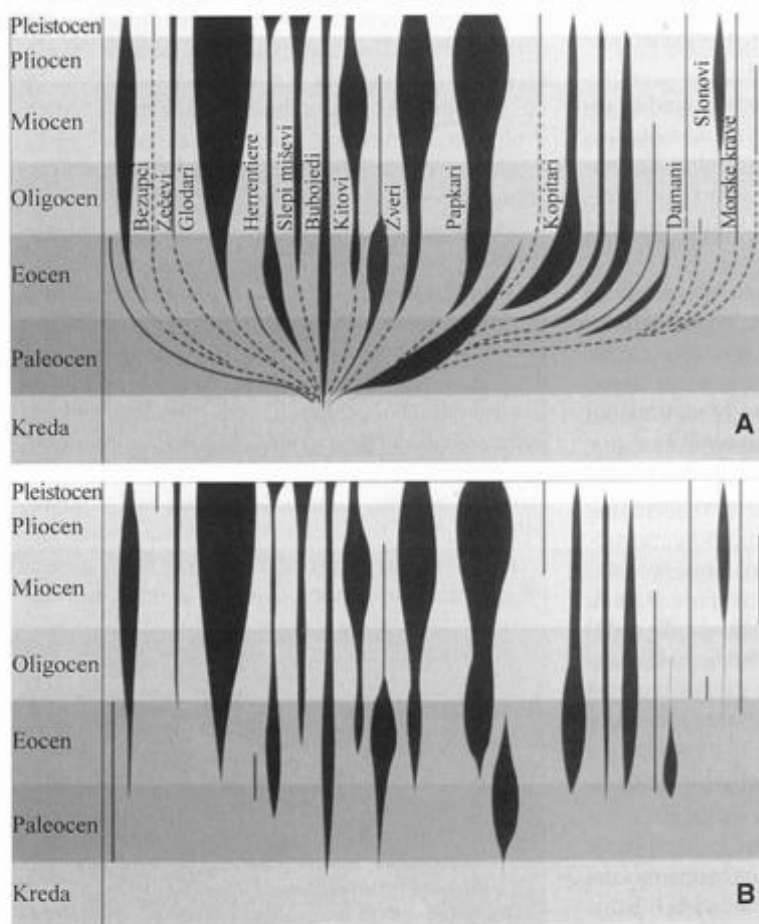
strukture krunica i iz toga izvedenih izbočenja, koja vode prema mlađim fosilnim molarima sa tribosfeničnom strukturom.

Kuehneotherium (familija Tinodontidae → slika 13.22) je veoma rani rod sisara koji poseduje gornje i donje kutnjake sa tri izraštaja i zbog toga se tu-mači kao najraniji predač theria. Na ovom mestu se međutim mora zapaziti, da već u juri ima grupa sisara koji su svrstani u Atheria (Docodonta, Multituberculata), koji pokazuju visokokompleksne odnose zubnih izbočina koje se međusobno uklapaju, kakve se na sličan način nalaze ponovo tek kod Marsupialia i Placentalia iz tercijara. Polazeći od *Kuehneotheriuma*, a prema evolucionističkoj ideji, *Amphitherium* i *Peramus* se smatraju važnim karikama u nizu razvoja tribosfeničnih kutnjaka, koji se veo-

ma rano pojavljuju kod *Aegialodon* (familija Aegialodontidae). *Amphitherium* iz srednje jure poseduje u odnosu na *Kuehneotherium* dodatnu dodirnu površinu i nešto produžen dodatak (Talonid). Kod *Peramus* iz gornje jure dodatak je u odnosu na stanje kod *Amphitherium* bolje razvijen. *Aegialodon* je poznat samo na osnovu jednog nekompletnog zuba iz rane krede i poseduje u odnosu na *Peramus* dodatnu zubnu površinu otpornu na habanje. Ova površina ukazuje na izraslinu na unutrašnjoj strani (Protoconus) suprotnog zuba kao kod Theria.

Kritički treba postaviti pitanje, da li i tako »male« promene strukture u pretpostavljenoj evoluciji tribosfeničnih kutnjaka, kao što je nastanak novog izraštaja sa dodatnom dodirnom površinom, može biti objašnjen prihvatljivim mehanizmima evolucije. Međutim, nezavisno od ovog osnovnog pitanja, i teoretičari evolucije u nizu od *Kuehneotherium* do *Aegialodon* ne vide stvarnu filogeniju, već samo predstavnike tipičnih stadijuma evolucije. Osnova za to su visoko specijalizovane osobine kod svakog od ovih molara, koje ih isključuju kao prave pretke Theria. Osim toga, još jednom treba ukazati na činjenicu, da o najvažnijoj fazi pretpostavljene evolucije Theria, možemo diskutovati samo na osnovu male količine pronađenih fosilnih kutnjaka. Međutim, praksa je pokazala da je sa malo fosilnog materijala lakše konstruisati sklad prelaznih nizova, nego ako su nam dostupni mnogi ostaci kostiju, jer je sa malo poznatih osobina koje redamo u niz, manja i verovatnoća da ćemo naići na problem kako objasniti poreklo neke mozaične forme (konflikt osobina), (vidi morfologiju zuba i lobanje naprednih Cynodontia i ranih sisara).

Osim sisarolikih gmizavaca i različite grupe ranih sisara mezozoika (srednje Zemljino doba) stoje razdvojeno jedna od druge usled jasnih morfoloških razlika. Ne postoji prihvatljiv dokaz realnih filogenetskih odnosa. Ovo važi i za fosilni zapis



Slika 13.33. A. »Rodoslov« placentalnih sisara. Svaki vertikalni »stubac« predstavlja jedan red sisara. Predstavnicu pojedinih redova javljaju se iznenada u istoriji Zemlje. Crtnice kao i zakrivljenja stubaca označavaju odnose porekla prihvaćene modelom evolucije, ali nepotvrđene fosilnim nalazima. Pod B. su dati paleontološki nalazi onakvi kakvi jesu, neopterećeni teorijom evolucije. (A prema ROMER 1968, izmenjeno)

svih 30 redova sisara koji pripadaju modernom dobu (tercijara), koji se u donjem tercijaru, odnosno u gornjoj kredi (kasno srednje doba), pojavljuju već morfološki prepoznatljivi, definisani i razdvojeni (slika 13.33).

Raznovrsna rana fauna sisara

Fosili sisara do početka osamdesetih godina mogli su biti prilično jasno svrstani među atheria, odnosno marsupialia i placentalia. Noviji nalazi pokazuju, da je rana fauna sisara mezozoika bila mnogo raznovrsnija nego što je to do tada smatrano i više se ne može održati taksonomija na osnovu podele orijentisane samo na danas postojeće oblike. Osim toga vrste iz mezozoika takođe pokazuju neke veoma napredne osobine, u jednom veoma ranom momentu (ako se držimo klasičnog scenarija evolucije). Takvi organizmi predstavljaju velike probleme u kontekstu evolucije, jer već na početku pretpostavljene evolucije sisara, oni predstavljaju krajnje produkte ovog razvoja. Sa druge strane kod sisara mezozoika postoje i sasvim primitivne i jedinstvene osobine. Radi se o mozaičnim formama. Dakle, na početku evolucije sisara (mezozoik) javlja se veća raznovrsnost osnovnih tipova građe nego kasnije (u tercijaru je doduše pronađen veći broj familija, ali su one međusobno sličnije). U nastavku ćemo navesti pet upečatljivih primera:

Dinnetherium (familija Amphilestidae) iz donje jure poseduje sa jedne strane zube sa uzdužnim izraštajima slično morganucodontidama. Površine habanja na kutnjacima ukazuju međutim na to, da je za vreme žvakanja dolazilo do pomeranja donje vilice prema unutra kombinovano sa rotacionim pokretom. Ovi pokreti su prisutni kod visoko razvijenih sisara, kao što su preživari. Na donjoj vilici se pored pseudoangularnog produžetka (izraštaja) nalazi koštano ispupčenje u angularnom regionu, u nastavku mišića masetera (mišić za žvakanje, komentar prevodioca), sa sličnim položajem i funkcijom kao kod modernih sisara. Kod *Dinnetherium* dakle postoji karakteristika modernih sisara, pri-

sutna u ranoj fazi pretpostavljene evolucije sisara.

Simpsonodon je rod iz familije Docodontidae iz srednje jure. *Simpsonodon* poseduje kutnjake koji se u potpunosti mogu porediti sa molarima modernih theria, sa jednom važnom razlikom: dodatak (talonid) na donjim molarima nije smešten pozadi, već napred.

Sinoconodon (familija Sinoconodontidae, → slika 13.22, 13.24), jedan drugi sisar iz donje jure, poseduje s jedne strane napredne osobine slične sisarima sa veoma razvijenim squamoso-dentalnim zglobovom: Condylus dentale je veliki i kuglast, a naspramna zglobna čašica je duboko urezana u squamosum. Dentale je veliki i robusan, a akcesorne kosti donje vilice manje nego kod drugih ranih sisara. Sa druge strane *Sinoconodon* poseduje veoma primitivne osobine uporedive sa samo umereno razvijenim Cynodontom *Thrinaxodon* (familija Thrinaxodontidae). Tako kutnjaci nisu diferencirani u premolarne i molarne. Zubi tokom zatvaranja vilice verovatno nisu dolazili u kontakt. Zamena zuba je tekla na način kao kod Cynodontnih životinja.

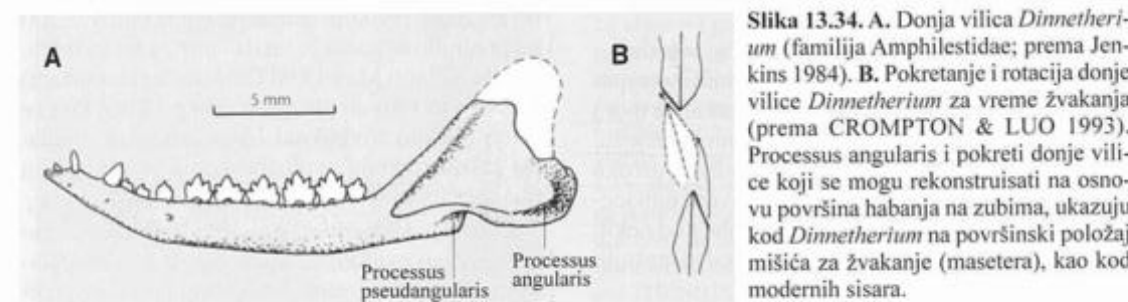
Sa druge strane u stenama krede otkriven je fosil krokodila sa neobično naprednim zubima. U normalnom slučaju krokodil ima relativno jednake konusne zube. Ovaj jedinstven fosilni krokodil ima, međutim, kompleksne zube slične zubima sisara.

Haramiyidae (→ slika 13.22, 13.24) su veoma rana grupa sisara (gornji trijas – srednja jura) koja ima izražene mozaične osobine. Velike postdentalne kosti donje vilice smatraju se primitivnom osobinom. Zubi Haramiyida su, međutim, visoko specijalizovani. Pokretima zatvaranja vilice postiže se efekat bušenja i lomljenja, koji se sasvim razlikuje od mehanizma sečenja ili mlevenja što čine vilice drugih ranih sisara.

Gobiconodon kao peti primer je poslednji član familije Amphilestidae iz donje krede. Ovaj sisar je interesantan zbog neobične osobine: *Gobiconodon* ima zube, koji su po strukturi i funkciji molarni, ali su se zamenjivali.

Vremenski problem

Prilikom pokušaja, da se sisari na prihvatljiv na-



Slika 13.34. A. Donja vilica *Dinnetherium* (familija Amphilestidae; prema Jenkins 1984). B. Pokretanje i rotacija donje vilice *Dinnetherium* za vreme žvakanja (prema CROMPTON & LUO 1993). Processus angularis i pokreti donje vilice koji se mogu rekonstruisati na osnovu površina habanja na zubima, ukazuju kod *Dinnetherium* na površinski položaj mišića za žvakanje (masetera), kao kod modernih sisara.

čin izvedu iz gmizavaca sličnih sisarima, postoji o-sim navedenih velikih morfoloških problema i vremenski problem.

Sada se najčešće obe familije Cynodontata: Tritylodontidae i Thrinacodontidae označavaju kao najbliži srodnici (sestrinski taksoni) sisarima. Tritylodontidae su stratigrafski nešto starije nego Tritylodontidae. Za sada najstariji poznati sisar *Adeleobasileus* (pronađen lobanjski svod), nađen je, međutim, u slojevima, koji su prema usvojenim geološkim proračunima vremena otprilike 10 miliona godina stariji od onih, iz kojih potiču najstariji fosili Thrinacodontidae (→ slika 13.22). Postoji nada da će se ovaj vremenski problem rešiti nalazima fosila Tritylodontida i Thrinacodontida iz starijih slojeva, što naravno nije isključeno u budućnosti.

13.6.4. Zaključci

1. Glavni paleontološki argument za prelaz iz gmizavaca u sisare je činjenica, da od primitivnih preko naprednih sisarolikih gmizavaca do ranih sisara moguće je rekonstruisati niz oblika, koji sa mladom geološkom starosti pokazuju i veću sličnost sisarima.

2. Pri tome struktura donje vilice služi kao školski primer dokazivanja evolucije putem fosilnih nalaza. Donje vilice Cynodontnih životinja i nekih ranih sisara pokazuju u vremenskom redosledu trend povećanja dentalne kosti i redukciju nedentalnih kostiju donje vilice, pri čemu kontakt između dentalne i manjih postdentalnih kostiju postaje slabiji. Quadratum koji učestvuje kao kost lobanje u formiranju zglobova sa donjom vilicom (artikulare) u ovom nizu se takođe povećava i tako se smanjuje čvrstina veze sa lobanjom. U daljoj evoluciji trebalo bi da je »primarni« zglob vilice gmizavaca zamenjen »sekundarnim« zglobom vilice sisara između squamosum (lobanja) i dentale (donja vilica). Sa oslobađanjem funkcije zglobova vilice, Quadratum i artikulare treba da su transformisani u zglob čelika i nakovnja u srednjem uhu sisara. Istovremeno treba da se angulare iz donje vilice premestio u lobanju, da bi tamo formirao koštanu kapsulu uha (timpanična kost).

3. Rani sisari, koji pored reptilskog poseduju i drugi zglob sličan sisarima, odgovaraju konceptu evolucije. Međutim, ovakav vilični aparat ne mora da se nužno tumači u evolucionističkom kontekstu, već može imati jednostavno funkcionalne uzroke bez filogenetskog značaja. U prilog ovom tumačenju svedoči prisustvo dva vilična zglobova kod nekih naprednih sisarolikih gmizavaca i kod današnjih ptica i rovećice.

4. Za hipotetički komplikovani proces transformacije quadratuma, artikulare i angulare u kosti srednjeg uha sisara, nema fosilne dokumentacije. Bitni koraci evolucije srednjeg uha sisara paleontološki nisu dokazani i u njima se samo veruje.

5. Rani sisari i njihovi pretpostavljeni preci poseduju mnoge sličnosti. Prilikom poređenja ukupne morfologije pokazuju se, međutim, i velike morfološke razlike. Tako Cynodonti iz familija Thrinacodontidae i Tritylodontidae, koji se najčešće smatraju najbližim srodnicima ranih sisara, po građi lobanje slični su sisarima, ali njihovi zubi nemaju nikakve sličnosti sa zubima ranih sisara.

6. Uz ove morfološke probleme, u modelu evolucije postoji i vremenski problem. Za sada se najstariji nalazi Thrinacodontida i Tritylodontida geološki smatraju mlađima nego što je to za sada najstariji poznati sisar.

Detaljno posmatranje pokazuje, da u fosilnom zapisu nedostaju prihvatljivi prelazni oblici prilikom evolutivnog prelaza iz gmizavaca u sisare. I u pretpostavljenoj kasnijoj evoluciji sisara između mnogobrojnih redova sisara ne mogu se izvesti jednoznačni istorijsko-srodnički odnosi.

13.7. Evolucija konja

Među sisarima, o konjima kao naročito pominjanoj grupi u kontekstu evolucije, treba reći nešto više. Tok evolucije kopitara (*Perissodactyla*) smatra se najbolje fosilno dokumentovanim među svim sisarima i kičmenjacima. U udžbenicima se predstavlja kao školski primer evolucije. U kopitare su svrstani konji, tapiri i nosorozi kao i drugi, samo fosilno poznati oblici.

»Osvit konja«

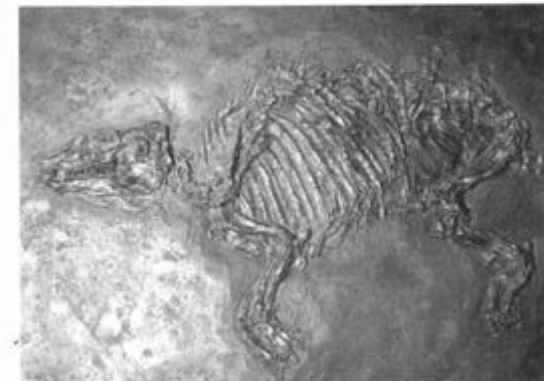
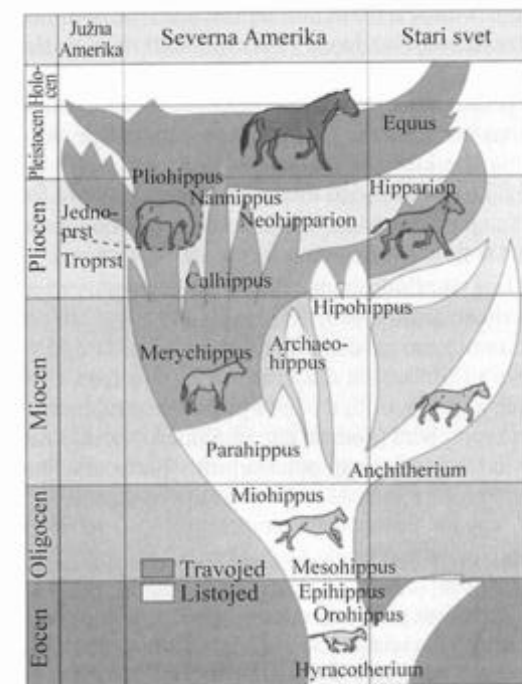
Evolucionisti smatraju da su se svi kopitari razvili iz jednog zajedničkog pretka (sličnog *Tetracladon* iz paleocena). Međutim, između ovog oblika i najstarijih kopitara (*Hyracotherium*) nisu pronađene prelazne forme. Fosili *Hyracotherium* otkriveni su u Evropi i u USA, i nazvani su »Eohippus« (»Osvit konja«). Ova životinja smatra se prvim sigurnim pretkom današnjih konja (slika 13.35) i na prednjim nogama je imala četiri, a na zadnjim, tri prsta. U jami Mesel kod Darmštata (Darmstadt) pronađen je *Propaleotherium* (slika 13.36) koji se smatra bliskim srodnikom *Hyracotherium*. (Sadašnja rekonstrukcija evolucije konja je u glavnim crtama prikazana na slici 13.37)

Ali da li je *Hyracotherium* zaista bio prakonj? Paleontolozi su ovaj fosil najpre doveli u vezu sa tapinom, nosorozima, glodarima, damanima (*Hyraco-*



Slika 13.35. Takozvani »prakonj« *Hyracotherium*. Ove životinje smatraju se prvim sigurnim precima konja. (Državni prirodjački muzej Karlsruhe)

idea) i prema habitusu, sa patuljastom dujker antilopom, ali ne i sa konjima. Prema zvaničnom evolucionističkom mišljenju, od najstarijih *Hyracotherium* vrsta potiču ne samo konji, već i tapiri i nosorozi kao i drugi izumrli kopitari. Dakle nije jasno zašto se *Hyracotherium* označava kao pra»konj« a ne i kao pra»tapir« ili pra»nosorog«. Zapravo, poznati bečki specijalista za evoluciju sisara, Erich Thenius (Erich THENIUS), piše da *Hyracotherium*ima nedostaju tipične osobine Equidae (konja). Najznačajniji savremeni istraživač evolucije konja, Simpson (G.G. SIMPSON), tvrdi da je *Hyracotherium*

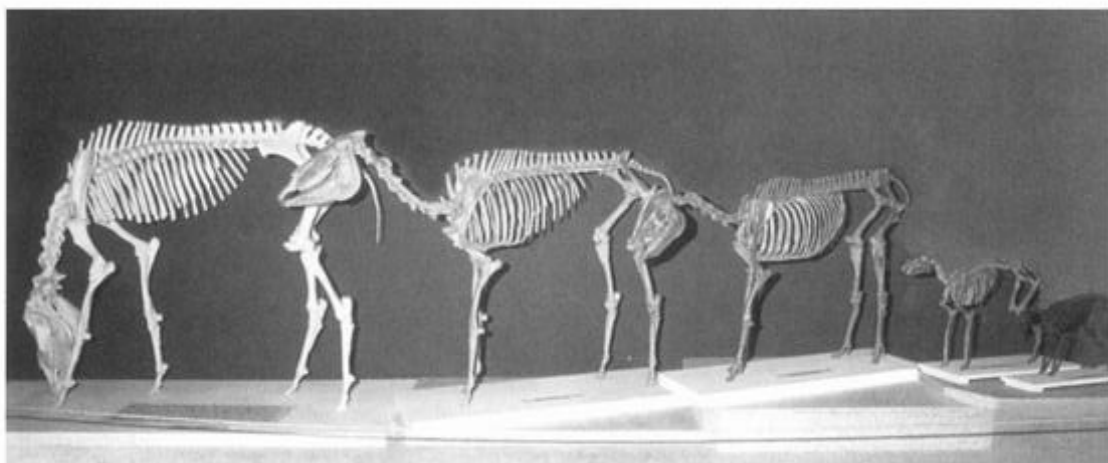


Slika 13.36. »Prakonj« *Propaleotherium* iz eocena, iskopan u jami Mesel kod Darmštata (Darmstadt). Smatra se, da nije direktan predak konja, ali da je blizak »prakonju« *Hyracotherium*. Visina ramena otprilike 30 cm. (Državni prirodjački muzej Karlsruhe)

više sličan damanima, koji takođe na prednjim nogama imaju četiri, a na zadnjim tri prsta, nego modernom konju.

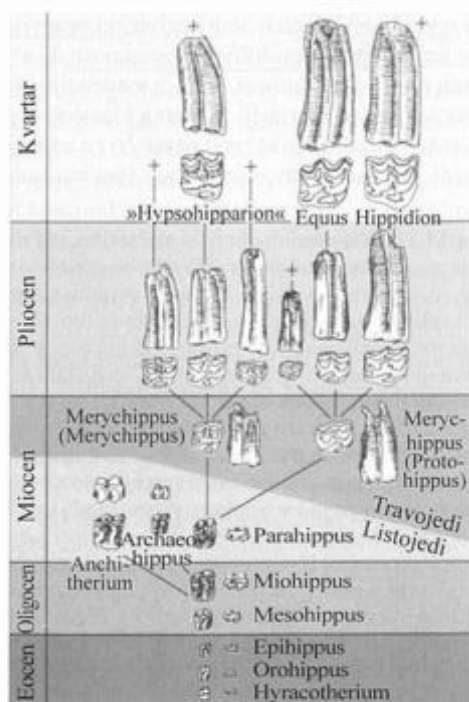
Zašto se onda *Hyracotherium* svrstava u familiju (!) konja (*Equidae*) (BENTON 1993, s. 766), a daman (*Hyrax*) u sasvim drugi, zaseban red? Očigledno su priikom klasifikacije u igri bile prethodno sastavljene hipoteze i pretkoncepcije. Naziv »prakonj« se ne zasniva na anatomiji fosila, već na pretpostavljenim, a nedokazanim istorijskim relacijama. Radi se o tipičnom sugestivnom nazivu, na osnovu koga se formira privid evolutivne povezanosti. U ovom pravcu može da se tumači i ranija tendencija nekih paleontologa, da se stariji (i prema klasičnom pravilu sistematike, time važeći) naziv *Hyracotherium* zameni za mladi naziv »Eohippus« (što bi se otpr-

Slika 13.37. Klasično evolutivno stablo konja. Prihvaćen je evolutivni trend povećanja telesne mase i visine, od *Hyracotheriuma* veličine lisice, do evolutivnih potomaka veličine današnjeg konja. Paralelno s tim, treba da se odvijala redukcija broja prstiju. Zaključeno je da su »Prakonji« na osnovu građe zuba (zubi sa niskim krunicama) bili listojedi, a da su tokom evolucije razvili visoke krunice i postali travojedi. Postoje pokušaji da se, odgovarajuće promene u načinu kretanja na mekom šumskom tlu (*Hyracotherium*) i tvrdom stepskom tlu (današnji konji) kao i promene u načinu ishrane u skladu sa promenom životnog prostora, dovedu u vezu sa pritiskom selekcije. Paleontolozi iz prirodjačkog muzeja Senckenberg u Frankfurtu mogli su na osnovu fosilnog sadržaja želuca jednog »prakonja« iz jame Messel (*Propaleotherium*) dokazati, da je ova životinja – kao što se to moglo pretpostaviti na osnovu građe zuba – stvarno jela lišće. (Prema THENIUS 1981)



Slika 13.38. Neki predstavnici reda konja: sa desna: *Hyracotherium*, *Mesohippus*, *Merychippus*, *Pliohippus*, Grejvova-zebra (*Equus grevyi*). (Državni prirodjački muzej Karlsruhe)

like moglo prevesti sa »osvit konja«, da se »ne-stručni čitalac ne dovede u zabludu imenom *Hyracotherium*, koje ukazuje na damane ili hirak-se«. (DAVIES 1937, s. 54, iz NILSSON 1954, s. 548). SIMPSON se izgovorio time što je naglasio, kako je »nesrećno« odabrano ime *Hyracotherium*. Na ovom mestu zalazimo detaljno u istorijat, da bi smo naznačili, kako prethodno usvojene pretkoncepcije ponekad mogu uticati na biološko taksonomsko razmišljanje protivno očiglednim činjenicama.



Cik-cak-evolucija?

Na početku istraživanja, evolucija konja je izgledala još jasnija i pravolinijska, ali sa umnožavanjem fosilnih nalaza položaj je postajao sve komplikovaniji, iz evolutivnog stabla je nastao »grm« sa mnogobrojnim ograncima i izumrlim linijama. Morala su biti prihvaćena složena kretanja pretpostavljenih predaka konja između Amerike i Evrope kao i periodi izumiranja. Uz to se moralo pretpostaviti, da se pojedine osobine (veličina, zubi, prsti), nisu uvek razvijale u istom smeru, sledeći istu tendenciju evolucije i da je u različitim ograncima nekoliko puta nezavisno dolazilo do evolucije istih morfoloških osobina. Tako je pronađen *Neohipparion*, oblik sa tri prsta, sa zubima karakterističnim za travojeda, zajedno sa *Pliohippus* (sa jednim prstom, takođe sa zubima karakterističnim za travojeda, uporedi sliku 13.37) – kako je to međutim moguće, ako je forma sa jednim prstom imala veliku selektivnu prednost u stepu u odnosu na forme sa tri prsta?

Ima takođe osobina, koje se ne uklapaju u pretpostavljenu šemu evolucije: U skladu sa ovom činjenicom možemo navesti broj rebra, koji kod različitih vrsta varira bez pravila između 15 i 19 rebra. (Moguće je prigovoriti, da čak i prilikom uzgajanja konja broj rebra (doduše u manjoj meri) varira i zato ne može imati snagu dokaza protiv pretpostavljene

Slika 13.39. Evolucija zuba kod konja prema klasičnoj evolutivnoj predstavi. Oštra granica između zuba listojeda (zubi sa niskim krunicama (do *Parahippus*)) i zuba sa visokim krunicama travojeda (od *Merychippus* i dalje) veoma je jasna. (Prema THENIUS 1979)

Tabela 13.4. Potrebna promena kompleksa osobina u pretpostavljenoj evoluciji konja. Osobine navedene pod tačkom 6 i 7 ne mogu se dokazati na osnovu fosilnog zapisa.

1. Nastanak novog tipa nabora zubne gledi karakterističan za travojede.
2. Zamena zuba listojeda sa niskim krunicama, zubima travojeda sa visokim krunicama.
3. Formiranje mehanizma, koji u toku celog života u istoj meri podiže zube iz vilice u kojoj se istroše jedenjem trave.
4. Nastanak sasvim nove supstance zuba, zubnog cementa.
5. Postepena redukcija broja prstiju sa paralelnom promenom konstrukcije stopala od stopala koje je prilagođeno šumskom tlu do onog koje je prilagođeno tvrdom stepskom tlu.
6. Podešavanje sistema za varenje ishrani travom.
7. Nastanak novih obrazaca ponašanja.

evolucije. Međutim, ipak se činjenica o znatnom variraju broja rebra mora uzeti u obzir, jer ukazuje na nepodudarnosti evolutivnih trendova. Takvi nalazi su podstakli autore, da govore o »cik-cak« evoluciji, a bilo je i pokušaja da se red konja uzme kao dokaz u prilog »reverzibilnosti« evolucije.

Nedostatak prelaznih formi

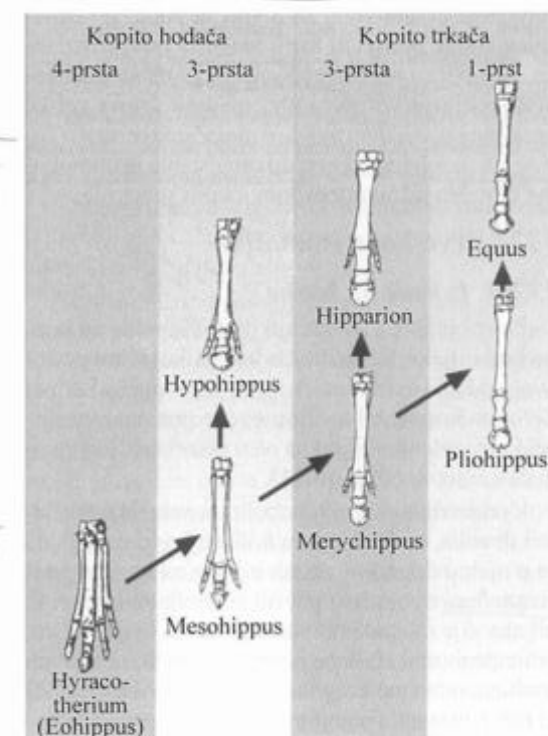
Prelazi između stanica na pretpostavljenom putu evolucije konja nisu kontinualni (bez praznina, prekida), već se zapažaju evolutivni skokovi. Zapravo ne postoji kontinuirani evolutivni trend povećanja veličine tela, jer su *Orohippus*, *Archaeohippus* i *Nannippus* bili manji od njihovih pretpostavljenih predaka. Od svih oblika »Eohippusa« najstariji oblik je bio i najveći (visina ramena oko 30 cm). Sledeći rod, *Mesohippus*, je skokovito porastao do 60 cm visine ramena, a međuforme su nepoznate. Nema glatkog prelaza od *Miohippusa* u *Merychippus* (listojedi u travojedi), i ako se *Parahippus* ponekad navodi kao prelazna forma (slika 13.37). Ova životinja je, međutim, posedovala tipično zubalo listojeda i građu stopala prilagođenih uslovima šumskog tla. Tipično zubalo travojeda *Merychippus* pojavljuje se bez bilo kakvog prelaza. Visina zubnih krunica takođe nije sledila postepenu evoluciju, već su i ovde prisutni skokovi (na primer od *Merychippus* do *Pliohippus*), a prema teoriji evolucije sigurno su postojali mnogobrojni postepeni prelazi (slika 13.39). Osim toga javljaju se evolutivni skokovi u »redukciji« broja prstiju (slika 13.40): od *Hyracotherium* do *Mesohippus* iznenađujuće nestaje četvrti prst prednjeg stopala – razlozi za ovo nisu poznati. Od *Merychippus* do pravog konja sa jednim prstom *Pliohippus*, dešava se redukcija broja prstiju »veoma brzo« (SIMPSON 1977, s. 199), drugim rečima, diskontinuirano, bez pravih međublika. Kada je u pitanju evolucija nogu i sto-

pala, Simpson zaključuje (1977, s. 203), da ovaj razvoj »ne može biti smatran opštim trendom od *Eohippus* do *Equus*«, već je naprotiv niz »oštro razgraničenih stadijuma«.

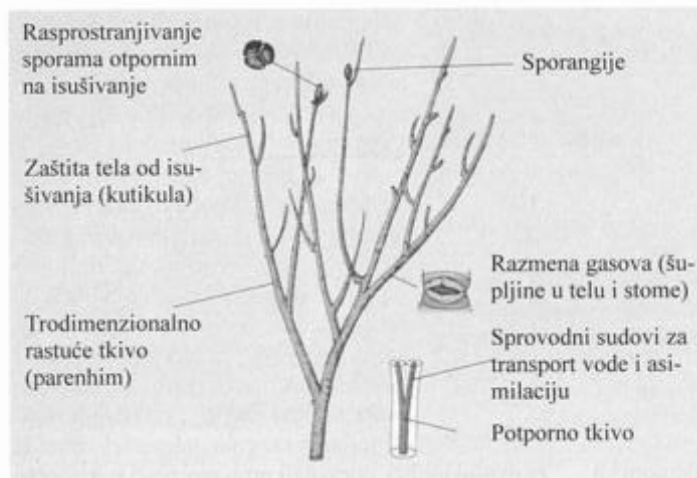
Sve u svemu Ripel (RIEPEL) (1983, s. 74) zaključuje, da se »samo početni stadijumi (*Hyracotherium* do *Mesohippus* u Severnoj Americi) mogu prikazati kao donekle (istaknuto od strane autora) kontinuirani razvoj. Kasniji razvoj konja morao se razdvojiti u veliki broj nezavisnih evolutivnih linija, sa povremeno reverzibilnim tendencijama razvoja, tako nazvanim da

bi evolucionisti opravdali protivrečnosti u fosilnom zapisu«.

U tabeli 13.4. navedeno je 7 kompleksa osobina koje bi morale biti promenjene u slučaju evolucije konja od listojeda koji su nastanjivali šume do travojeda koji nastanjuju stepe. Paleontološki nalazi ne pružaju dovoljnu argumentaciju ni za prvih pet tačaka,



Slika 13.40. Evolucija kopita (prednje kopito) konja prema klasičnoj evolucionističkoj priči. Svaki vertikalni stubac predstavlja jedan određeni mehanički tip kopita. Nedostaju kontinuirani prelazni stadijumi između pojedinih tipova (Prema SIMPSON, 1977).



Slika 13.41. Neke osobine koje su prisutne kod kopnenih biljaka devona, a koje su potrebne za život na kopnu.

i s obzirom na činjenicu, da se ovde radi o »školskom primeru evolucije« ovaj rezultat je indikativan.

Uprkos svim navedenim prigovorima protiv predstavljanja evolutivnog niza koji bi vodio do današnjeg konja, otkriveni fosili mogu se predstaviti tako, ako polazimo od pretkonceptije da se evolucija dogodila. Evolutivni niz, međutim, ima velike praznine i nije jedino moguće tumačenje ostataka koji su iskopani. Izgled evolutivnog stabla je umnogome određen samom teorijom u koju se veruje.

13.8. Prve kopnene biljke

13.8.1. Iz vode na kopno

Paleobotaničari smatraju prelaz iz vode na kopno kod biljaka podjednako komplikovanim poduhvatom kao i evolutivni izlazak životinja na kopno. Život na kopnu zahteva mnogobrojne nove osobine, koje vodenim biljkama nisu potrebne ili su u vodi čak i štetne (slika 13.41).

Uprkos mnogobrojnim fosilnim nalazima iz silura i devona, iz vremena za koje se pretpostavlja da se u njemu dogodio izlazak biljaka na kopno, pretpostavljeni evolutivni put od vodenih do kopnenih biljaka nije moguće rekonstruisati. Za ovako nešto, pronađeni ostaci biljaka poseduju previše neobičnih osobina, odnosno kombinacija osobina. I hipotetički način nastanka pojedinih osobina kopnenih biljaka, osobina koje su prikazane na slici 13.41, nedovoljno je potvrđen fosilima. Tako su na primer nepoznate fosilne prelazne forme u nastanku stoma (otvora na telu biljke koji se kontrolisano mogu otvarati i zatvarati u zavisnosti od uslova i potreba biljke, komentar prevodioca). Pokušaji da se ovaj

prelaz teorijski rekonstruiše, usmereni su pre svega na podatke iz uporedne botanike današnjih vrsta. Za polaznu grupu, koja je dovela do prvih kopnenih biljaka uzimaju se alge iz grupe Charophyta. Ali i tu među evolucionistima postoje različita mišljenja. Sporan je i redosled nastanka tipičnih osobina kopnenih biljaka. Način postanka heteromorfne smene generacija (smena različito oblikovanih spora kod iste vrste, odnosno smena morfološki različitih generacija koje formiraju polne ćelije) je takođe sporan.

13.8.2. Kopnene biljke silura i donjeg devona

Nesumnjivo kopnene biljke sudovnjače, ne računajući nalaze fosilizovanih spora za koje se ne zna sa kakve biljke potiču, prisutne su u fosilnom zapisu od srednjeg silura (uporedi: tabela 12.1). Kopnene biljke iz gornjeg silura i donjeg devona su rasprostranjene na više kontinenata, delimično čak širom sveta. Radi se o zeljastim, niskim biljkama bez korena sa sporama i jednostavnim sprovodnim snopom (protostele ili aktinostele: slika 13.42). Najčešće su bez lišća i zato su nazvane »Psilophyta« (»gole biljke«): danas se obično dele u više grupa (Rhyniophyta, Zosterophyllophyta, Trimerophyta). Sporangije su poredane pojedinačno na krajevima mladica, grupisane na krajnjim slobodnim ograncima, ili u klasju (sl. 13.43). Ogranci su najčešće viljuškasti, a biljke rede imaju izrazitu glavnu osu simetrije tela.

Osim »Psilophyta« u donjem devonu se javljaju i zeljaste biljke sa lišćem, koje upadljivo liče na današnje prečice (Lycopside). Sporangije se ovde po pravilu nalaze na mikrofilima (listićima) ili u pazuhu lista (slika 13.42). Osim toga nađeni su ostaci biljaka, čije taksonomsko određivanje predstavlja teškoću odnosno za sada nije moguće (na primer kod Barinophytales).

13.8.3. Kopnene biljke srednjeg i gornjeg devona

U srednjem devonu jasno se povećava raznolikost i kompleksnost fosilnih ostataka biljaka (slika 13.44. i 13.45. to ilustruju). Dok najveći broj »Psilophyta« izumire, javljaju se mnogobrojni novi oblici, zajedno sa i dalje prisutnim zeljastim prečicama. Njihovo taksonomsko određivanje je najčešće teško. Teorija evolucije ih interpretira kao pretke paprati, rastavića i golosemenica (četinara).



Slika 13.42. U donjem devonu bilo je biljaka sličnih prečicama, koje veoma liče na neke današnje forme, na primer *Asteroxylon* (sredina), koji je kao sprovodni snop posedovao zvezdastu aktinostelu (gore) i *Baragwanathia* (dole). (Prema STEWART & ROTHWELL 1993)

Nasuprot biljkama iz donjeg devona, grananje, sporangije, sprovodni snopovi i ostala anatomija su kompleksniji. Biljke su delimično drvenaste, a od gornjeg devona nalazimo drveće visoko do 30 m (Archaeopteridales, slika 13.45.B), čija građa veoma liči na današnje golosemenice. Ovo drveće se, međutim, ne razmnožava semenom, već sporama kao i paprati. Zato se svrstava u zasebnu grupu, progolosemenica. Listasti organi se ne formiraju, ali su neki sistemi grananja jasno uređeni u jednoj ravni. U podeli osobina različitih grupa biljaka postoje velike varijacije u kombinacijama tih osobina. Zato je teško sastaviti tačnu listu osobina kojih bez izuzetka ima u nekoj određenoj grupi. Sistematika ovih biljaka je ekstremno nestabilna i teško je izvesti moguću rekonstrukciju pretpostavljene evolucije.

Poreklo karbonskih grupa biljaka (rastavići, prečice, golosemenice, semenske paprati i druge) je zbog izrazite protivrečnosti osobina sporno ili je sasvim nepoznato.

13.8.4. Argumenti za evolucionističko tumačenje stratigrafskog redosleda pojavljivanja devonskih biljaka

Grada i stratigrafski redosled pojavljivanja kopnenih biljaka silura i devona dozvoljavaju evolucionističko tumačenje. Kao važni argumenti mogu se navesti:

- Najjednostavnije građene kopnene biljke su tendenciozno istovremeno stratigrafski najdonje (na primer *Cooksonia* iz grupe Rhyniophyta: uporedi sl. 13.43).

Postoje međutim i sporni izuzeci (vidi dole).

- Mnoge osobine javljaju se vremenski stepenasto poredane: zeljaste biljke pojavljuju se pre drvenastih biljaka; kompleksnost biljaka se grubo gledano povećava sa stratigrafskom visinom (uporedi: slika 13.42-45).

- Neke vrste mogu se tumačiti kao prelazni oblici. Na primer, ima različitih biljaka koje imaju proste listove.

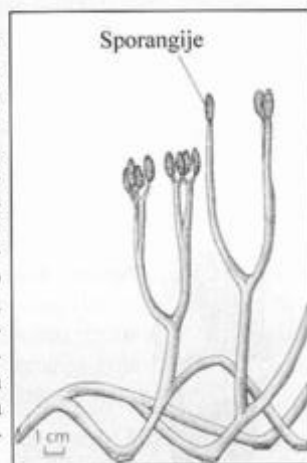
Telomska teorija

U vezi sa ovim mora se pomenuti uticajna telomska teorija. Ova teorija koju je postavio Cimerman (ZIMMERMANN; 1930) pretenduje da objasni raznovrsnost oblika kopnenih biljaka polazeći od jednostavnih oblika, pomoću nekoliko relativno jednostavnih »elementarnih procesa«. U pitanju su procesi pregrađivanja, srastanja, kržljanja i redukcije (uporedi: slika 13.46). Srastanje može biti u jednoj ravni ili trodimenzionalno.

Bez sumnje morfologija mnogih biljaka ili morfologija pojedinih biljnih organa, odgovara pretpostavkama telomske teorije. Međutim, na mnogim konkretnim primerima, telomska teorija ne nudi objašnjenje za pretpostavljeni evolutivni niz. Ne postoje objašnjenja koja bi bila opšte važeća, tako da ne može biti reči o »teoriji«. Tako veoma rano javljanje sporangija sa stabilnikom kod Zosterophyllophyta (slika 13.43) nije u skladu sa telomskom teorijom, po kojoj bi ovakvo stanje bilo objašnjeno redukcijom teloma, što bi bilo izvedeno, a ne primarno stanje. Rano javljanje mikrolistića (sa sprovodnim sudovima) kod Lycopside (uporedi: slika 13.42) svedoči protiv njihovog nastanka redukcijom sistema grana. Nisu poznati oblici iz kojih bi se mogle izvesti sporangije rastavića. Dugo je smatrano da bi Hyeniales, (uporedi: slika 13.44) koje imaju zakržljale nosioce sporangija, mogle biti preci rastavića, ali su kasnija istraživanja pokazala da nisu u bližem srodstvu sa rastavićima. Remi (REMY; 1986, s. 1) je ustanovio, da se raznovrsnost oblika

Rhynia major – biljka prakopna

Vekovima je *Rhynia major* važila kao »biljka prakopna«, pa se još i danas prikazuje u mnogim udžbenicima kao takva (slika levo). Ipak, više od jedne decenije je poznato da ovoj vrsti nedostaje važno obeležje kopnenih biljaka – sudovnjača, naime sprovodno tkivo od tipičnih traheida. Umesto toga, ona ima jedinstveno sprovodno tkivo, koje se pre može uporediti sa onim kod mahovine. Osim toga, mora da se izmeni i rekonstrukcija (slika desno). *Rhynia major* je zbog toga trebalo da se smesti u novu vrstu *Aglaophyton*. Na osnovu građe i položaja sporangija, kao i na osnovu načina grananja, dobro se uklapa u *Aglaophyton* svakako u devonsku »golu paprat« (Psilophyte, kao npr. *Cooksonia*, slika 13.43). Radi se o tipičnom mozaičkom obliku, koji se, ipak, ne može vrednovati kao evolucionni prelazni oblik, pošto čitav niz vrsta sa pravim traheidama nastupa ranije od *Aglaophytona*. *Aglaophyton* može, doduše, da se postavi između mahovina i biljaka sudovnjača; ipak je evoluciono-teorijski verovatnije, na osnovu bezbrojnih obeležja, da mahovina i biljke sudovnjače pripadaju različitim evolucionim linijama.



i tipova biljnih organa, koji se pojavljuju već u donjem devonu, retko može objasniti na zadovoljavajućim način telomskom teorijom.

13.8.5. Problemi evolucionističkog tumačenja

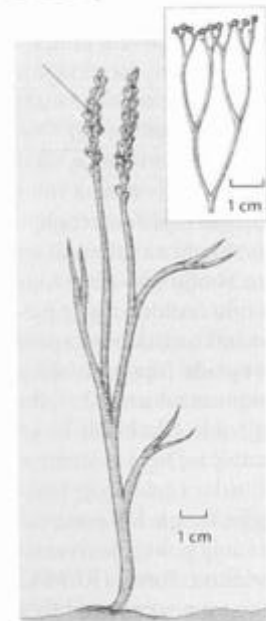
Nasuprot nekim paleobotaničkim podacima koji bi odgovarali teoriji evolucije, stoje ne manje brojni nalazi koje je teško tumačiti u tom smislu:

- Najveći broj velikih grupa biljaka javlja se previše isprekidano, da bi se mogle uklopiti u model kontinuirane evolucije.

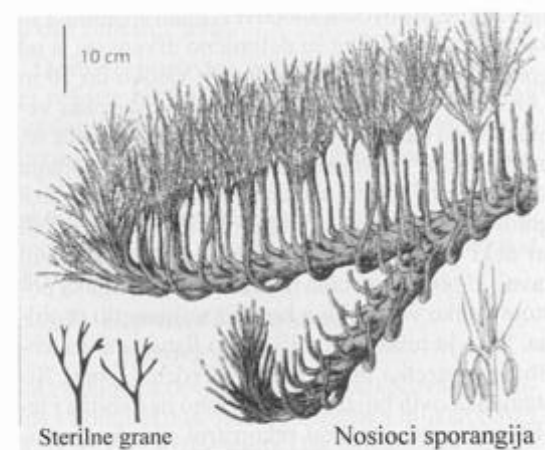
- Različite karakteristike koje se svrstavaju u evolutivni niz, u mnogim slučajevima se stratigrafski javljaju istovremeno ili u »pogrešno« geološko vreme (npr. pozicija sporangija, prisustvo mikrolis-
tova).

Drugačije rečeno: rodovi, koji bi se po svojim karakteristikama mogli tumačiti kao evolutivne prelazne forme, u vremenskim intervalima svog pojavljivanja najčešće ne odgovaraju ovoj poziciji. Jedan od mnogih primera je rod *Renalia* (slika 13.47). Ova biljka koja potiče iz donjeg devona objedinjuje osobine sve tri grupe Psilophyta (upoređi: slika 13.43). Sterilne grane su kao kod Trimerophyta, položaj sporangija je kao kod Rhyniophyta, a sporangije u obliku bubrega su poput onih kod Zosterophyllophyta. Međutim, da bi predstavljala evolutivni prelazni oblik, *Renalia* se stratigrafski (u geološkim slojevima) javlja prekasno.

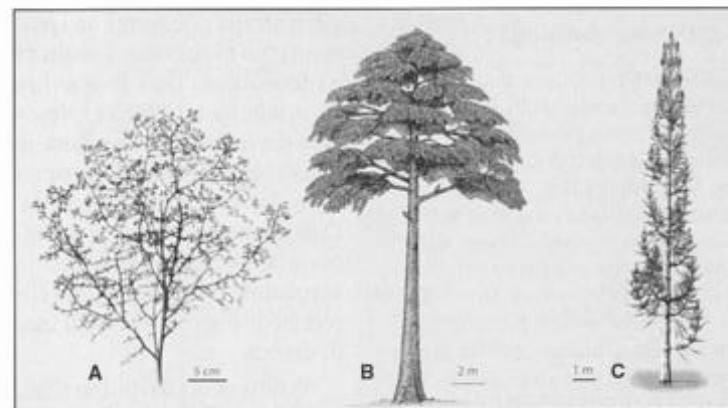
- Evolutivni rodoslovi se u najviše slučajeva mogu rekonstruisati, pod uslovom da budu prihvaćene



Slika 13.43. »Psilophyta« iz gornjeg silura i donjeg devona: *Rhyniophyta* *Cooksonia caledonica* (gore) i *Zosterophyllophyta* *Zosterophyllum rhenanum* (dole). (Prema STEWART & ROTHWELL 1993. i EDWARDS 1970)



Slika 13.44. Rod iz srednjeg devona *Hymenium* (Cladophyllales), ranije smatran pretkom rastavića; posle detaljnijeg upoznavanja strukture snopa sprovodnih sudova, ovo tumačenje je odbačeno. (Prema SCHWEITZER 1990 i STEWART & ROTHWELL 1993)



Slika 13.45. Neki predstavnici grupa biljaka srednjeg i gornjeg devona: A. B. Progymnosperme: A. *Aneurophyton*, B. *Archaeopteris*; C. *Pseudobornia* (spada u Sphenopsida = rastavići). (Prema SCHWEITZER 1990)

mnogobrojne konvergencije ili reverzije (povratak na prvobitne osobine). Primer koji se može tumačiti evolucionistički, opisan je u zasebnom tekstu na sledećoj strani, dok je pretke rastavića nemoguće odrediti. U zavisnosti od poređenja određenih osobina (anatomija sprovodnih sudova, morfologija grananja ili uređenost sporangija itd) zasniva se rekonstrukcija toka evolucije iz koga proizilaze različiti evolutivni nizovi koji se međusobno ne podudaraju. Evolutivni razvoj bilo koje osobine ne podudara se sa filogenetskim nizom, koji je rekonstruisan na osnovu poređenja neke druge osobine. Međutim, zanimljivo je istaći da se javlja previše međuforni, tako da su različiti tipovi biljaka povezani mrežasto, a ne linearno, tj. u liniji koja ih povezuje sa jednom, najbližom, predačkom grupom (upoređi: slika 13.47). Otežavajuća okolnost koja ide uz to je činjenica da moguće prelazne forme stratigrafski najčešće nemaju odgovarajući položaj.

U okviru modela osnovnog tipa (→ II.3.4) zamislivi su bilo koji mozaici osobina, jer model osnovnog tipa nije opterećen traženjem veze sa predačkim osnovnim tipovima, pošto je svaki tip izolovano stvoren, a nije nastao evolucijom.

- U okviru pojedinih sistematskih jedinica najčešće se ne može dokazati tendencija razvoja od jednostavnog ka složenom. Na primer, u okviru roda *Psilophyton* (Trimerophyta: slika 13.48) stratigrafski se u najstarijem sloju javlja najkompleksnija vrsta. Ovaj nalaz je u skladu sa modelom osnovnog tipa.

- Dokumentacija mikrofosila (nalazi spora) prednjači ispred makrofosila (listovi, itd), prema opšteprihvaćenom datiranju starosti, za više desetina miliona godina. To znači: dotične biljke su na kopnu

postojale milionima godina ranije, nego što su ostavile tragove makrofosila (na primer biljni izdanak sa sporangijama). Razlozi za to su nepoznati. U okviru koncepta o kratkom geološkom vremenu (→ VII.17.1) takvo rasprostranjenje spora u odnosu na delove biljaka je lakše objašnjivo.

13.8.6. Zaključci

Pretpostavljeno poreklo kopnenih biljaka od algi je potpuno obavijeno tamom. Fosili daju nedovoljno informacija. U gornjem siluru prvi put se pojavljuju nesumnjivo kopnene biljke sa provodnim sudovima. U toku devona zapaže-

no je jasno povećanje kompleksnosti formi koje su sačuvane u fosilnom zapisu.

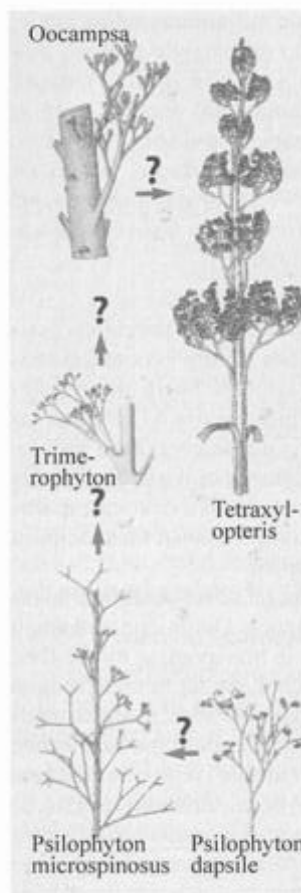
Rekonstrukcija evolucije se na detaljima pokazuje kao teška ili nemoguća. Delimično nedostaju međuoblici, a tamo gde ih ima mogu se tumačiti na različite načine. Mozaični karakter mnogih rodova i mnogobrojne konvergencije sprečavaju u mnogim slučajevima uređenje u evolutivne nizove bez protivrečnosti. Rodovi, familije i redovi su saglasno osobinama najčešće povezani mrežasto umesto linearno. U okviru taksonomskih grupa po pravilu se ne može utvrditi nijedan evolutivni trend koji bi bio u skladu sa stratigrafijom.

13.9. Karbonski Lepidodendron i Sigilarija (izumrle drvolike paprati)

Od ostalih fosilnih ostataka biljaka treba pomenuti još dve grupe, naime prečice i paprati, kojih ima mnogo uglavnom u karbonu, i skrivenosemenice cvetni-
ce (angiosperme, → VI.13.10).

Karbonske prečice i drvenaste paprati (karbonske papratnjače + sigilarije = Lepidophyta) su bile jedino karbonsko drveće. Uprkos lakoj građi dostizale su visinu do 40 metara, ali su posedovale retku krošnju (slika 13.49) i građom su podsećale na džinovske metle. Usko, najčešće kratko lišće (mikrophylla) uskoro je nestalo, dok su funkciju fotosinteze velikim delom vršila stabla (slično kaktusima, komentar prevodioca), koja su bila obložena svojevrsnim lisnim jastučićima (široke lisne osnove; slabe krune propuštale su dovoljno svetlosti da bi stablo moglo obavljati fotosintezu). Osnove listova služile su kao kolektor rose: voda je odvođena u tzv. ligulame jame.

Drvenasto i primarno provodno tkivo bilo je slabo razvijeno. Sekundarni floem za transport hranli-



Primer evolucije?

Predstavnici Trimerophyta sa bočnim grana-
njem i malim brojem uspravnih sporangija (*P.
microspinosum*; *Trimerophyton*) prema pretpo-
stavci evolucionista, treba da su se razvili u
Oocamps (*Aneurophytales*; iz kategorije pro-
glosemenice), a u daljoj evoluciji da se ova vr-
sta razvila u *Tetraxylopteris*. Osim *Trimerophy-
tona* (koji se javlja relativno rano) ovaj re-
dosled i stratigrafski odgovara pretpostavlje-
noj evoluciji. Kako je međutim anatomija *Oo-
camps* nepoznata, prelazni karakter ovog ro-
da nije potvrđen. Za teoriju evolucije je ne-
zgodno i to, što bi se proglosemenice *Aneuro-
phyton* koje imaju jednostavnije sporangije ne-
go *Oocamps* morale smatrati proizvodom re-
gresije ili paralelne evolucije. Obe varijante su
problematične: prva, što se *Aneurophyton* (sli-
ka 13.45) stratigrafski javlja prerano, da bi se
tip njegovih sporangija mogao objasniti evolu-
tivnim kržljanjem, druga varijanta, zbog obim-
nih konvergencija u okviru *Aneurophyta* koje
bi se u tom slučaju morale prihvatiti (→ V.9.1.2).
Zato se kod *Oocamps* može govoriti o prela-
znom karakteru samo u opisnom, a ne evoluci-
onističkom smislu; konkretno svrstavanje u
evolutivni niz pokazalo se kao vrlo teško. Tre-
ba imati u vidu da je pomenuti primer jedan od
onih koji se najlakše tumače teorijom evoluci-
je u smislu makroevolucije kopnenih biljaka u
devonu.

A I TA IM JE PRIČA
OČITO ŠUPLJA.

vih materija nije formiran i oči-
to nije bio ni potreban s obzirom
na fotosintezu koja je obavlja-
na svuda na telu biljke. Nasu-
prot drvenastom tkivu, kora je
bila neobično debela i zauzima-
la je do 99% prečnika stabla.
Ona je umesto drveta vršila pot-
pornu funkciju. Srednja kora je
verovatno još za života bila šu-
plja što je doprinosilo lakoj gra-
di drveta.

Veoma neobični bili su dugi,
prilično horizontalno pružajući
podzemni organi, **stigmarije**
(slika 13.50). Po svojoj anatomi-
ji ličili su na stablo, tako da
se o njima ne može govoriti kao
o korenu.

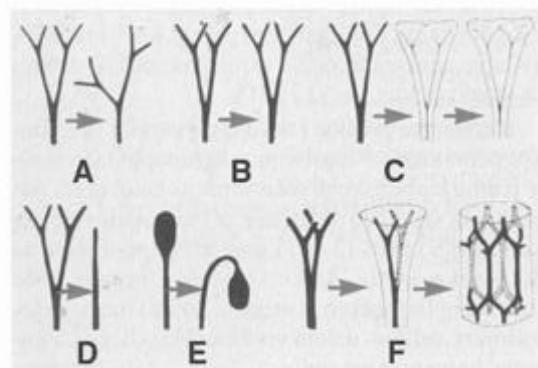
Nedostajale su im korenove
dlačice i korenova kapa. Ume-
sto toga stigmarije su bile poput
četki za boce sa privescima (tzv.
»appendices«), koji su takođe
bili šuplji, i formirali su 75% i
više biljne mase iz sistema
stigmarija.

Ove biljke su se razmnoža-
vale heterosporama, tvorevina-
ma koje su podsećale na seme:

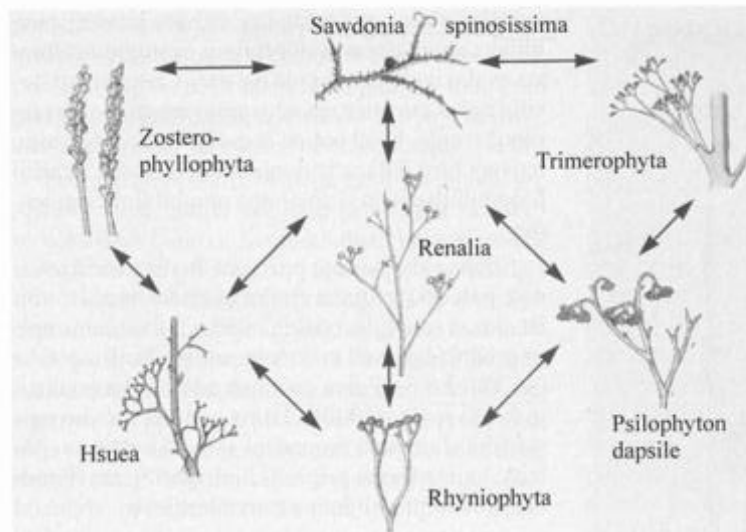
sporangije su bile spojene u celinu u karakteristič-
no građenim čepovima. Spojeni sporofil i sporan-
gija bili su često u obliku čamca i mogli su da plu-
taju po vodi (slično kokosovim orasima, komentar
prevodioca).

Opisane anatomske osobine, naročito građa stig-
marija, ukazuju na to, da su *Lepidofite* (*Lepido-
phyte*) živele u vodi. U prilog ovome naročito go-
vori građa nastavaka stigmarija (appendices), jer ta-
kvi nastavci ne bi bili potrebni da je drveće bilo usa-
đeno u više ili manje čvrstoj zemlji. Uz to postoje
indicije da su stigmarije isto kao i stabla bile spo-
sobne za fotosintezu, što bi bilo moguće samo pri-
likom života u vodi. Zato se pretpostavlja, da su kar-
bonske papratnjače i sigilarije zajedno sa drugim ra-
stinjem formirale plivajuće šume.

Karbonske paprati spadaju u najpoznatije i naj-
bolje proučene fosile biljaka. Zbog toga su na nji-
ma urađene obimne evolucionističke studije. Poka-
zalo se da su kompleksne forme prisutne u rano
pretpostavljenoj evoluciji, a da se iz njih mlade
forme moraju izvoditi nekom vrstom regresije ili



Slika 13.46. Prema telomskoj teoriji iz izdanaka *Psilo-
phyta* (A. telomi; uporedi: slika 13.43) nastali su listovi
i drugi biljni organi. Faze ovog razvoja treba da su: pri-
micanje teloma u jednu ravan (planacija, B) i njihovo
srasanje (C). Ostali hipotetički procesi su: redukcija (D),
kržljanje (E) i prostorno ili trodimenzionalno srasanje (F).
(Prema ZIMMERMANN)



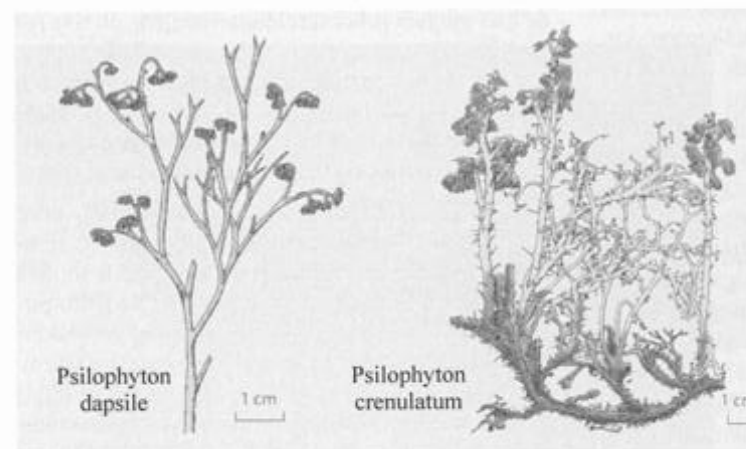
Slika 13.47. Mreža umesto evolutivnog niza. Osobine devonskih kopnenih
biljaka često su protivrečno raspoređene, tako da se evolutivni rodoslovi mo-
gu konstruisati samo prihvatanjem obimnih konvergencija. Pojedini rodovi
mogu se međusobno mrežasto povezati, jer je vrlo teško utvrditi u kakvim su
međusobnim relacijama. Pojedini rodovi pokazuju sledeće kombinacije oso-
bina (R = tipično za Rhyniophyta, Z = tipično za Zosterophyllophyta, T = ti-
pično za Trimerophyta):

Sawdonia spinosissima: jasno izražena glavna osa (T), bočni položaj sporan-
gija (Z):

Renalia: jasna glavna osa (T), sporangije na kraju (R), sporangije u obliku bu-
brega sa poprečnim procepom (Z):

Hsuea: Anatomija provodnih sudova (R), okruglasto-bubrežaste sporangije sa
poprečnim rasepom (Z):

Psilophyton dapsile: viljuškaste mladice (R), grupisane sporangije (T)
(Prema GENSEL 1976, ANDREWS et al. 1977, LI 1982, SCHWEITZER 1990,
STEWART & ROTHWELL 1993)



Slika 13.48. U okviru redova, odnosno klasa devonskih biljaka najčešće nije za-
paženo povećanje kompleksnosti: ovde na primeru Trimerophyta roda *Psilophyton*.
Relativno kompleksna vrsta *P. crenulatum* (desno) stratigrafski se javlja ranije od
»primitivne« *P. dapsile* (levo). (Prema ANDREWS et al. 1977 i DORAN 1980)

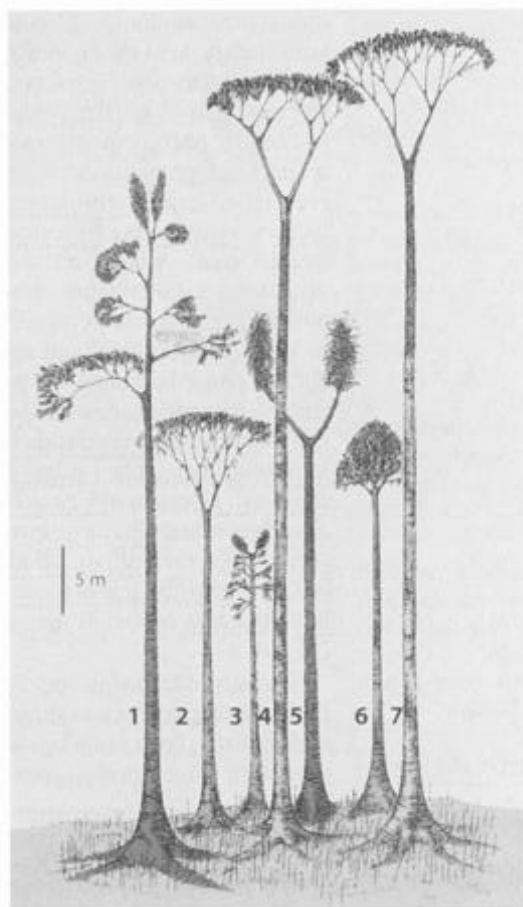
redukcione evolucije. U sva-
kom slučaju da bi evolucionisti
dali bilo kakav predlog nastan-
ka i razvoja ovih biljaka, mora-
ju obratiti pažnju na mnogo-
brojne konvergencije, redukcije
i reverzije, što je za teoriju evo-
lucije vrlo neprijatna činjenica.
Raznovrsnost oblika stvara uti-
sak, da su kao po principu kom-
binovanja lego-kockica, pojedini
kompleksi osobina, kod razli-
čitih grupa kombinovani na
najrazličitije načine, ne ostavljajući
mogućnost za rekonstrukciju
evolutivnog puta i relacija
srodnosti. Ovo je u okviru svih
do sada predloženih teorija evo-
lucije teško razumljivo, ali se
bez problema objašnjava mode-
lom stvaranja osnovnih tipova
(→ VII. 17).

Evolutivno izvođenje rodova
Lepidofita gornjeg karbona teško
je zbog malog broja fosila koji su
pronađeni u dubljim slojevima.

13.10. Nastanak angiospermi (skrivenosemenice)

O poreklu angiospermi (cve-
tnice), grupe koja je unutar bilj-
nog carstva najbogatija vrsta-
ma, mnogo je pisano. Pri tome,
pada u oči da se pretežni deo
ove literature bavi teorijskim
razmišljanjima, koja se velikim
delom zasnivaju na poređenju
danas živih formi. Manji deo
publikacija bavi se fosilnim
ostacima cvetnica. Razlog za
takav stav postoji u činjenici da
je fosilni zapis vrlo malo dopri-
neo rešavanju pitanja porekla
cvetnica.

Čarls Darwin je pitanje o po-
reklu cvetnica koje je potpuno
prekriveno tamom, nazvao »abo-
minable mystery« (odvratna za-
gonetka). Doduše, upravo tokom
poslednjih 20 godina otkriveni
su značajni fosilni nalazi, ali u
suštini nisu doprineli rešenju
»zagonetke«.



Slika 13.49. Metlasta grada karbonskih Lepidophyta (rekonstrukcije prema BATEMAN et al. 1992): 1. *Diaphorodendron scleroticum*, 2. *Lepidophloios hallii*, 3. *Anabathra pulcherrima*, 4. *Synchysidendron dicentrum*, 5. *Sigillaria approximata*, 6. *Diaphorodendron phillipsii*, 7. *Lepidodendron hickii*.

Novootkriveni fosili iz donje krede sa organima za razmnožavanje koji se jasno mogu pripisati skrivenosemenicama, u većini slučajeva ne odgovaraju očekivanim evolucionističkim pretpostavkama o izgledu primitivnih cvjetnica. Prema teorijskim pretpostavkama iz evolucionističkih knjiga, primitivne cvjetnice bile su male drvenaste biljke sa nepodeljenim listovima, peraste nervature. Imale su relativno velike cvetove, slične cvetovima magnolije, sa spiralnim rasporedom mnogobrojnih cvjetnih članaka. Čašice i krunice još nisu bile diferencirane.

Oplođni listići još nisu bili srasli u plodnik i svaki je nosio mnogobrojne semene zametke. Za razliku od takvih evolucionističkih predviđanja, fosilni nalazi otkrivaju široki spektar morfološke raznovr-

snosti cvjetnica, pri čemu čak najviše ima zeljastih biljaka sa sićušnim malobrojn timer cvetovima. Upravo ovako izgleda i dosada najstariji, neosporan, fosilni nalaz cvjetnice, sa očuvanim organima za razmnožavanje. Fosil potiče iz donje krede. Međutim, najveći broj nalaza iz donje krede pripada porodici Magnoliidae koja je smatrana prvobitnim cvjetnicama.

Slična slika nastaje prilikom analize fosilizovanog polenskog praha (mikroskopska zrnca), koji isto kao i spore devonskih biljaka u fosilnom zapisu prednjači ispred makroskopskih biljnih ostataka (→ VI.13.8.5). Polen cvjetnica od početka pokazuje široki spektar oblika. Istina je da su u ovim najstarijim slojevima pronađeni samo takvi tipovi polena, koji se mogu pripisati ili magnolijama ili monokotiledonim biljkama (monokotile).

Slika 13.51. prikazuje pojavljivanje različitih grupa semenskih biljaka u geološkim slojevima. Mnogobrojne grupe golosemenica dokazane su od vremena devona. Neke od njih su nakon toga izumrle, a druge se javljaju tek u kasnijim slojevima. Nasuprot golosemenicama, skrivenosemenice su veoma kasno fosilno dokumentovane, u mezozoiku. Isprekidane linije označavaju pretpostavljene, ali fosilima nikad potvrđene, evolutivne veze među različitim grupama.

Evolucija se ne može rekonstruisati na zadovoljavajući način, jer se u fosilnom zapisu angiosperme pojavljuju iznenada, u donjoj kredi, i tako ne postoje prelazne forme koje bi ih povezivale sa bilo kojom predačkom golosemenicom. Tokom vremena su, takoreći, sve glavne grupe golosemenica razmatrane kao mogući preci skrivenosemenica, ali ova razmišljanja ostala su na nivou hipoteza. Problem koji prati sve ovo je činjenica, da su golosemenice u kredi (pa i u dubljim slojevima) prilično specijalizovane. U skladu sa tim najveći broj teoretičara odbacuje izvođenje cvjetnica iz golosemenica krede.

Zato je sve češće prisutno pitanje, da li prve cvjetnice nisu nastale mnogo ranije nego što se to može zaključiti iz fosilnog izveštaja, dakle možda već u trijasi ili čak u devonu (→ VI.13.8)? Potpuno odsustvo cvjetnica u juri, trijasi i svim geološkim slojevima ispod njih, nesumnjivo predstavlja izazov za svaki model nastanka živih bića i zahteva objašnjenje. U slučaju pomenute ideje o ranom nastanku cvjetnica, postoje pomoćna objašnjenja. Tako se prema tezi koju je predložio Akselrod (AXELROD), smatra da se rana evolucija cvjetnica dogodila na većim nadmorskim visinama, izvan područja podesnih za fosilizaciju i zato nije ostavila traga u fosilnom

zapisu. Prema ovoj hipotezi postojalo je veliko bogatstvo vrsta cvjetnica u visinama tropskih predela, pre nego što su neke cvjetnice u jednom momentu prodrle u niže predele, izborile se za svoje mesto u eko-sistemima i tako ostavile fosilni zapis o sebi.

Postulat o početku evolucije cvjetnica mnogo pre njihove fosilizacije, sve više prihvataju pojedini molekularni biolozi. Svoje kladističke analize današnjih oblika, oni povezuju sa teorijom molekularnih časovnika i tako interpretiraju da je nastanak cvjetnica kao i grananje u različite grupe, morao da se dogodi mnogo pre vremena, iz koga su poznati fosili cvjetnica. Međutim, ovaj koncept je utoliko nesiguran, što po njemu proizilazi da skrivenosemenice nisu nastale od golosemenica, već su to sestrinske grupe. U novijim radovima određivanja »molekularno biološke starosti« cvjetnica, njihovo poreklo pomera se unazad sve do karbona pa čak i devona, što je po klasičnoj teoriji evolucije pretpostavljeno vreme u kome su prve biljke izašle na kopno (→ VI. 13.8). Za sada je, međutim, sporno ko je argumente ispravno podržati u ovakvim interpretacijama. Činjenice fosilnog zapisa ili hipoteze o molekularnoj evoluciji? Ako bismo prihvatili molekularno-biološku interpretaciju, morali bismo istovremeno da prihvatimo da u fosilnom zapisu postoji praznina više od 200 miliona godina, u kojima su cvjetnice postojale, ali nisu ostavile nikakvog traga.

13.11. Zašto su prelazni oblici osporavani i retki?

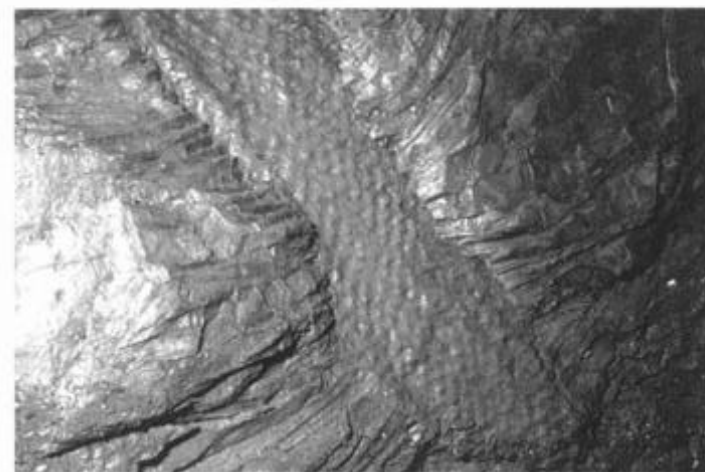
U prethodnim poglavljima navedene su činjenice u vezi sa raznim pretpostavljenim evolutivnim prelaznim formama, činjenice koje u evolucionistič-

kim knjigama, a naročito u udžbenicima koji su u širokoj upotrebi, nisu uzete u obzir. Neki paleontolozi smatraju da uopšte nisu pronađene prave prelazne forme, koje bi jasno i nedvosmisleno mogle da potvrde evoluciju od jednostavih do složenih živih bića. Danas je u svetskim muzejima katalogizirano preko 250.000 fosilnih vrsta životinja, na osnovu miliona fosila. Među njima skoro da nema nijedne nesporne »karike koja nedostaje«. Zagovornici skokovite ravnoteže (→ III. 6.3.3) priznaju sveprisutni nedostatak prelaznih formi u fosilnom zapisu i upravo zbog toga predlažu novi model evolucije koji bi se bolje slagao sa paleontološkim podacima. Delovi teorije skokovite ravnoteže su u saglasnosti sa mnogo ranije zastupanom populističkom teorijom brze specijacije u malim rubnim populacijama, što bi takode trebalo da dovede do toga, da prelazne forme nisu sačuvane u fosilnom zapisu. Uspešne vrste, nastale, tim putem milionima godina očuvale bi skoro nepromenjen oblik (stacionarna faza evolucije, ravnoteža). Teorija skokovite ravnoteže može da objasni, zašto između pojedinih vrsta i rodova ne nalazimo prelazne oblike. Formiranje vrsta u malim populacijama dokazano je i posmatranjem u relativno kratkom istorijskom vremenu (→ II. 3.3; III. 5.1). Međutim, ova teorija ne objašnjava, kako je došlo do nastanka velikih taksonomskih kategorija (sisari, ptice, ali i redovi i porodice odnosno osnovni tipovi). Takvi skokovi u evoluciji nisu razjašnjeni, u granicama današnjih bioloških saznanja, ni u malim populacijama (→ III. 5; IV. 7).

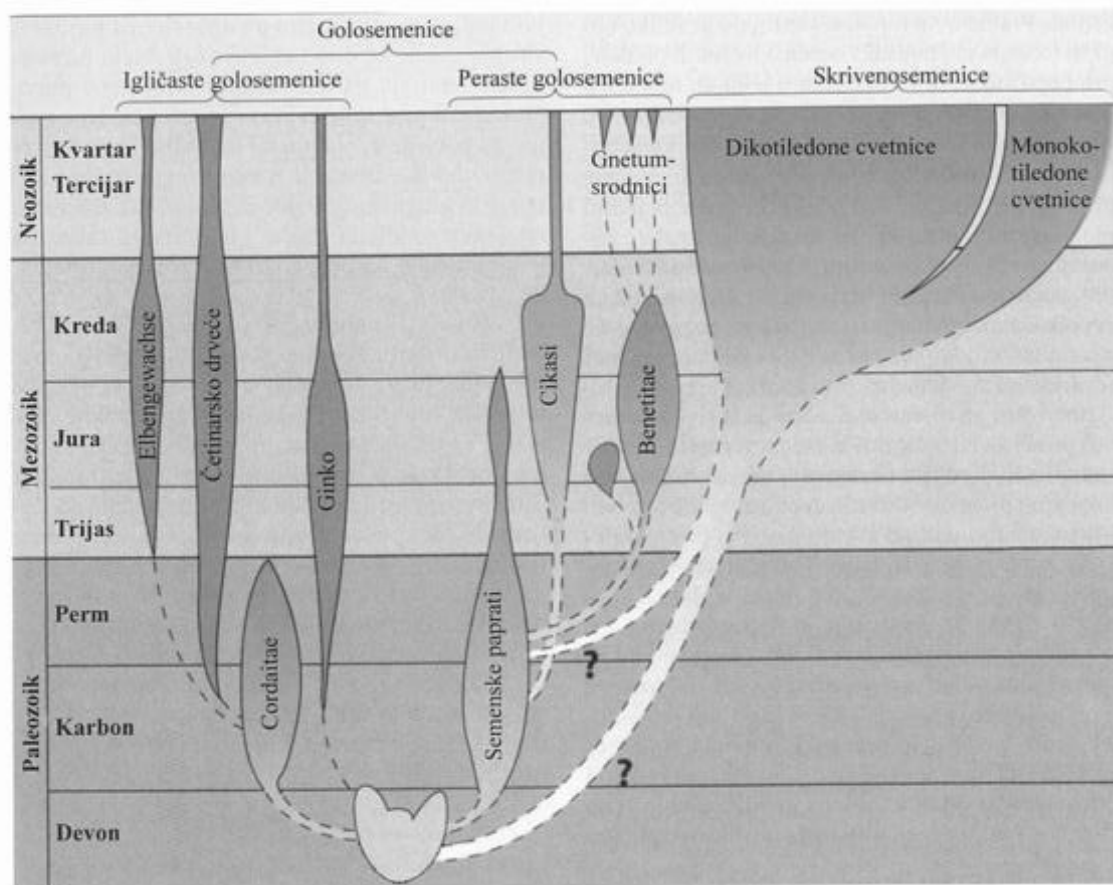
Kao primer pomenimo činjenicu da je već do 1943. bilo otkriveno 660 skeleta iz »evolutivnog ni-

za« konja, a da među njima nisu pronađene prelazne forme koje bi ih jasno povezivale. Tako i pored novih hipoteza u okviru teorije evolucije, ostaje otvoreno pitanje: zašto je fosilni zapis o istoriji života na Zemlji diskontinuiran? Sama činjenica da je to tako, više ne može biti dovedena u pitanje.

Svi oblici koji su mogli biti smatrani prelaznim formama posle pažljivijeg proučavanja pokazali su se kao tipične **mozaične forme**: živi organizmi sa kombinacijama osobina dveju ili više taksonomskih grupa. Tako *Archaeopteryx* pokazuje osobine gmizavaca i ptica. *Ichthyostega* je bila vodozemac, ali je ta životinja posedovala i obeležja ribe; mozaičnost važi i za *Seymouria* i za gmizavce slične sisa-



Slika 13.50. Stigmarija sa ožiljcima od odlamanja nastavaka i njihovim otiscima (kamenolom Rauen kod Witten-a).



Slika 13.51. Pretpostavljene evolutivne relacije među biljkama semenicama. Veze koje nisu dokumentovane fosilnim nalazima obeležene su isprekidanom linijom. (Prema EHRENDORFER 1991, izmenjeno).

rima. Knjiga Linder *Biologie* iznosi ovakav komentar (BAYRHUBER & KULL 1995, s. 466):

»Između različitih taksonomskih grupa ima fosilnih prelaznih formi, koje sadrže i spajaju obeležja obe grupe. Ovakvi organizmi vremenski uvek stoje na početku javljanja nove grupe, čija obeležja prvi put pokazuju... Prelazni oblici se označavaju i kao mozaični tipovi, jer pokazuju mozaik osobina, koje su u sistematici karakteristične za dve različite grupe.«

U ovom citatu postoje dve nesigurne izjave. Kao prvo mozaični tipovi *ne stoje* između dve taksonomske grupe u smislu prelazne forme. Od prave prelazne forme očekuje se, da demonstrira *sporu promenu pojedinih* obeležja. Ovde navedena obeležja su potpuno definisana i karakteristična za taksonomske tipove. Poznati evolucionista Gavin de Beer (GAVIN DE BEER), formulisao je to još pre 30 godina na primeru praptice (1966, s. 57): »*Archaeopte-*

ryx je imao tipična obeležja gmizavaca i tipična obeležja ptica, ali nijednu osobinu za koju bi se moglo reći, da stoji tačno između osobina ptica i gmizavaca.« Danas je praptica postavljena na izumrlu bočnu granu pretpostavljene evolucije. Slično se postupa i sa drugim mozaičnim formama. Mozaične forme po svojoj sličnosti sveukupnih obeležja doduše stoje između dve velike taksonomske grupe, ali nisu podesne kao evolutivne prelazne forme. Do danas nije otkrivena nijedna prava »karika koja nedostaje«.

Druge izjave slične vrednosti u prethodno navedenom tekstu, tiče se vremena pojavljivanja ovih mozaičnih tipova: Nije tačno da se mozaični fosili nalaze u slojevima gde i kada treba da nastane nova taksonomska grupa čije osobine imaju. U Linder *Biologie* su navedene neke mozaične forme koje *danas žive*, npr. pomenimo kljunara: Od osobina sisara ima krzno i mlečne žlezde, od osobina

gmizavaca kloaku i razmnožavanje leženjem jaja. U fosilnom zapisu ova životinja poznata je od pleistocena, dakle od Zemljinog doba koje geolozi smatraju kao »mlado doba«, dok su »preci« sisara poznati od perma (→ slika 13.1; → VI. 13.6). Fosilni primeri su *Archaeopteryx*, jer je pronađen u slojevima stena skoro iste starosti u kojima je bilo i kostiju »modernih ptica«, a *Seymouria* je pronađena u mladim slojevima nego prvi gmizavci (VI. 13.4). Isto važi i za mnogobrojne devonske grupe biljaka (→ VI. 13.8). (Uporedi: i u VI. 13.5. navedene primere recentnih ptica, koji pokazuju mozaična obeležja).

13.12. Zaključci

1. U diskusiji o problemu prelaznih formi, mora se pojmovno praviti razlika između »mozaične

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

Nedostatak sigurnih dokaza za prelazne evolutivne forme i sveopšte pravilo postojanja velikih praznina u fosilnom zapisu (uporedi: slika 13.33. i slika 16.10) ostavljaju prostor za tumačenja u okviru nauke o stvaranju (→ VII. 17.2). I fosilni organizmi pokazuju osobinu, kao i recentni organizmi, da se mogu klasifikovati u jasno određene taksonomske kategorije ili stvorene tipove (→ II. 3.4). Treba imati u vidu i čestu mozaičnu raspodelu osobina kod različitih osnovnih tipova unutar neke veće sistematske jedinice (na primer, među pticama), na temelju kojih izgleda da su osnovni tipovi međusobno mrežasto, a ne linearno povezani (primer: slika 13.47). Ovu činjenicu moguće je evolucionistički tumačiti samo uz prihvatanje mnogobrojnih konvergencija (→ V. 9.1.4). Međutim, mnogo bolje se uklapa u okvir modela stvaranja, jer se tu mogu očekivati bilo koje kombinacije osobina.

forme« (deskriptivni pojam neopterećen ideologijom) i »prelazne forme« (evolucionističko tumačenje). Često upotrebljavani termini »primitivno« i »napredno« određeni su teorijskom pretkonceptijom u smislu makroevolucije. *NEMA PRIMITIVNIH ORGANIZAMA*

2. Među fosilima, ali i među današnjim živim bićima postoje mnogobrojne mozaične forme. Po pravilu, ne mogu se tumačiti kao evolutivne prelazne forme, jer njihov spektar osobina ne odgovara prelaznoj poziciji u pretpostavljenom toku evolucije; ili su ostaci pronađeni u stratigrafski neodgovarajućim slojevima. Tumačenja fosila u smislu prelaznih formi bez izuzetka su sporna. *NEMA PRIMITIVNIH ORGANIZAMA*

3. U okviru većih sistematskih kategorija »napredne forme« u fosilnom zapisu javljaju se istovremeno sa početkom pojavljivanja »primitivnih« formi, a nekada čak i ranije.



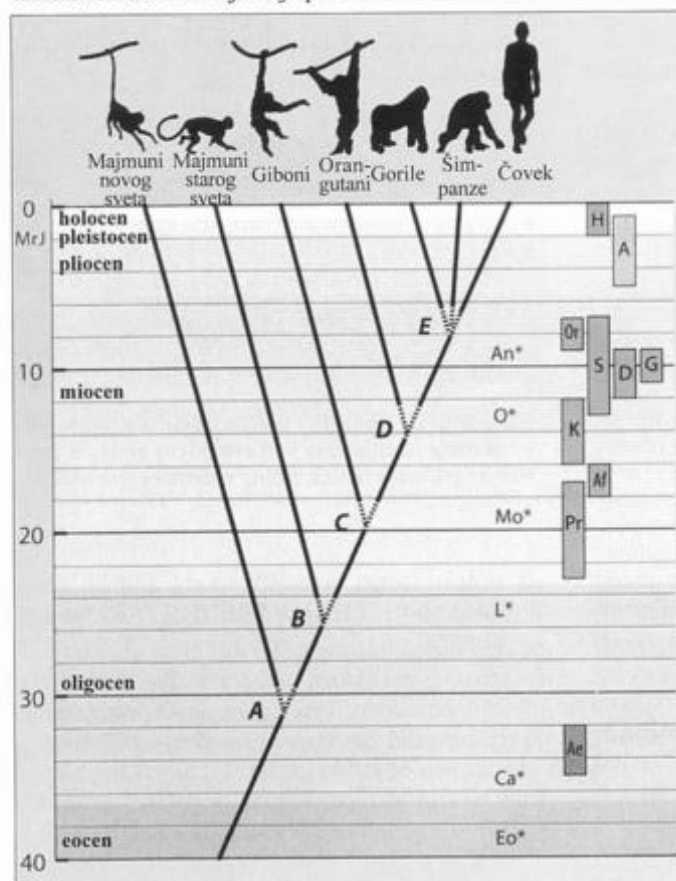
Slika 13.52. Kljunar je tipična mozaična forma, ali se ne može interpretirati kao evolutivna prelazna forma, jer pokazuje mnogobrojne specifične osobine.

14. Nastanak čovečanstva

Čovečanstvo se oduvek bavi pitanjem svog porekla. U današnjem svetu, u kome dominantnu ulogu igra nauka, očekuje se da paleontologija može da da odgovor na to pitanje ili bar ukaže na pravi put prema konačnom odgovoru. Do sada su iskopani mnogobrojni fosili, koji su identifikovani kao ostaci izumrlih ljudi i čovekolikih majmuna. Da li oni potvrđuju evolutivni prelaz od majmuna do čoveka?

14.1. Čovekovo porodično stablo prema predstavama teorije evolucije

Ni u jednoj drugoj disciplini u okviru teorije evolucije kao u paleantropologiji, ne postoje tako intenzivna istraživanja koja prati veliko interesova-



Slika 14.1. Sadašnje shvatanje evolucije ljudskog roda u geološkom i radiometrijskom okviru vremena kao i na osnovu redosleda različitih relevantnih fosilnih grupa. Razdvajanja A-E predstavljaju hipotetička grananja pojedinih linija, koja vode do nastanka današnjih predstavnika. Skraćenice: MrJ= milioni godina; fosilne grupe su označene skraćenicama na sledeći način:

nje javnosti. Ipak – ili upravo zbog toga – paleantropologija je kompleksna zbirka delimično protivrečnih pojedinačnih hipoteza.

Ako istoriju čovečanstva treba objasniti iz evolucionističkog ugla, tada se moraju dovesti u međusobnu vezu današnji predstavnici *Hominoidea* (gibon, orangutan, šimpanza, gorila i čovek) zajedno sa fosilnim čovekolikim majmunima iz miocena, pliocena (*Australopithecinae* i *Homo habilis*) i pleistocena (*Homo*). Na slici 14.1. dat je pojednostavljeni pregled aktuelne predstave o evoluciji čoveka. Račvanja A-E označavaju hipotetička razdvajanja pojedinih linija, preko kojih su nastale danas postojeće vrste.

Hipotetički vremenski periodi razdvajanja pojedinih linija utvrđeni su na osnovu molekularnog »časovnika« (→ V. 9.3) i fosila. Prema tim rezultatima, poslednji zajednički predak čoveka i afričkih čovekolikih majmuna, smešten je u razdoblje između 4 do 10 miliona godina (Razdvajanje E na slici 14.1, dok su se linije prema orangutanu, račvanje D i gibbonima, račvanje C, ranije odvojile.

Ako pokušamo da unatrag pratimo ovu evolutivnu liniju, do prvih primata, moramo prihvatiti čitav niz prelaza: hipotetički sisar bubojed, treba da se krajem krede razvio u nepoznatog prvobitnog primata, koji bi posle čitavog niza nejasnih međukoraka evoluirao u prvog majmuna (pre račvanja A na slici 14.1). Nastanak čovekolikih majmuna

A	<i>Australopithecinae</i>	Ae	<i>Aegyptopithecus</i> ¹
Af	<i>Afropithecus</i>	An	<i>Ankarapithecus</i>
Ca	<i>Catopithecus</i>	D	<i>Dryopithecus</i>
Eo	<i>Eosimias</i>	G	<i>Graecopithecus</i> ²
H	<i>Homo</i>	K	<i>Kenyapithecus</i>
L	Donja vilica (Lothidok)	Mo	<i>Morotopithecus</i>
Pr	<i>Proconsulidae</i>	O	<i>Otavipithecus</i>
Or	<i>Oreopithecus</i>	S	<i>Sivapithecidae</i>

¹= *Propithecus* ²= *Ouranopithecus*

(između B i C), velikih čovekolikih majmuna (između C i D), afričkih čovekolikih majmuna (između D i E) i čoveka (posle E), zahtevaju svaki za sebe velike anatomske promene.

Učinjeni su pokušaji da se ovakav tok evolucije dokaže fosilnim ostacima kao što su zubi, fragmenti lobanje, retke kosti nogu, ruku, ramena i karlice, koje omogućavaju manje ili više pouzdane zaključke o karakterističnim i za evoluciju značajnim osobinama, kao i načinu ponašanja fosilnih formi. Kompleksi osobina, kao što su: veličina mozga, način ishrane, način kretanja i sposobnost proizvodnje alata, naročito stoje u žiži interesovanja uporednih analiza, jer se u skladu sa njima određuje razlika između čoveka i čovekolikih majmuna.

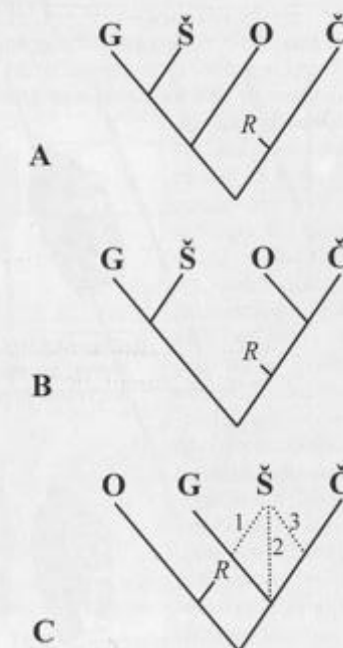
14.2. Ocena obeležja zavisna od teorijske pretkonceptije

Paleontolozi su tokom desetina godina mukotrpno rada, sakupili veliki broj fosilnih nalaza kojima su dodali evolucionističke interpretacije, smatrajući da veći broj otkrivenih fosila donosi i više objašnjenja. Međutim, u stvarnosti rastuća količina otkrivenog fosilnog materijala čini postavljanje neprotivrečnog evolutivnog stabla sve težim. Postoje velike teorijske i praktične teškoće koje su se isprečile ispred paleoantropologa, ali je veliki uticaj koji vladajuće evolucionističke hipoteze imaju na interpretaciju fosilnih nalaza i njihovih osobina.

U ocenjivanju fizioloških, ponašajnih i drugih izvedenih osobina, paleontolozi nemaju mnogo problema kada rade na rekonstrukciji životinja koje su veoma slične danas postojećim vrstama. Međutim, kada pokušavaju da rekonstruišu živa bića koja su drugačija od današnjih vrsta, problem je mnogo veći, a interpretacije veoma zavisne od usvojene pretkonceptije.

Ako paleoantropolog pokuša da nađe takvom fosilu i filogenetsko mesto u pretpostavljenoj evoluciji, to definitivno nije moguće bez okvirne, i najčešće nedokazane, pretkonceptije. Svaka zasebna hipoteza biološke evolucije ne određuje samo vremenski okvir (razdvajanja na slici 14.1), već i filogenetsku procenu osobina datog fosila, odnosno da li su osobine primitivne ili izvedene (→ zaseban tekst na str. 226). Uzimajući sve ovo u obzir, možemo razumeti, zašto se položaj pojedinih ključnih fosila u filogenetskom stablu može drastično promeniti, čim se obori polazna pretpostavka – paradigma.

Naročito upadljivu promenu u oceni osobina vidimo na primeru sistematike velikih majmuna (slika 14.2): tako su do sedamdesetih godina veliki



Slika 14.2. Filogenetska stabla (Kladogrami), konstruisani na osnovu sličnosti, mogu se, u zavisnosti od osobina na kojima se zasnivaju, bitno razlikovati. Detaljnije u tekstu.

G = Gorila
Č = Čovek
O = Orangutan
R = *Ramapithecus*
Š = Šimpanza

čovekoliki majmuni na osnovu *morfoloških* osobina predstavljani kao monofiletička (istog porekla) grupa u odnosu na čoveka (slika 14.2A). Danas, na osnovu *molekularno bioloških osobina* (→ V. 9.3), afrički čovekoliki majmuni u evolucionističkoj sistematici stoje bliže čoveku nego orangutanu (slika 14.2C). *Fiziološke* osobine i osobine *ponašanja* opet povezuju čoveka pre sa orangutanom nego sa afričkim čovekolikim majmunima (zanemarena hipoteza iz osamdesetih godina, slika 14.2B). U toku je rasprava, da li je šimpanza »bliži« gorili (C1) ili čoveku (C3)? Ova debata ostaje i dalje kontroverzna i često se prikazuje kao nerešena (C2).

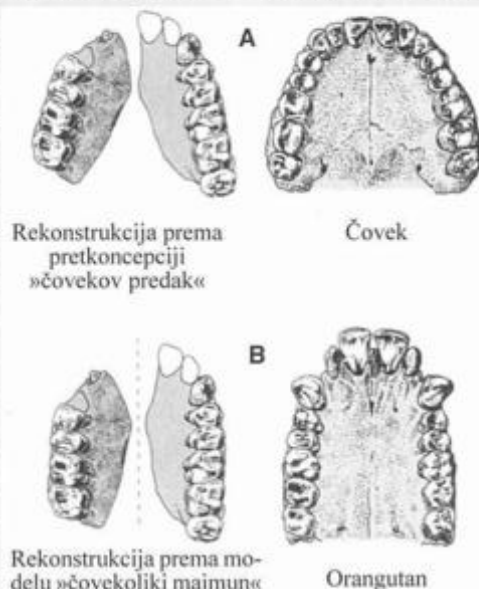
Već prema tome, koju od osobina uzimamo za parametar prilikom ocenjivanja srođničkih odnosa, pojedine fosilne grupe dobijaju veoma različito mesto u pretpostavljenoj filogeniji, što se može demonstrirati na primeru »*Ramapithecusa*« (R): u ranijem periodu, dok je smatrano da je grupa velikih

Primer »*Ramapithecusa*«

Početkom šezdesetih godina komadići gornje vilice isklopili u Indiji, zajedno sa drugim nalazima iz miocena klasifikovani su kao *Ramapithecus brevirostris* (»Ramin majmun kratke njuške«) i svrstani u direktan niz čovekovih predaka. Za ljudske osobine ove životinje smatrale su: pretpostavljena »kratka njuška«, debela zubna gled na kutnjacima, mali očnjaci i – kao najvažnije – parabolički rekonstruisan zubni luk (slika 14.3A). Različiti nalazi ovih životinja datirani su između 8. i 14. MrG, što se usaglašavalo sa tadašnjom teorijskom predstavom o staroj ljudskoj evolutivnoj liniji. *Ramapithecus* je stupio u ponedonosni pohod kroz naučno-popularnu literaturu i udžbenike, kao najstariji hominid, iako su neki naučnici, naročito u pitanju rekonstrukcije nepčanog luka izražavali sumnje, ali je naučna zajednica ostala gluva za njihove primedbe.

Krajem šezdesetih godina pomoću »molekularnog časovnika« (→ V.9.3) postulira-

no je razdvajanje čoveka i (afričkih) čovekolikih majmuna pre 5 umesto pre 15 MrG. Kasniji fosilni nalazi iz Pakistana i sve veći uticaj molekularne biologije, doveli su konačno do promene načina razmišljanja. Nekada parabolički rekonstruisan zubni luk pokazao se na osnovu daljih analiza (slika 14.4) nesumnjivo majmunskim (slika 14.3B). U skladu sa tim, debela zubna gled nije više tumačena kao napredno obeležje, već kao prvobitno obeležje primata. »Redukovani« očnjaci poticali su od sitnije građenih ženki kao i kod svih čovekolikih majmuna, a navodno ljudska kratka njuška stoji u vezi sa naročitom, ali sasvim majmunskom građom lica (slično orangutanu). Za neke osobine izmenjena su tumačenja, a druge, u evolucionističkom kontekstu ranije navođene, su jednostavno »nestale«. »Ljudske osobine« postoje više u mislima posmatrača, nego na posmatranim fosilima. (LEWIN 1984)



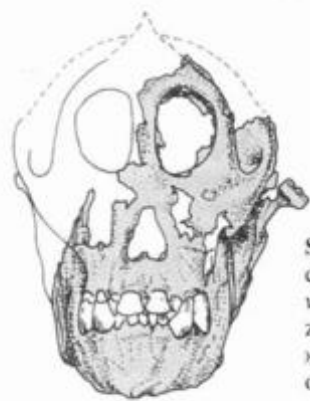
Slika 14.3. Gornja vilica čoveka i orangutana i rekonstrukcija pronadenih komada vilice »*Ramapithecusa*«.

majmuna monofiletička, važio je za čovekovog pretka (slika 14.2A), dok se sada, zajedno sa drugim sličnim oblicima, pre svrstava u pretke orangutana (C; vidi i zaseban tekst str. 250).

Prelazne forme potrebne u naporima za objašnjenje evolucije čoveka, biće u daljem tekstu kritički razmotrene.

14.3. Poreklo čovekolikih majmuna

Pretpostavlja se da su se viši primati pojavili krajem eocena. U više primata svrstani su majmuni iz novog sveta, koji žive isključivo na drveću (npr. drekavci) i Catarrhini (← uskonosni majmuni) kojima pripadaju raznoliki majmuni iz starog sveta (npr. rezus, nosonja) i čovekoliki majmuni (npr. gibboni, šimpanze) (→ 14.1). Mali četvoronožni, stanovnik drveća *Aegyptopithecus* (slika 14.5A) iz oligocena, po novijoj nomenklaturi nazvan i *Proplioptithecus*, smešten je blizu korena porekla uskonosnih primata. Stariji fosili koji bi preciznije ukazivali na poreklo majmuna nisu pronađeni, i do danas nije objašnjeno, koje su se grupe eocenskih primata »razvile« u više primata.



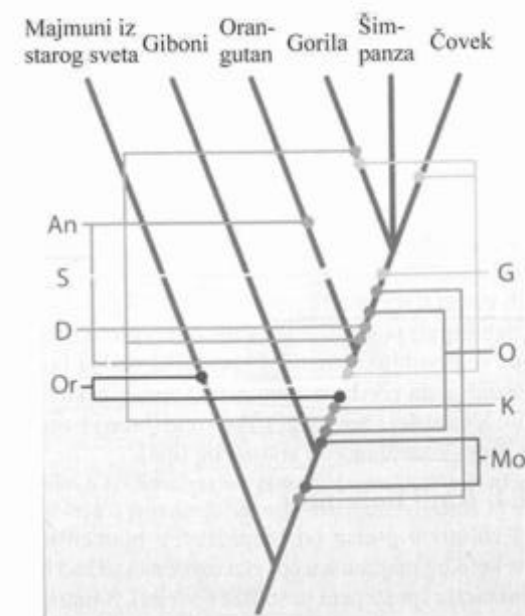
Slika 14.4. Relativno celovit nalaz lobanje »*Ramapithecusa*«, koji pokazuje jasnu sličnost sa »*Ramapithecusom*« i orangutanom.



Slika 14.5. A. *Aegyptopithecus*, B. *Proconsul africanus*

obimniju radijaciju u okviru Hominoidea. Ranije je *Proconsul* smatran direktnim pretkom gorile, što se već zbog visoke datirane starosti (23 MrG) ne uklapa u današnje ideje o evoluciji. Morfološke sličnosti više se ne smatraju izvedenim nego primarnim, odnosno dijagnostičke osobine su opšte primatske i ne ukazuju na srodnost. Ove osobine smatrane su prvobitnim, jer se javljaju i kod drugih predstavnika Hominoidea. *Proconsul africanus* bio je primat srednje visine, oko 20 kg težak, i smatra se da je živio u tropskim šumama, četvoronožno se penjao po drveću, a pretežno se hranio plodovima. Morfologija ovih primata ranog miocena govori u prilog shvatanju da je u pitanju izdvojena grupa bez poznatijve evolutivne veze sa današnjim vrstama.

U ranom miocenu Afrike i u srednjem i kasnom miocenu Evrope i Azije, živele su mnoge vrste čovekolikih majmuna (slika 14.6). Procenjuje se da je bilo oko 30 različitih oblika, čije se evolutivne relacije, međusobno, a i odnosi srodnosti sa današnjim vrstama, razmatraju na različite načine (slika 14.6). Miocenski čovekoliki majmuni verovatno obuhvataju više različitih grupa: Proconsulidae (slika 14.5B), Oreopithecidae, Dryopithecinae, Sivapithecinae (slika 14.4), Kenia-pithecinae, Otavipithecinae i još neke grupe, koje stoje izolovano na hipotetičkom evolutivnom stablu. Miocenski čovekoliki majmuni su verovatno imali slične klimat-



Slika 14.6. Kontroverzni filogenetski položaj miocenskih čovekolikih majmuna u evolutivnom stablu. Ako prihvatimo evolucionističko tumačenje, prinudeni smo da istovremeno prihvatimo i mnogobrojne konvergenije, paralelni razvoj većeg broja linija i reverzije ili retrogradnu evoluciju. Skraćenice kao na slici 14.1. Tačke pokazuju pozicije na hipotetičkom evolutivnom stablu, na koje su fosilne vrste čovekolikih majmuna postavljene od strane različitih istraživača.

ske i ekološke zahteve kao i današnji čovekoliki majmuni (tropska do suptropska klima, potpuno ili delimično pošumljeni tereni, ishrana plodovima ili drugim delovima biljaka).

Za pretpostavku o evolutivnom nastanku Hominoidea, i linije koja vodi prema afričkim čovekolikim majmunima, nedostaju fosilni argumenti. Postoje velike praznine u fosilnom zapisu između 32 i 23 odnosno između 10 i 5 MrG (→ slika 14.1). Brojne mozaične osobine miocenskih čovekolikih majmuna, koji su živeli između 20 i 10 MrG, svedoči protiv filogenetskog redosleda pojavljivanja. Osim toga nije jasno koje osobine treba smatrati naprednim, a koje primitivnim. (Sa stanovišta koncepta o osnovnim stvorenim tipovima, ovakva podela osobina uopšte i ne postoji; komentar prevodioca) Uz to, ni za šimpanza, a ni za gorilu nisu utvrđeni fosilni preci (možda zbog brzog raspadanja organskih ostataka u džungli). Pitanje da li je grupa *Sivapithecus-Lufengpithecus* stvarno u evolutivnoj vezi sa linijom orangutana, postaje sve aktuelnije,

iako je još pre nekoliko godina bilo smatrano definitivno rešenim pitanjem.

Miocenski čovekoliki majmuni imaju mozaično raspoređene osobine, tako da ustanovljavanje filogenetskih relacija zahteva prihvatanje čitavog niza konvergencija (→ V. 9.1.4). Nezavisno od toga, miocenska eksplozija vrsta može se razumeti kao sveđočanstvo izražene radijacije u okviru malog broja osnovnih tipova. Ako pretpostavimo da je mikroevolucija krenula od genetički polivalentnih polaznih vrsta (stvorenih tipova; → VII. 17.3), u skladu sa današnjim posmatranjima možemo pretpostaviti, da se prvobitni genetički potencijal malog broja polaznih vrsta vrlo brzo diferencirao prispećem u različite klimatske i biogeografske zone (brzo povećanje broja vrsta u okviru stvorenog tipa).

14.4. Rani hominidi

Evolutivni prelaz od (nepoznatog miocenskog čovekolikog majmuna u čoveka označava se kao **hominizacija** (postepeni nastanak čoveka). Smatra se da je hominizacija počela u pliocenu i da je završena pojavljivanjem prvih pravih ljudi (*Homo ergaster* / *erectus* – grupa, → VI.14.7). Četiri kompleksa osobina: **uspravan hod, veličina mozga, ishrana i proizvodnja alata** sa svojim morfološkim manifestacijama (skelet trupa i ekstremiteta, zapremina i morfologija lobanje, osobine zuba i lica i građa šake) mora da su tokom jednog ovakvog hipotetičkog procesa pretrpeli veoma značajne promene.

Funkciju prelaznih formi su od sredine dvadesetog veka preuzele dve grupe fosila: **Australopithecinae** sa rodovima *Australopithecus*, *Paranthropus* i nedavno otkrivenim *Ardipithecus* i grupa **habilina**, koja se sastoji iz najmanje dve vrste (*«homo» habilis* i *«homo» rudolfensis*: navodnici uka-



Slika 14.7. Hadar/Etiopija, nalazište *A. afarensis* (Foto: Don JOHANSON)

zuju na ograđivanja kada je u pitanju pridruživanje ovih vrsta rodu *Homo* čiji smo i mi predstavnici). Habilini su živeli istovremeno sa snažnim australopitekusima (*Paranthropus*), sa poslednjim predstavnicima manjih *Australopithecus africanus* i sa ranim predstavnicima pravih ljudi (*Homo ergaster* / *erectus*-grupa, → slika 14.9).

U vremenskom periodu između 10 i 5 MrG, u kojem se smatra da je došlo do razdvajanja linije afričkih čovekolikih majmuna i čoveka, nađeni su samo fragmentarni i oskudni fosilni ostaci, svi na jednoj maloj površini severno od Baringo-jezera u Keniji: tri kutnjaka čija je starost procenjena na 11 i 6 MrG, jedna leva polovina gornje vilice navodno stara 8 MrG sa pet zuba (lokalitet Samburu) koja pokazuje sličnosti sa *Kenyapithecus*om i *gorilom*, i jedan fragment donje vilice star oko 6 MrG (lokalitet Lothagam) slične vilici *Australopithecusa*. Od 4,5 MrG na ovamo, javljaju se fosili različitih formi *Australopithecina*.

14.4.1. Australopithecusi

Do sredine devedesetih godina dvadesetog veka bilo je poznato pet vrsta australopithecina, dve sa jedinkama koje su manje i vitke i tri vrste sa jedinkama koje su snažne i krupne (→ slika 14.10). Vrstama sa manjim jedinkama pripadaju *Australopithecus africanus*, po kome je nazvan i čitav rod kao i familija, i vrsta *A. afarensis* za koju je bio karakterističan veoma izražen polni dimorfizam. Najpoznatiji fosilni nalaz ove vrste je »Lucy« (→ slika 14.8). Vrste sa snažnim i krupnim jedinkama, koje mnogi naučnici u međuvremenu, kao i ranije opet svrstavaju u rod *Paranthropus*, su *A. odnosno P. robustus*, *boisei* i *aethiopicus*.

Sredinom devedesetih godina u roku od samo dve godine otkriveno je da su postojale još tri vrste: *A. ramidus* iz Etiopije, koji je u međuvremenu svrstan u novi rod *Ardipithecus*, *A. anamensis* iz Kenije i *A. bahrelghazali* iz Čada (slika 14.10).

Australopithecini (u širem smislu) živeli su u vremenskom periodu od 4 MrG na teritoriji koja se prostirala od Rta dobre nade preko istočne Afrike do zone Sahel (slika 14.10). Prvobitno je smatrano da su australopithecini forme koje su se kretale uspravno, ali tokom godina prikupljeni su argumenti koji ukazuju, da su se, shodno veličini tela i staništu, penjali i na drveće. Jedan nedavno otkriveni skelet vrste *A. africanus* iz Južne Afrike, pokazuje da su proporcije dugih kostiju *Australopithecusa* bi-



Slika 14.8. Rekonstrukcija »Lucy« (*A. afarensis*; Antropološki institut Ciriha Irchel)

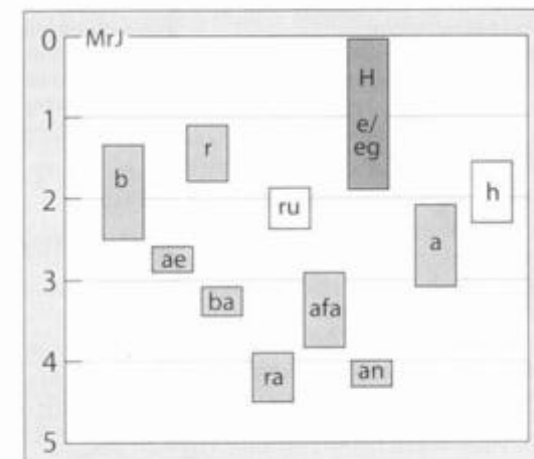
le kao i kod drugih čovekolikih majmuna.

Sve vrste imaju zajednički spektar osobina koje podsećaju na čoveka: specifičan oblik bipedalnog-uspravnog hoda, ali ne ljudskog hoda, u kombinaciji sa penjanjem, više ili manje ravno lice, povećane površine kutnjaka i manje sekutiće i očnjake.

Šaka je bila prilagođena za hvatanje i verovatno za vešanje po granama. Osobine koje su *Australopithecusi* delili sa čovekolikim majmunima su: kapacitet lobanje i morfologija mozga (utvrđena sa odlivaka lobanjske duplje), način žvakanja i morfologija unutrašnjeg uha sa organom za ravnotežu, koja ukazuje na kretanje slično većini majmuna. Dinamika rasta zuba ne odgovara ni čovekovom ni šimpanzinom tipu, iako nosi neke karakteristike čovekolikih majmuna.

14.4.2. Homo habilis

Jednostavno kameno oruđe iz klisure Olduvaj (Olduvajska kultura), koje je Meri Liki (Mary LEAKEY) pronašla još pedesetih godina dvadesetog veka, dovedeni su u vezu najpre sa snažnim *Australopithecus boisei*, a zatim sa vrstom *Homo habilis* (»spretni čovek«), koga je Merin muž, Luis Liki (Louis LEAKEY) rekonstruisao početkom šezdesetih godina na bazi nekoliko fosilnih komadića kostiju (donja vilica, relativno veliki gornji svod lobanje, nekoliko kostiju ruku i stopala i drugo). Fragmenti potiču delimično od mlade jedinke i iz dva nivoa sedimenata tako da je novootkrivena vrsta protivurečila tadašnjem shvatanju, da u određenom vremenskom periodu ima mesta samo za jednu vrstu hominida, i zbog toga nije prihvaćena od strane mnogih naučnika. Jedni su u tim fosilnim nalazima videli nedozvoljenu mešavinu oba roda *homo* i *australopithecus*, za druge su osobine fosilnih ostataka bile u okviru varijacija *A. africanus*. Treći su naprotiv pozdravili otkriće nove vrste, jer su na osnovu prikazanih osobina (veći mozak, hod na dve noge, proizvodnja alata)



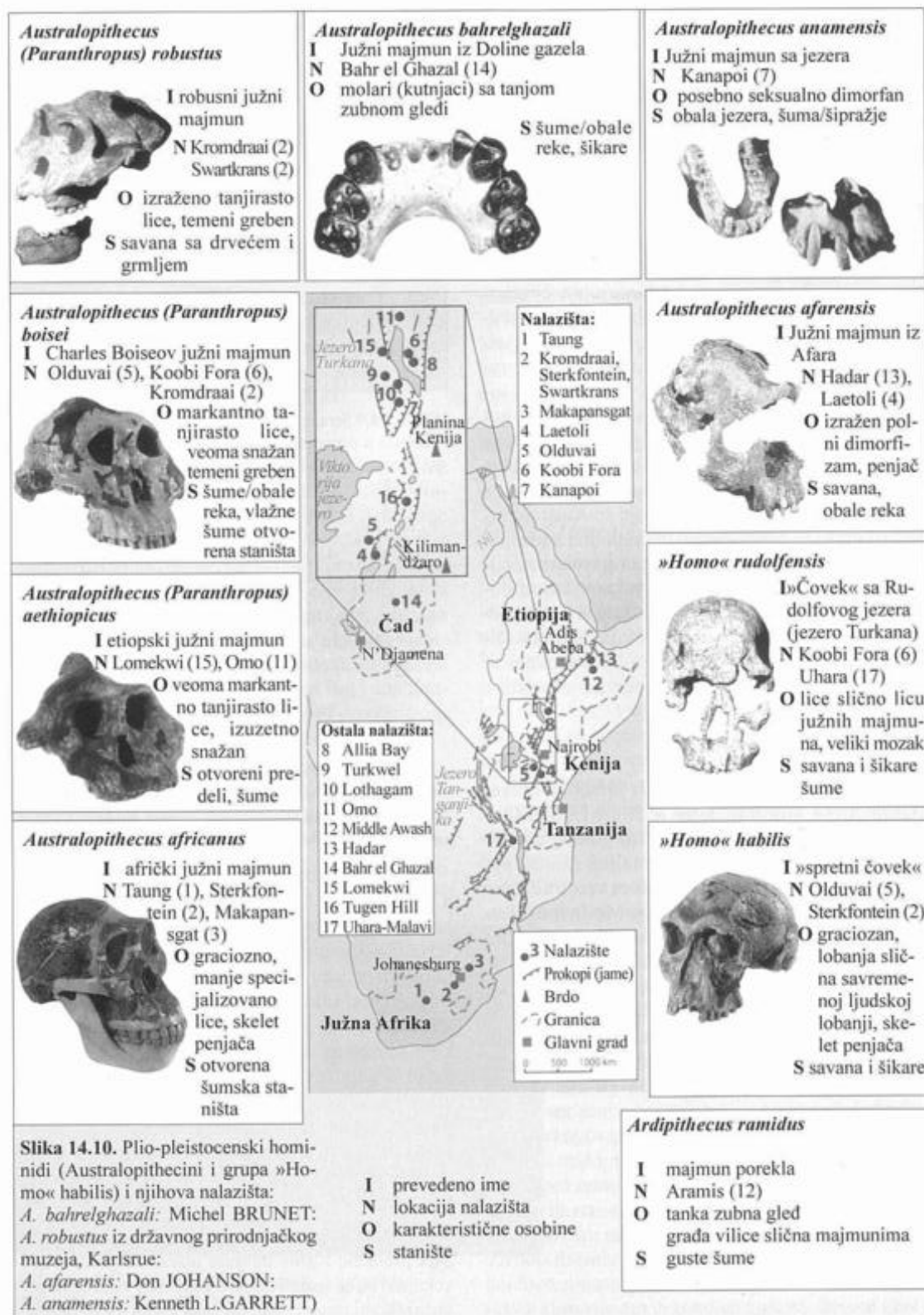
Slika 14.9 Stratigrafski položaj *Australopithecina* i *H. habilis* u poređenju sa ostalim predstavnicima iz roda *Homo*.

H	Homo
a	<i>A. africanus</i>
ae	<i>A. (P) aethiopicus</i>
af	<i>A. afarensis</i>
an	<i>A. anamensis</i>
b	<i>A. (P) boisei</i>
ba	<i>A. bahrelghazali</i>
e/eg	<i>Homo erectus/ergaster</i>
h	<i>«H.» habilis</i>
r	<i>P. robustus</i>
ra	<i>Ardipithecus ramidus</i>
ru	<i>«H.» rudolfensis</i>

zaključili da je u pitanju prelazna forma između *Australopithecusa* i pravog čoveka *Homo ergaster/erectus* (→ VI. 14.7).

Liki je svoje otkriće pre svega smatrao dokazom u prilog pretpostavki, da je rod *Homo* (čovek) star i nezavisno od roda *Australopithecus* vodi do naše vrste *Homo sapiens* (slika 14.17 B). Lobanja sa kataloškim brojem KNM-ER 1470, koju je našao sin Luisa i Meri Liki, Ričard Liki (Richard LEAKEY) 1972. izgledalo je da potvrđuje novu vrstu sa velikom zapreminom mozga (slika 14.10. desno sredina). Međutim, nedavno izvedena nova rekonstrukcija lobanje (koja je sklapana od mnogo malih fragmenata koji dozvoljavaju različite rekonstrukcije, komentar prevodioca), pokazala je, da morfologija lica više liči na *Australopithecusa* (iz grupe snažnih južnih majmuna) nego na rod *Homo*.

Na osnovu pretpostavljenog filogenetskog položaja prelazne forme između južnih majmuna i čoveka, svi su se nadali daljim otkrićima koja će to potvrditi (kosti nogu i ruku do tada jedva da su bile po-



znate): pored ljudske konstrukcije lica sa relativno manjim kutnjacima i većim očnjacima, većim mozgom, rukom velike pokretljivosti podobnom za proizvodnju alata, i telesnom težinom preko 45 kg, očekivano je da će rekonstrukcija kuka i dugih kostiju pokazati prilagođenost uspravnom hodu, i prilagođenost stopala za uspravan hod i nošenje celokupne telesne težine. Međutim, ova očekivanja su izneverena. Delimični skelet iz kanjona Olduvaj, klasifikovan 1987. od strane Dona Johansona (Don JOHANSON) i njegovih saradnika kao *Homo habilis* (OH 62), pokazuje pored nekih obeležja, vilice sličnih ljudskim prilično velike molare (kutnjake) i proporcije tela, koje su bile sličnije majmunima nego slavna »Lucy« (*A. afarensis*: → vidi zaseban tekst).

Činjenica, da »Homo« *habilis* ne pokazuje jednu od bitnih osobina roda *Homo*, navela je neke naučnike, da dovedu u pitanje njegovu pripadnost rodu *Homo*. Bernard Vud (Bernard WOOD) je zahtevao podelu grupe »Homo« *habilis* u dve vrste: *habilis* i *rudolfensis*, koje su živele relativno kratko i otpri-

like u isto vreme. »Homo« *habilis* u užem smislu sastoji se prema tome od fosila iz olduvajskog kanjona, uključujući delimičan skelet sličan majmunu i neke fosile sa jezera Turkana, dok druga vrsta »Homo« *rudolfensis* obuhvata pored novijeg Malavi-nalaza samo fosile sa jezera Turkana (ranije Rudolfovo jezero). Tu pripada i lobanja KNM-ER 1470 sa relativno velikim mozgom, ali majmunolikim licem, i neke kosti nogu sa obeležjima uspravnog hoda, pronađene pojedinačno. Ove kosti mogle bi, međutim, pripadati i vrsti *Homo erectus* (→ VI. 14.7), čime bi bio eliminisan argument u prilog uspravnom načinu kretanja vrste »Homo« *rudolfensis*.

14.5. Postupnost nastajanja čoveka?

14.5.1. Uspravan hod

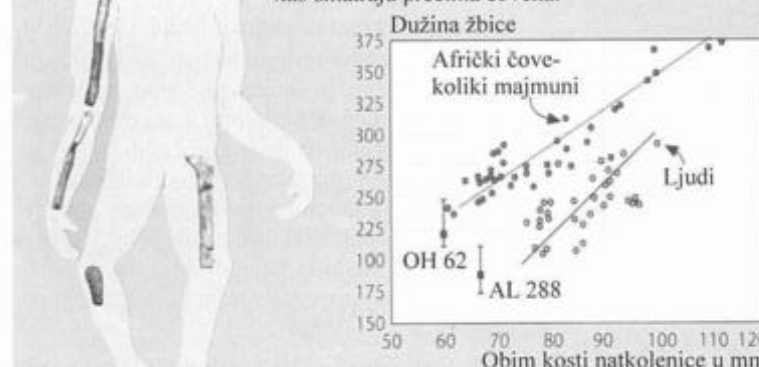
Australopithecini poseduju, kao što se i očekuje od grupe životinja čija je filogenetska pozicija između miocenskih čovekolikih majmuna i čoveka, neke adaptacije za hod na dve noge (bipedalni hod). Ove adaptacije su prisutne naročito u području karlice i donjih ekstremiteta. Uređenje karličnih zglobova u kukovima, koje je na osnovu široke i kratke karlične kosti slično ljudskom (slika 14.11), omogućava efikasniji prenos težine trupa na donje ekstremitete, nego što je to moguće kod velikih čovekolikih majmuna. Stopalo poseduje nešto manje odvojen palac, veću sposobnost opružanja zglobova nožnih prstiju i široku petnu kost. Sve ove osobine potrebne su za uspravan hod.

Međutim, druga obeležja ne mogu se usaglasiti sa ljudskim uspravnim hodom. Zglobovi kukova su uprkos položaju sličnom onome kod ljudi, mali kao kod čovekolikih majmuna. Velika pokretljivost zglobova kolena i proporcije tela australopithecina takode govore protiv ljudskog načina hoda.

Skelet trupa i ekstremiteta ranih hominida poseduje uz to i mnogobrojne osobine, koje ukazuju na aktivnosti penjanja. Tu spadaju savijeni članci prstiju kao izraz prilagođenosti jakim silama istezanja i savijanja, ko-

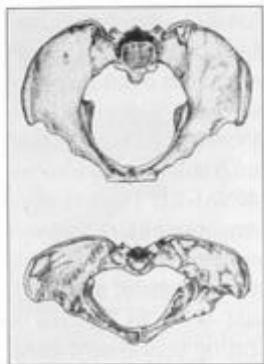
Da li je »Homo« *habilis* bio sličniji majmunu od »Lucy« (*A. afarensis*)?

Fragmentarni skelet »Homo« *habilis* star 1,8 MrG iz Olduvaja sa kataloškim brojem OH 62 upoređen je sa takode fragmentarnim skeletom »Lucy« (AL 288-1, *A. afarensis*), kao i sa današnjim ljudima, šimpanzom i gorilom. U svim poređenjima od 10 merenih parametara kostiju ruku i nogu, mere OH 62 bile su znatno sličnije čovekolikim majmunima nego čoveku, dok se »Lucy« nalazi između obe današnje grupe. Ako bi »Homo« *habilis* trebalo da bude veći član (prelazna forma) između australopithecina i ljudi, proporcije slične majmunima, koje su postojale i kod hipotetičkog pretka *A. africanus*, ne ostavljaju vreme za evoluciju uspravnog hoda, koji je kod 1,8-1,9 MrG starog *Homo ergaster/erectus* sasvim razvijen. Zato je problematično, da se »Homo« *habilis* i *A. africanus* smatraju precima čoveka.



Duge kosti OH 62 (»Homo« *habilis*). (prema JOHANSON & SHREEVE 1989).

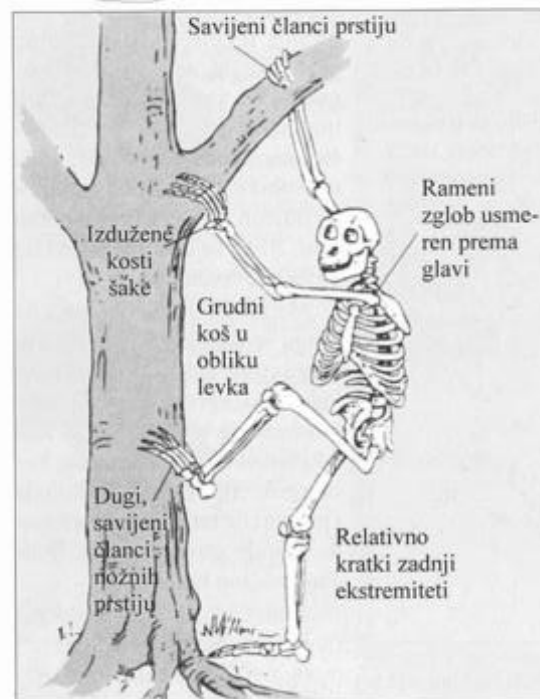
Poređenje žbice i obima kosti natkolenice AL 288-1 (»Lucy«) i OH 62 (»Homo« *habilis*) sa čovekolikim majmunima i ljudima. (Prema HARTWIG-SCHERER & MARTIN 1991)



Slika 14.11. Rekonstruisana karlica *Australopithecus afarensis* (dole) u poređenju sa ljudskom karlicom (gore). Pogled odozgo (Prema LOEJOY 1988)

je deluju na telo prilikom penjanja i vešanja po grana. Rameni pojas *Australopithecina* bio je masivan, a vrat kratak kao kod čovekolikih majmuna. Oblik grudi i čašica ramenog zgloba upravljenih prema glavi (slika 14.12) odgovaraju konstrukciji za penjanje i vešanje – osobinama čovekolikih majmuna, koji prilikom kretanja svoje ruke često drže iznad glave.

Vrste *Australopithecusa* sa snažnim telom, koje su otkrivene i u otvorenim savanama, izgleda da su češće živle na tlu nego nežnije forme, što bi moglo biti u vezi i sa veličinom tela i sposobnošću odbrane. Upadljivo je, da geološki mlađe, nežne vr-



Slika 14.12. Kretanje kod *Australopithecus afarensis* (veranje podupiranjem nogama, i gegajući hod) i karakteristične morfološke osobine. (Prema FLEAGLE 1988)

ste (*A. africanus* i »*homo*« *habilis*) pokazuju veći obim prilagođavanja za život na drveću nego starije (*A. afarensis*). Naročito zbunjujući je bio rezultat, da upravo delimičan skelet »*Homo*« *habilis* nije ukazivao na ljudski uspravan hod (→ vidi zaseban tekst na str. 255).

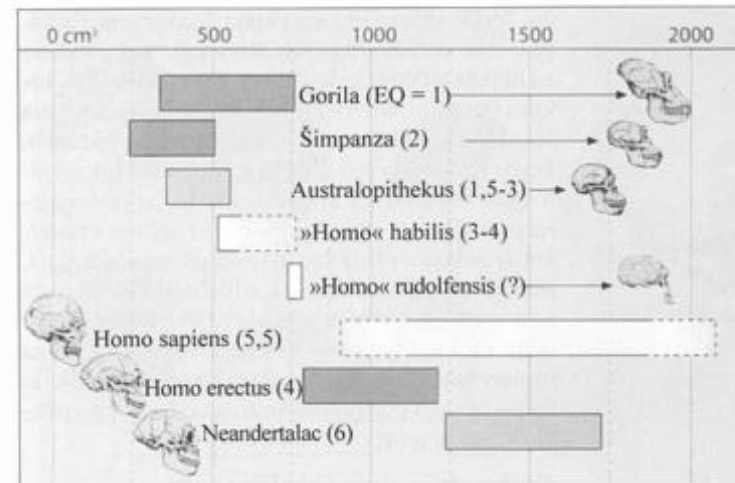
Uopšteno govoreći, skelet trupa i ekstremiteta ranih hominida pokazuje, pored osobina dvonožnog hoda, adaptacije za penjanje i druge osobine, kao na primer: vrlo široka karlica, svojstvena samo *australopithecina* i nijednoj drugoj grupi. U pitanju je kombinacija osobina, koja nije poznata ni kod jednog drugog danas postojećeg primata. Tako nije moguća ni tačna rekonstrukcija načina kretanja, iako se neke osobine dovode u vezu sa veranjem po drveću (slika 14.12). O načinu uspravnog hoda može se malo reći, osim da je bio izrazito različit od čovekovog hoda. Takođe je veoma sporno koji procentualni *udeo* je zauzimao uspravan hod u kretanju ranih hominida. U svakom slučaju, kod južnih majmuna nije usledio odlučujući korak prema uspravnom čovekovom hodu.

14.5.2. Mozak

Kada govorimo o evoluciji čoveka, druga glavna karakteristika je veličina mozga. Povećanje mozga (encefalizacija) je odlučujući indikator hominizacije, jer između današnjih čovekolikih majmuna i čoveka postoji u tom pogledu velika provalija: mužjak šimpanza težine 50 kg ima zapreminu lobanje od 400 cm³. (Da bi se vrednosti kapaciteta lobanje fosilnih nalaza mogle ispravno proceniti, mora se uzeti u obzir i raspon variranja unutar vrste: kod ljudi vrednosti variraju između 900 cm³ do preko 2000 cm³, a kod afričkih čovekolikih majmuna između 280 i 750 cm³; slika 14.13; uporedi: sliku 14.14).

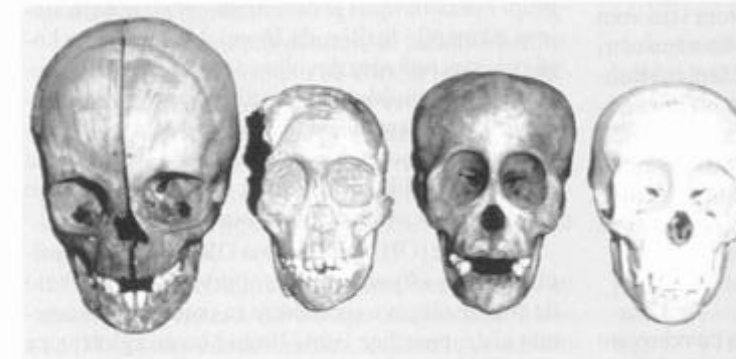
Lobanjske zapremine jedinki slabijih i snažnih vrsta *australopithecina* variraju između 350 i 500 cm³ i time leže u području šimpanza. Istina, južni majmuni su u proseku bili nešto manji nego šimpanze: Zato što se za proračun stepena encefalizacije mora uzeti u obzir telesna težina (sa koeficijentom encefalizacije EQ), iz toga proizilazi neznatno povećanje encefalizacije u odnosu na današnje čovekolike majmune. Međutim, određivanje telesne težine fosilnih formi povezano je sa mogućnošću nastajanja velikih grešaka.

Kapaciteti lobanje »*Homo*« *habilis* leže između 500 i 750 cm³, pri čemu se veće zapremine izvođe iz fragmentarnih olduvajskih nalaza i zato su relativno nepouzdanе. Analizom literature može se zapaziti da vrednosti zapremine variraju čak i za



Slika 14.13. Zapremina mozga čoveka i čovekolikih majmuna, u zagradama EQ-vrednosti (koeficijent encefalizacije)

jednu jedinu lobanju (OH 7), koja je rekonstruisana iz dve temene kosti. Procenjena zapremina te lobanje kreće se između 560 i 750 cm³. Procenjene vrednosti za telesnu težinu leže između 30 i 50 kg, tako da se kod »*Homo*« *habilis* dobija »intermedijalni« koeficijent encefalizacije. »*Homo*« *rudolfensis* sa svojom relativno velikom zapreminom lobanje od 750 cm³ i procenjenom telesnom težinom od 45 kg pokazuje još veći stepen encefalizacije. Međutim, istraživanja vršena u razdoblju od preko 100 godina pokazala su da se kod čoveka iz relativne veličine mozga ne može da zaključi ništa pouzdano o stepenu inteligencije. Osim toga mora se ukazati na činjenicu da majmun kapuciner (*Cebus albifrons*), mali majmun iz novoga sveta koji se hrani plodovima, ima koeficijent encefalizacije u području ljudskog.



Slika 14.14. Poređenje veličina mozga čoveka, deteta iz Taunga (*Australopithecus africanus*), orangutana i gorile u otprilike istom životnom dobu, određene na osnovu izgleda zuba.

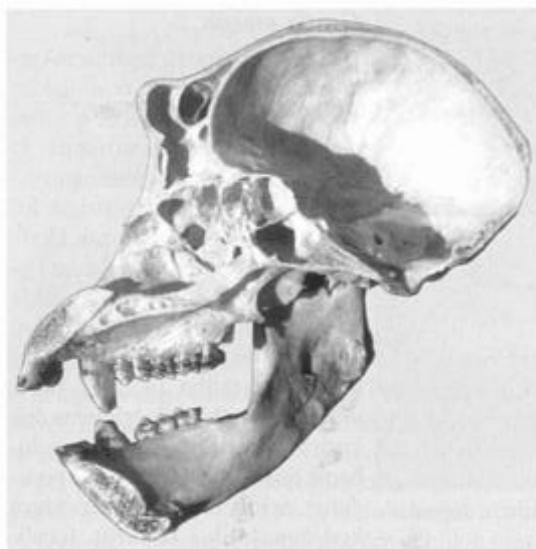
Grada mozga

Samo na osnovu apsolutne i relativne veličine teško se mogu izvući pouzdani zaključci o kompleksnosti moždane strukture. U tom pogledu korisnija su ispitivanja otisaka unutrašnje strane lobanje: u toku života mozak i krvni sudovi ostavljaju otiske na kostima, tako da odlivak unutrašnje strane lobanje manje ili više dobro reprodukuje neke strukture površine mozga (slika 14.15A). Takvi veštački (u retkim slučajevima čak i prirodni) otisci unutrašnjosti lobanje dozvoljavaju direktno poređenje nekih moždanih struktura kod današnjih i izumrlih formi.

Moždani nabori su kod najvećeg broja fosilnih hominida skoro neraspoznatljivi na odlivku unutrašnjosti lobanje (slika 14.15B), sa iznimkom poznatog deteta iz Taunga (*A. africanus*), prirodnog otiska, koji odlikava neobično mnogo moždanih nabora (vijuga). Istraživač Dart (R. Dart) koji je otkrio ovaj fosilni odlivak, interpretirao je zajedno sa drugim paleantropolozima neke od moždanih brazdi kao slične ljudskim, što je međutim nakon novijih ispitivanja opovrgnuto i svedeno na pogrešno tumačenje odslikanog lobanjskog šava. Mustra moždanih brazdi deteta iz Taunga trenutno se svrstava u slične čovekolikim majmunima, zaključak, koji je potvrđen drugim odlivcima unutrašnje strane lobanje *australopithecina*.

Odlivci unutrašnjosti lobanje »*Homo*« *habilis* doneli su naprotiv protivrečne rezultate: smatra se da se u predelu čeonog reznja kod KNM-ER 1805 uočavaju brazde slične majmunskim, kod OH 16 naprotiv moždane brazde slične ljudskim.

Rudolfensis-lobanja KNM-ER 1470 pokazuje u predelu čeonog reznja moždane brazde slične pre ljudskim nego majmunskim. U ovom predelu nalazi se i, za ljude tipičan, Brokin govorni centar. Neki naučnici međutim, osporavaju da se na odlivcima unutrašnjosti lobanje »*Homo*« *habilis* uopšte mogu identifikovati bilo kakve moždane brazde. To naročito važi za nalaze iz Olduvaja. Identifikaciju moždanih brazdi na odliv-



Slika 14.15 Gore: lobanja šimpanze sa otiscima moždanih brazdi i krvnih sudova na unutrašnjoj strani lobanje. Dole: prirodni odlivak unutrašnjosti lobanje *Australopithecus africanus*.

cima unutrašnjosti lobanje fosilnih hominida teško je učiniti objektivnom zbog čega često ostaju važeća suprotna mišljenja.

14.5.3. Proizvodnja alata

Ljudi nisu jedina bića, koja koriste alate. Šimpanze povremeno od raspoloživih sirovina proizvode jednostavne alate, a i orangutani su inovatori, kada se radi o »sticanju hleba«. Patuljasta šimpanza »Kenzi« stekla je pod ljudskim nadzorom i uzorom za 18 meseci sposobnost, da pomoću kamena oštiri drugi kamen i ovaj zatim koristi za sečenje. »Kenzi« je ubrzo razvila svoju vlastitu, »po njenom mišljenju« efikasniju tehniku oštrenja kamena: bacila je kamen svom snagom na drugi tvrdi predmet, pri čemu se ovaj razbio na oštre krhotine, ali se ovakvi produkti jasno razlikuju od najranijih alata pronađenih u Olduvaju.

Alati od kamena

Kako je proizvodnja alata smatrana čovekovom životnom potrebom smatra se i njegovom originalnom sposobnošću, pa je prvo otkriće kamenog alata za evolucioniste predstavljalo odlučujući argument o postojanju čoveka. Najstariji alati procenjuju se na

2,6 MrG i otkriveni su u Omou (kod jezera Turkana). Ove alate kojih je pre skoro pola veka nađeno na hiljade u Olduvajskoj klisuri (→ slika 14.16), Likijski su pripisali vrsti »*Homo habilis*« (zbog čega su ga i nazvali »spretni«; komentar prevodioca). Drugi istraživači su i južnim majmunima pripisivali sposobnost izrade kamenog oruđa, jer po vremenu pojavljivanja i *A. africanus* kao i »*Homo rudolfensis*« dolaze u obzir kao mogući proizvođači alata. Međutim, za najveći broj istraživača isključeno je da su australopithecini pravili alate, jer smatraju da je mala veličina njihovog mozga bila nedovoljna za ovakav posao. Okolnosti nalaza kamenog oruđa, do danas ne dozvoljavaju definitivni odgovor na pitanje ko ga je proizvodio i koristio.

Proizvodnja alata i osobine šake

Indirektni zaključci o majstorima koji su pravili alate, mogu se doneti na osnovu uporednih analiza kostiju šake: da li one dozvoljavaju manipulacije, koje su neophodne za proizvodnju olduvajskih alata? Za oštrenje kamena potrebna je velika pokretljivost kažiprsta i malog prsta, za držanje kamena, ali i za rukovanje kamenom kojim je oštren drugi kamen. Za stabilno držanje predmeta u ruci potrebni su preduslovi: mišić malog prsta, pokretni jastučići mekog tkiva na prstima i stabilno težište prazne šake. Sva ova obeležja nedostaju kod danas živih primata, a prisutna su samo kod čoveka.

Od svih ranih hominida najbolje je poznata grada šake *Australopithecus afarensis*, koja je u bitnim crtama slična ljudskoj, ali zbog svog ranog stratigrafskog položaja manje se uzima u obzir kao kandidat za proizvodnju alata. Više pažnje posvećeno je kostima šake snažnih vrsta australopithecina:

Kosti palca na ruci kod fosila iz Svartrkansa su snažno građene. Međutim, pripadnost ovog fosila grupi *Paranthropus* je nesigurna, jer su iz ovih slojeva iskopani i fosili roda *Homo*. Uz to, snažne kosti palca na ruci nisu dovoljne da bi se mogla zaključiti funkcija ljudskog palca, ili sposobnost za izvođenje kompleksnih manipulacija. Mala pokretljivost u području malog prsta i mišića malog prsta slična čovekolikom majmunu izgleda da isto tako govori protiv ovakve sposobnosti.

Deo ruke (OH 7) iz kanjona Olduvaj, koja se pripisuje vrsti »*Homo habilis*« i prvobitno je trebalo da dokaže njegovu sposobnost za proizvodnju kamenog alata, poseduje istina široki i ravan zglobov palca sličan ljudskom i široke krajnje članke prstiju, ali ove osobine nisu presudne za proizvodnju alata. Mnogobrojne osobine koje su potrebne za efikasno penjanje, i slične su osobinama čovekolikih majmuna,



Slika 14.16. Alati od kamena (Olduvajska kultura, nazvana prema olduvajskom kanjonu u kome su alatke pronađene). Udaranjem kamenova jedan o drugi proizvode se otpaci i alati, pri čemu je moguće i otpatke takođe koristiti kao alat.

svedoče suprotno. Međutim, delovi šake potrebni za donošenje konačnog zaključka nisu očuvani.

Sve u svemu, moguće je zaključiti, da prema današnjem stanju znanja, australopithecini nisu bili sposobni za proizvodnju olduvajskog alata. To je značajan argument u prilog tumačenju ovih životinja kao velikih čovekolikih majmuna. Da li su pripadnici grupe »*Homo habilis*« mogli proizvoditi alate, nije dokazano.

14.6. Problemi obeležja prilikom rekonstrukcije porodičnog stabla

Četiri kompleksa glavnih osobina – uspravan hod, veliki mozak, grada kostiju lica povezana sa ishranom i sposobnost proizvodnje alata – stoje u središtu rekonstrukcije evolutivnog stabla pomoću koga se čine pokušaji predstavljanja procesa postepenog postajanja čoveka. Ove osobine, zajedno sa stratigrafskim vremenom pojavljivanja, definišu položaj koji će određeni fosil zauzeti u hipotetičnom evolutivnom stablu.

Kod ranih hominida prisutne su različite kombinacije osobina, u rasponu od sličnih ljudima, sličnih čovekolikim majmunima do veoma specifičnih obeležja, koja se ne mogu pripisati nijednoj od pomenutih grupa. Prema tome, koji se od četiri kompleksa relevantnih osobina uzima za osnovu prilikom rekonstrukcije evolutivnog stabla, dobijaju se različiti rezultati.

Veliku glavobolju zadaju nova saznanja, da su dve ključne vrste: 2-3 MrG star *A. africanus* i 1,6-1,9 MrG star »*Homo habilis*«, kojima je prvobitno kao dvonožnim formama priznavan centralni položaj u evoluciji čoveka, ipak posedovale proporcije bitno sličnije majmunima nego mnogo stariji *A. afarensis*. Ako se ove forme interpretiraju kao be-

značajne bočne grane pretpostavljene evolucije, nedostaje prelazna forma prema čoveku, kada je u pitanju evolucija lica i mozga. Ako se zadrže, nastaje problem, jer nedostaje vreme za evoluciju ljudskog uspravnog hoda, koji je nesumnjivo dokazan kod *Homo erectus* / *ergaster* čija je starost procenjena na 1,9 MrG.

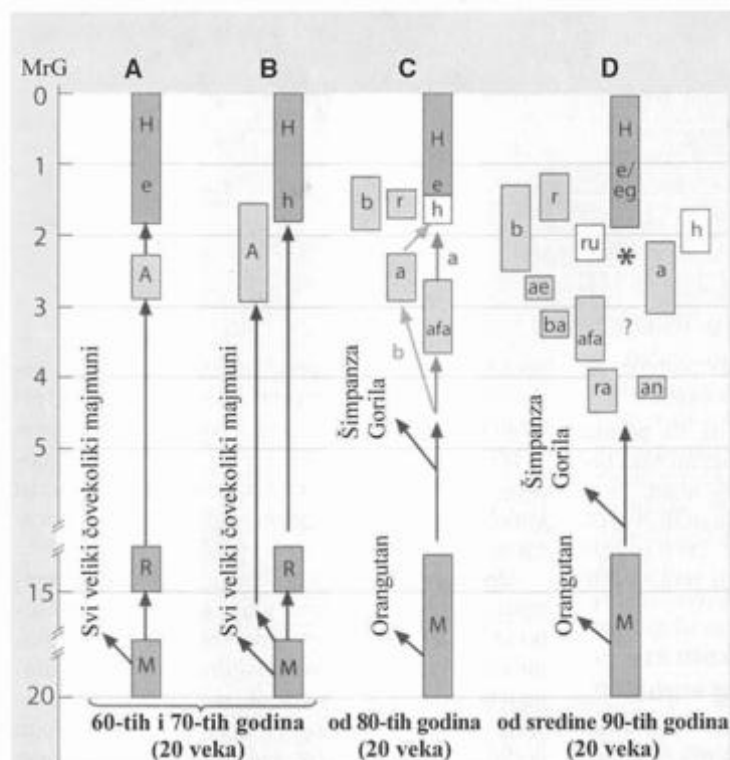
Uprkos očiglednim konfliktima i nekonzistentnosti u evolucionističkom tumačenju osobina, obično se u literaturi ne ispoljava sumnja, da australopithecini i grupa »*Homo habilis*« igraju važnu ulogu u hominizaciji, tim više što su jedina poznata fosilna grupa, koja bi došla u obzir za ovakvu ulogu prelazne forme. Štaviše, sada se diskutuje, o tome koji od otprilike deset danas poznatih ranih hominida, zauzimaju poziciju prelazne forme između miocenskih čovekolikih majmuna i australopithecina i između australopithecina i čoveka.

Najvažnije hipoteze, koje su razmatrane u toku poslednjih nekoliko decenija, kažu sledeće (slika 14.17):

1. *Australopithecus africanus* smatra se čovekovim pretkom (slika 14.17. A odnosno C 2). Ovo shvatanje ima do danas mnogo zagovornika. Mek Henry (McHENRY) smatra, da ovakva konstrukcija evolutivnog stabla, predstavlja najjednostavniju verziju – doduše, ako se uzmu u obzir samo osobine lobanje. Ako se za osnov uzme skelet ekstremiteta, ovom tumačenju jasno se protive proporcije nedavno opisanih delova skeleta *A. africanus* koje su slične čovekolikim majmunima. Zbog toga Mek Henri predlaže, da se u filogenetskoj analizi više držimo osobina lobanje nego proporcija tela. Međutim, čak i onda neke specijalizovane osobine lobanje *A. africanus* ukazuju pre na vezu sa *A. (Paranthropus) robustus* nego sa rodnom *Homo*.

2. Ljudska linija je stara i nezavisna od *Australopithecus-a* (slika 14.17 B).

Ovo shvatanje je šezdesetih godina prošlog veka zastupao Luis Liki (Louis LEAKEY) i danas ima malo pristalica. Prema ovom shvatanju južni



Slika 14.17. Od evolutivnog stabla do evolutivnog žbuna – evolucija čoveka kako su je istraživači zamišljali tokom poslednjih 30 godina. Detaljnije u tekstu.

A+B Opšte prihvaćeno šezdesetih i sedamdesetih godina prošlog veka: direktna linija polazi od *Ramapithecusa* preko australopithecina do čoveka (A).

Luis Liki je zastupao ideju o staroj evolutivnoj liniji roda Homo: australopithecini time ne bi bili direktni čovekovi preci, ali bi to bio *H. habilis* (B). C Šema koju je predložio Don Johanson (a) *A. afarensis* kao direktan i najstariji čovekov predak. Drugi istraživači su međutim ovu vrstu smatrali pogrešnim tumačenjem ostataka nekoliko odranije poznatih vrsta, pa su se držali *A. africanusa* (b).

D Sa povećanom količinom nalaza sastavljanje smislenog filogenetskog redosleda pokazuje se kao sve teži posao (vidi tekst).

A Australopithecini
M miocenski čovekoliki majmuni
R »Ramapithecus«
a *A. africanus*
af *A. afarensis*
b *A.(P) boisei*
e *Homo erectus*
h »Homo« *habilis*
ra *Ardipithecus ramidus*

H *Homo*
P *Paranthropus*
ae *A.(P) aethiopicus*
an *A. anamensis*
ba *A. bahrelghazali*
eg *H. ergaster*
r *A.(P) robustus*
ru »Homo« *rudolfensis*
⊗ najstariji nalaz kamenog alata

majmuni bili bi bočna grana nebitna za evoluciju čoveka. Kao obrazloženje navedene su (pominje ih Čarls Oksnard; Charles OXNARD) morfološke osobenosti, koje ne odgovaraju prelaznoj formi

3. *A. afarensis* je predak roda Homo

(slika 14.17 Ca). Ovo shvatanje zastupa Don Johanson (Don JOHANSON) od kraja sedamdesetih godina dvadesetog veka na osnovu svog otkrića »Lusy« iz Hadara, kao i na osnovu starijih nalaza. Smatrao je *A. afarensis* istovremeno i za direktnog potomka poslednjeg zajedničkog pretka čoveka i čovekolikih majmuna. *A. afarensis* nije bez protivrečnosti priznat kao nova vrsta, i danas se takode, uvek iznova javljaju sumnje, pre svega zbog snažno izraženog polnog dimorfizma (ekstremne razlike između mužjaka i ženke). Neki smatraju da je *A. afarensis* zapravo mešavina ostataka 2-3 vrste (u prvim objavljivanjima nalaza pronalazači su još govorili o *Homo*, *A. africanus* i *A. robustus*). Od sredine devedesetih godina prošlog veka dalji nalazi i nove analize starijih nalaza slabe poziciju *A. afarensis* kao najstarijeg čovekovog pretka. *Australopithecus anamensis* i *Ardipithecus ramidus* polazu podjednako pravo na ovu poziciju.

4. *Ardipithecus ramidus* je polazna forma za sve australopithecine. Ovu poziciju prvobitnosti, naučnici koji su je pronašli (otkrivači), hteli su da naglase davanjem imena »ramidus« (=blizu korena). Kootkrivač Tim Vajt (Tim WHITE) smatra svoje otkriće perfektnom »karikom koja nedostaje« i postavlja *A. anamensis* koga je otkrio Miv Liki (Meave LEAKEY), zbog starosti, ali i mozaičke kombinacije prvobitnih i izvedenih osobina u poziciju između *A. ardpithecus* i kasnijih australopithecina. Osobine *A. ramidus* su zaista veoma primitivne: vilica i zubalo podsećaju na vrste iz miocena. Tanka zuba gled razlikuje ga od mio-

Osobina	pretpostavljeni filogenetski redosled			
Uspravan hod				
rano nastajanje	<i>A. ramidus</i>	→	<i>A. anamensis</i>	→ <i>H. ergaster</i>
kasno nastajanje	<i>A. ramidus</i>	→	<i>A. africanus</i>	→ <i>H. ergaster</i>
Veličina mozga, struktura	<i>A. afarensis</i>	→	<i>A. africanus</i>	→ »H.« <i>rudolfensis</i> → <i>H. ergaster</i>
Lice, zubi	<i>A. ramidus</i>	→	<i>A. afarensis</i>	→ »H.« <i>habilis</i> → <i>H. ergaster</i>
Grada šake	<i>A. anamensis</i>	→	<i>A. afarensis</i>	→ <i>Paranthropus</i> → <i>H. ergaster</i>
ili:	<i>A. anamensis</i>	→	<i>A. afarensis</i>	→ <i>A. africanus</i> → <i>H. ergaster</i>

Tabela 14.1. Različiti filogenetski redosledi prema kompleksu osobina na kojima se prvenstveno zasnivaju.

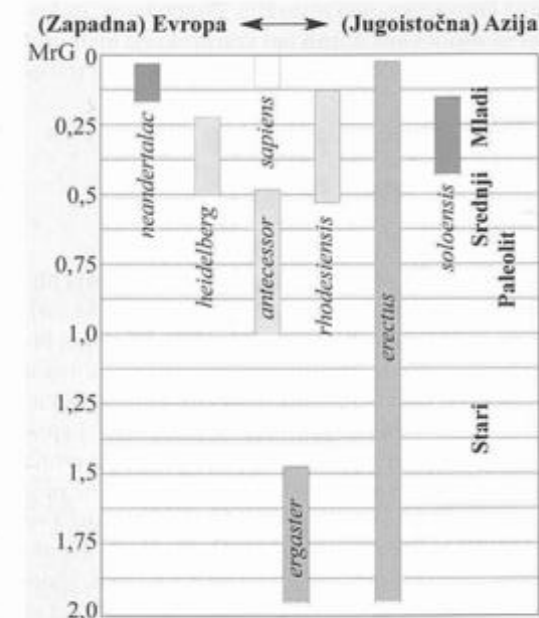
censkih čovekolikih majmuna (sa iznimkom vrste *otavipithecus*) kao i svih kasnijih formi. Zbir osobina pre daje povoda, da se ovoj vrsti da status neke »bočne grane«.

5. *A. anamensis* je polazna tačka radijacije australopithecina i predak čoveka. Ovo shvatanje zastupa pronalazač Miv Liki. Golenica, koja izgleda da omogućava uspravan hod, daje joj povoda, da ovu vrstu takode vidi kao čovekovog pretka. Ova shvatanja guraju vrstu *ardipithecus* sa jedne strane i vrstu *A. afarensis* sa druge strane, na jednu od slepih grana, koja treba da bude sporedan proizvod evolucije čoveka. Prema opisima pronalazača međutim, skelet ekstremiteta sličan je onome kod vrste *A. afarensis* sa jasnim prilagođavanjem životu u krošnji drveća. Osobine lobanje vrste *A. anamensis* su vrlo primitivne i pokazuju sličnost sa miocenskim čovekolikim majmunima.

6. Snažni australopithecini (*Paranthropus*) su čovekovi preci. Ova manje poznata hipoteza zasniva se na shvatanju, da je *Paranthropus boisei* posedovao osobine kostiju šake, koja je bila podesna za proizvodnju alata. Da li su pojedinačno iskopane kosti prstiju iz Swartkrans-a u Južnoj Africi zaista pripadale vrsti *Paranthropus* ostaje da se razjasni, jer je u tim slojevima nađen i *Homo erectus*. Visoko specijalizovana konstrukcija lica čini poziciju *Homo*-pretka neverovatnom za ovu vrstu.

7. »Homo« *habilis* i »Homo« *rudolfensis* su prvi predstavnici roda Homo. Ove vrste su još od vremena njihovog otkrića zauzele poziciju prve *Homo*-vrste. U međuvremenu je njihova veoma heterogena morfologija zahtevala razdvajanje u dve vrste. Međutim, obe vrste ne ispunjavaju minimum kriterijuma, koji je neophodan za morfološku definiciju roda *Homo*. »Homo« *habilis* nije prilagođen za ljudski uspravan hod i ima samo neznatno viši stepen encefalizacije od vrste *australopithecus*.

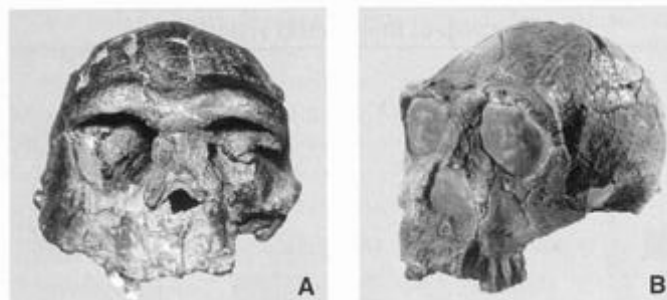
»Homo« *rudolfensis* ima građu lica i zube koji nisu ljudski: a što se tiče uspravnog hoda, mnogi tvrde da nije definitivno utvrđen, jer su dotični nalazi nađeni izolovano i možda pripadaju vrsti *Homo*



Slika 14.18. Stratigrafski položaj osam vrsta čoveka, koji su do sada opisani. Procene broja vrsta našeg roda, kod različitih autora variraju između jedne jedine visokovarijabilne vrste (*Homo sapiens*) i 12 ili više vrsta roda Homo, od kojih je preživeo samo *H. sapiens*.

Homo ergaster:
čovek zanatlija
Homo erectus:
čovek uspravnog hoda
Homo antecessor:
čovek pionir
Homo heidelbergensis:
Hajdelberški čovek

Homo rhodesiensis:
čovek iz Rodezije
Homo soloensis:
solo čovek
Homo neanderthalensis:
neanderthalac
Homo sapiens:
pametani čovek



Slika 14.19. A *Homo erectus* iz Sangirana, B *Homo ergaster* (KNM-ER 3733) sa jezera Turkana.

erectus. Zapravo ova detaljna analiza pruža argumente za isključenje ovih vrsta iz roda *Homo*.

Na osnovu mozaičnog sastava osobina ranih hominida ne može se povući jasna linija od miocenskih čovekolikih majmuna do čoveka, bez postavljanja konvergencija i reverzija. Prema tome, na kojim se osobinama zasnivaju konstrukcije evolutivnog rodoslova, dobijaju se različiti rodoslovi (tabela 14.1).

14.7. Pravi ljudi i njihove anatomske forme

14.7.1. Rod *Homo*

Prvi pravi ljudi naselili su stari svet od kraja pliocena do početka pleistocena (slika 4.18, 14.20). Da bi neka fosilna forma u užem smislu mogla biti pridodata rodu *Homo*, moraju biti ispoštovani sledeći kriterijumi: ljudski **uspravan hod u koracima**, **zapremina mozga** veća od 800 cm³ i **spособnost kulture** (uključujući **jezik**). Dok se grupa »Homo« habilis na osnovu ovih kriterijuma ne može uračunati u rod *Homo* u užem smislu (→ VI.14.5), o pripadnosti drugih formi rodu *Homo* uglavnom je postignuta saglasnost. Međutim, sporno je koliko vrsta postoji u okviru ovog roda, što je povezano sa različitim razumevanjem evolutivnih procesa, sa nejedinstvenim pojmom vrste i fosilnim materijalom koji nije uvek lako klasifikovati.

Bez obzira na problem definisanja pojma vrste, mogu se razlikovati tri velike morfološke grupe, oko kojih se grupišu sve ostale forme – *Homo ergaster/erectus*, *Homo neanderthalensis* i *Homo sapiens*. Njihova karakteristična obeležja pri tome pokazuju kontinualne prelaze, kao što je demonstrirao Kris Stringer (Chris STRINGER; uporedi: slika 14.35). U zonama preklapanja pre svega svoje mesto nalaze visoko varijabilne srednje pleistocenske forme. Preklapanja postoje ne samo morfološki,

već i vremenski i najizraženija su u jugoistočnoj Aziji (slika 14.18): tamo je živio *Homo erectus*, od 1,9 MrG do pre 30.000 radiometrijskih godina (=rG), tako da su u gornjem pleistocenu istovremeno bili prisutni neandertalci (u Evropi), *Homo erectus* (na Javi) i *Homo sapiens* (ceo stari svet).

14.7.2. Grupa *Homo ergaster/erectus*

Prve prave ljude nalazimo otprilike u isto vreme kako u Africi tako i u jugoistočnoj Aziji. Rane, afričke forme danas se svrstavaju u posebnu vrstu (*Homo ergaster*), iako su savremenici azijskog *Homo erectus*. Kasnije forme, koje su se pojavile u Africi pre oko 1,5 MrG, pokazuju tipične *H. erectus* – osobine (na primer krov lobanje primerka iz Olduvaja OH 9), tako da neki pretpostavljaju da je do naseljavanja došlo polazeći iz Azije, dok drugi pretpostavljaju da je u pitanju paralelni razvoj.

Grupa *H. erectus* nastanjivala je skoro ceo stari svet (slika 14.20): Afriku, Bliski istok, Evropu, Aziju, istočnu Aziju, jugoistočnu Aziju, severnu Kinu i moguće čak i Sibir. Neki istraživači pretpostavljaju naseljavanje Australije kasnim *erectus*-formama, što bi bilo povezano sa savladavanjem prilično velike morske površine. Time se čovek od vremena svog postanka pokazuje kao izraziti »kolonizator«.

Iako izgleda da se morfologija lobanje (slika 14.19, uporedi: slika 14.35) sa izrazitim nadočnim lukovima, niskom i produženom moždanom šupljinom, i masivnom građom vilice veoma razlikuje od današnjeg čoveka; ovo se ne odnosi na zapreminu lobanje. Veličina mozga je u opsegu današnjih varijacija (između 900 i 1100 cm³). Takođe je prisutna ljudska anatomija mozga (zaključeno na osnovu odlivaka unutrašnjosti lobanje) i ljudske osobine baze lobanje.

Isto tako tipično ljudska je i konstrukcija nosa. Građa skeleta trupa i ekstremiteta je po svojim proporcijama veoma slična današnjem čoveku i odlikuje se vanrednom otpornošću. Više fragmenata skeleta iz Afrike pokazuju da su ove forme hodale **ljudski – uspravno**. Životinjske kosti prisutne na nalazištima ukazuju na *ishranu mesom*. Kost su verovatno prema određenoj šemi razbijane, s ciljem da se iskoristi hranljiva koštana srž. Isto tako paralelni tragovi zasekotina na dugačkim kostima ukazuju na sistematsku obradu ulova. Kod kasnijih *erectus*-formi poznajemo čak prilično istančane tehnike lova i upotrebu vatre.

Ispitivanja na kamenom alatu dozvoljavaju zaključke o »majstorskoj veštini« proizvođača alata: interesantno je da je desnorukost bila češće zastupljena, kao i kod današnjih ljudi. Najnoviji rezultati dozvoljavaju čak pretpostavku, da su ljudi pre 0,8 MrG splavom ili drugim plovnim objektom savladali više od 20 km široke moreuze i nastanili se na ostrvu Flores u Indoneziji.

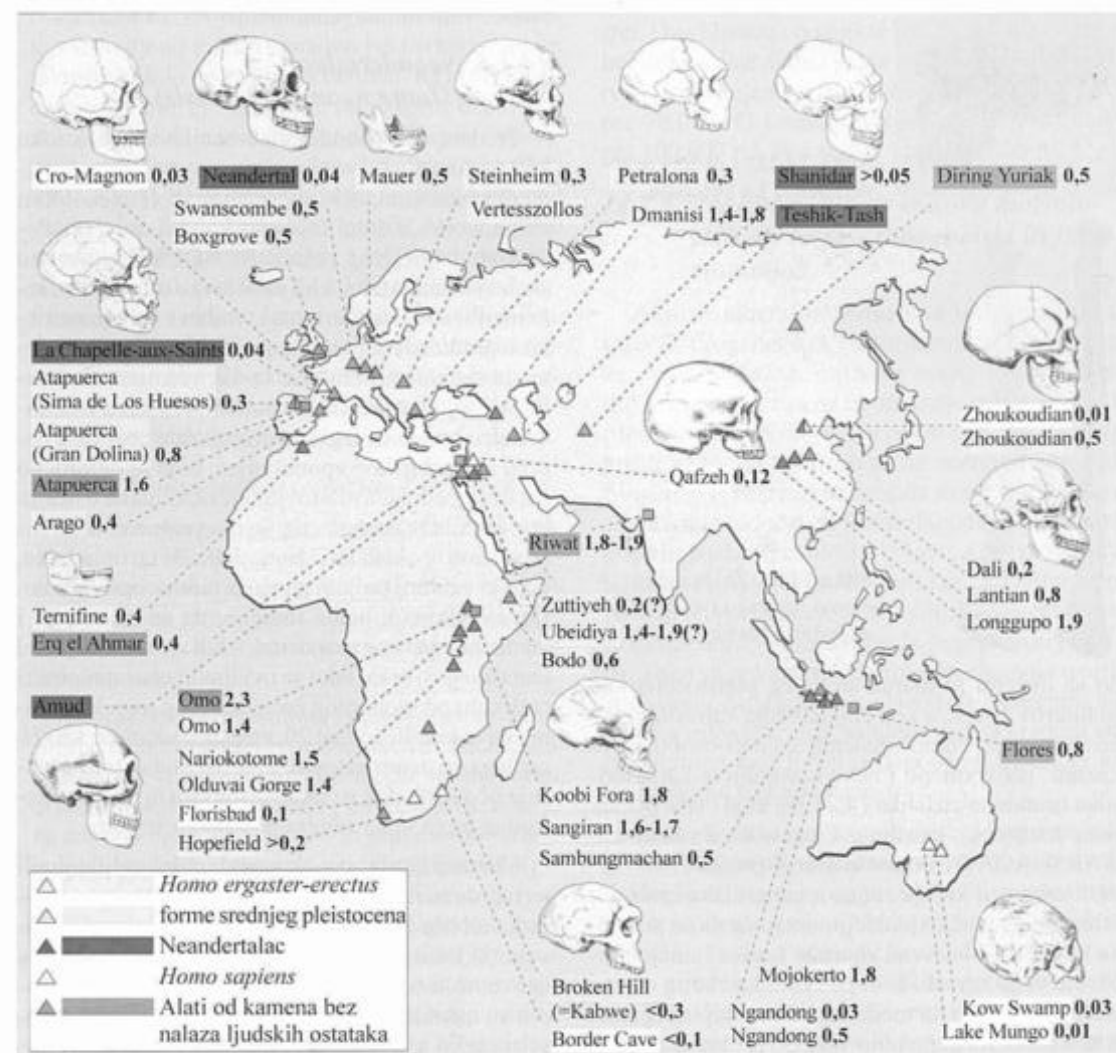
14.7.3. Srednjopleistocenski »mešoviti« oblici

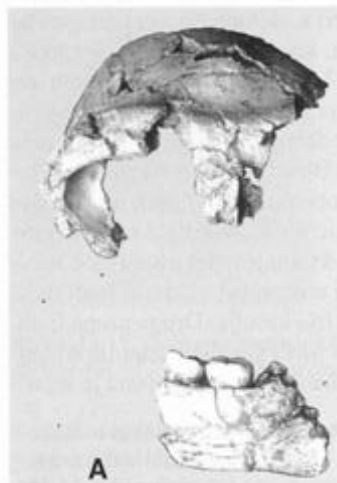
Forme srednjeg pleistocena filogenetski teško se svrstavaju, jer u različitoj meri kombinuju osobine dve ili sve tri morfološke osnovne forme. (*Homo erectus/ergaster*, *neanderthalensis*, *sapiens*; slika 14.35. Često je uz to otežano i njihovo datiranje.

Naročito forme, koje su pronađene u severnoj Španiji, u sistemu pećina Gran Dolina i Sima de los

Huesos kod Atapuerka, demonstriraju ceo spektar osobina: populacija, koja je živela pre 0,8 MrG u Gran Dolina je 1997. klasifikovana kao *Homo antecessor* (»Čovek pionir«). Moguće je da je ovaj čovek nastanjivao nedostupna, šumovita područja Evrope, polazeći od Bliskog istoka. Na još uvek dosta siromšanom iskopanom materijalu, prepoznaju se pored *erectus*-sličnih karakteristika i *sapiens*-osobine (slika 4.21. A), što je neke istraživače začudilo, jer su najraniji anatomske moderni ljudi došli u Evropu tek 0,75 MrG kasnije. Druga grupa ljudi, koja je otprilike 0,5 MrG kasnije nastanila Atapuerko (Sima de los Huesos), klasifikovana je zajed-

Slika 14.20. Najvažniji pleistocenski nalazi roda *Homo* (brojčani podaci u MrG). Morfološki teške za klasifikovanje »mešovite« forme (uporedi: slika 14.35) su veoma varijabilne.





Slika 14.21. Dve ljudske forme iz Atapuerca / severna Španija: A. *Homo antecessor*, B. Hajdelberški čovek (Hajdelberg je mesto u Nemačkoj u čijoj su blizini otkriveni ostaci čoveka *Homo heidelbergensis*). Javier TRUEBA, Madrid Scientific Films).



Slika 14.22. Lobanja neandertalca iz La Ferrassie.



Slika 14.23. Žbica ranog *Homo sapiensa* (levo) i neandertalca (desno).

no sa drugim formama srednjeg pleistocena kao Maurerov čovek, a kod Hajdelberga kao *Homo heidelbergensis*. Pored arhaičnih *sapiens*-osobina, pokazuju istovremeno i neke nesumnjive karakteristike neandertalca (slika 14.21.B), koje inače poznajemo tek mnogo kasnije iz Francuske. Za Juan-Luis ARSUAGA *Homo antecessor* je predak *Homo heidelbergensis*, koji je zapao u geografsku izolaciju i time i u genetičku izolaciju: moguće da su promene klime i/ili »drvena zavesa« (gusta šuma) sprečavale vezu između Evrope i ostatka starog sveta i time razmenu gena među različitim populacijama. Kako izolacija generalno vodi do promena u spek-

tru osobina, mogao je tako nastati klasičan neandertalac, adaptiran na hladnoću (slika 14.22).

14.7.4. Neandertalac (*Homo neanderthalensis*)

Predstava o neandertalcu oscilovala je u toku 150 godina duge istorije paleoantropologije, između dva ekstrema; neki su ga smatrali »čovekolikim majmunom«, a drugi čovekom kao što smo i mi. Početkom dvadesetog veka je M. BOULE na osnovu skeleta neandertalca koji je bolovao od artritisa, rekonstruisao »neandertalca«, vođen evolucionističkom pretkoncepcijom, da pred sobom ima biće između majmuna i čoveka. Iz tog vremena i zahvaljujući toj rekonstrukciji, potiče predstava o neandertalcu brutalnog izgleda, držanja tela pognutog napred i životinjskog »ponašanja«, koja se delimično još uvek podržava maštovitim ilustracijama u nekim knjigama. Ovakvo shvatanje o neandertalcu održalo se skoro pola veka i danas dalje živi u umu laika, iako je velikim brojem naučnih radova opovrgnuto. Danas takoreći, nema indicija, da su anatomija i mentalni repertoar neandertalca bili »primitivniji« od današnjeg čoveka, iako se ovi ljudi jasno anatomske razlikuju od modernog čoveka. Zbog toga je do ranih devedesetih godina 20. veka neandertalac kao *H. sapiens neanderthalensis* smatran podvrstom današnjeg čoveka, dok se sada – u okviru opšteg »povećanja« broja vrsta smatra posebnom vrstom.

Nema sumnje, da su neandertalci sahranjivali mrtve, da su raspolagali socijalnim strukturama i posedovali iste govorne mogućnosti kao i današnji čovek. (U Izraelu je čak nađena jezična kost, koja je istovetna sa onom kod današnjeg čoveka). Proizvodili su nakit kao i muzičke instrumente (→ vidi zaseban tekst s. 269). Isti delovi skeleta, koji su rani-

Sporni pojam »rasa«

Bez sumnje svi današnji ljudi ne samo da pripadaju jednoj jedinoj biološkoj vrsti, već i jednoj danas živoj podvrsti *H.s.sapiens*. Iako su pred Bogom, a i na naučnoj osnovi međusobno jednaki, ovo saznanje ne sprečava diskriminaciju nekih grupa stanovništva. Zbog zloupotrebe ideologije rasa, koja je na tlu političkih i evolucionističkih bezumnih ideja (ne samo u dvadesetom veku) sazrela u strašnu izopačenost, podela čovečanstva na različite »rase« veoma je sporna. Iako je pojam »rasa« zapravo vrednosno neutralni biološki pojam, izbegava se u antropologiji.

je vodili do rekonstrukcije pognutog držanja, danas demonstriraju, da su kosti istina bile snažnije nego u proseku kod današnjih ljudi, ali se pojedinačne osobine nalaze u opsegu varijacija *Homo sapiens*.

Jačina kostiju ruku a naročito njihovo krivljenje (→ slika 14.23) – slično nategnutom luku za strele – uslovljeno je funkcionalno još nerazjašnjenim faktorima, koji su za života delovali na kosti neandertalca i bili primetni već na skeletu dece. Tek zbir osobina daje prilično dobro definisanu, specijalizovanu formu neandertalca. Erik Trinkhaus (Eric TRINKHAUS) je građu kostiju, odnosno zbijenu građu tela i proporcije dugih kostiju doveo u vezu sa prilagođavanjem hladnoći. I relativno i apsolutno veći mozak (→ slika 14.13) i jedinstvena morfologija lica (»šiljato lice«: izbočena sredina lica, uporedi: slika 14.22) različito je shvaćena kao prilagođavanje klimi? Neandertalac je zatim bez traga nestao pre 30.000 rG, kratko nakon što se u Evropi pojavio moderni čovek.

14.7.5. *Homo sapiens* »razuman« čovek

Od vremena gornjeg pleistocena anatomske moderan čovek (*Homo sapiens*) nastao je prilično brzo ceo stari svet i od pre 30.000 rG i novi svet. Dok su se tehnika izrade alata i kulturna raznovrsnost enormno povećavali, morfološka raznovrsnost značajno se redukovala.

Od raznovrsnih osobina roda *Homo* sa današnjim čovekom preživeo je samo jedan isečak. Određene geografske varijacije mogu se, međutim, utvrditi i analizom današnjeg čovečanstva. Klasična antropologija govorila je o tri grupe »rasa« (mongoloidi, europidi i negroidi: → vidi zaseban tekst pojam »rasa«), što je bilo grubo klasifikovanje ljudskih grupa populacija na osnovu očiglednih kombinacija osobina. Na današnjim populacijama, koje žive na hiljadugodišnjoj periferiji civilizacije i kao posledica geografske i genetičke izolacije ne podležu opštem mešanju gena, zapaža se u odnosu na

ostali deo svetskog stanovništva blago pomereni spektar osobina.

Slični konflikti osobina i vremena kao kod klasifikacije formi srednjeg pleistocena, prisutni su i kod nalaza u Australiji. Lobanje pronađene kod Kow Swamp i jezera Willandra, stare 10.000 rG poseduju neke osobine vrste *Homo erectus*, dok tri puta stariji nalazi sa jezera Mungo i Keilor pokazuju mnogo napredniju morfologiju. Na osnovu još do pre kratkog vremena važeće predstave, da se prva kolonizacija Australije dogodila najranije pre oko 50.000 rG *sapiens*-formama, »prvobitni« nalazi snažnih formi mogli su se interpretirati samo kao atavizmi (→ V. 9.5.2). Drugi istraživači shvatili su, međutim, ova obeležja kao genetičko svedočanstvo ukrštanja vrste *Homo sapiens* sa tu od ranije nastanjenom vrstom *Homo erectus*, koji je u jugoistočnoj Aziji moguće i u Australiji, našao utočište i tako se mogao duže održati. Ova hipoteza poduprta je novim podacima (arheološki nalazi alata i jedna slika na steni), koji potvrđuju postojanje vrste *Homo erectus* na Javi do pre 30.000 rG i nastanjivanje Australije najmanje pre 100.000 rG, ako ne čak i pre 170.000 rG.

14.7.6. Zaključivanje na osnovu morfoloških obeležja – filogenetski ili funkcionalno?

Ako se morfološke osobine interpretiraju na osnovu filogenetskih i evolucionističkih predstava, onda se pažnja prilikom ocene fosilnih formi usmerava pre svega na utvrđivanje odnosa porekla. Međutim, istraživači su i u ovom pravcu tumačenja prešli na to, da niz osobina ne ocenjuju samo kao filogenetski relevantne, već da razumeju i njihovu adaptivnu vrednost, to jest prilagođavanje na različite klimatske ili ekološke uslove, a da iza toga stoji makroevolutivni trend. Vezu između klime i proporcija tela poznata je iz životinjskog sveta (pravilo Bergmanna i Allena) i može se primeniti i na ljude. Tako su pokazana morfološka slaganja u prilagođavanju današnjih populacija na ekstremne klimatske uslove: kratka, sabijena tela sa kratkim ekstremitetima kod formi prilagođenih hladnoći kao kod Eskima ili Laponaca.

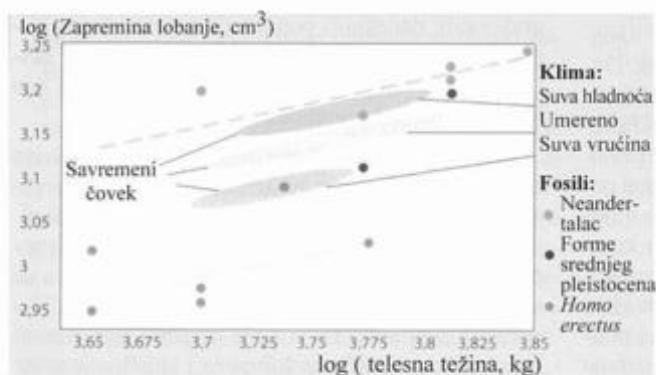
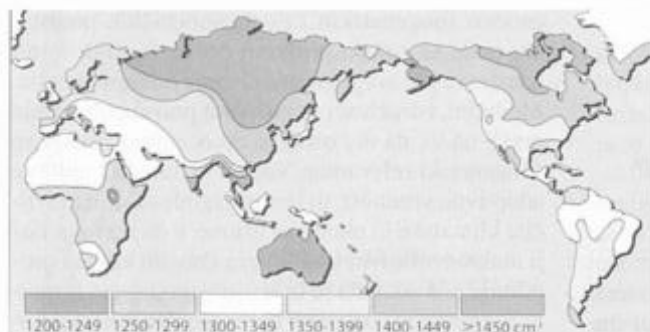
Karakteristika »veličine mozga« je sigurno jedan od najomiljenijih parametara za utvrđivanje evolutivnog niza: manji mozgovi smatrani su primitivnijim, a veći naprednijim. Međutim, kod današnjih populacija utvrđene su različite veličine mozga, a da uz to nije bila dokazana različita inteligencija. Kenet Bils (Kenneth BEALS) je utvrdila signifikantnu vezu između klimatskih zona i veličine mozga:

2011. OBJAVLJENO DA NASTANAK SKELETARNA LUBANJA NEANDERTALCA POKAZUJE DA



Slika 14.24. Kod australijskih prastanovnika je Milford WOLPOFF mogao da ustanovi korelaciju između masivnih nadočnih lukova i jačine vilice. (Državni prirodjački muzej, Karlsruhe)

Slika 14.25. Podela apsolutnih veličina mozga današnjih ljudi. Populacije koje žive u hladnijim severnim širinama imaju veću masu mozga (plavo), dok se sa sve toplijim klimatskim uslovima veličina moždane mase smanjuje (crveno). (Prema BEALS et al. 1984, izmenjeno).



zapremine mozga postaju značajno veće, što je klima hladnija, a što je sunce vrelije, to je ljudski mozak manji (slika 14.25). Ova povezanost nije utvrđena samo kod određivanja apsolutnih, već i relativnih veličina mozga (to znači u korelaciji sa telesnom težinom). Nakon što je Ralf Holovej (Ralf HOLOWAY) veliki mozak neandertalca doveo u vezu sa klimom ledenog doba, ubrzo je usledila primena ovog pravila na fosilne forme: na slici 14.26 prikazan je dijagram na kome je neandertalac kao čovek adaptiran na hladnoću iznad srednje alometrijske prave. Da li je prava vrste *Homo erectus* tako daleko ispod srednje vrednosti, zbog toga što se diferencijacija ove forme ljudi odigrala u vrućim klimatskim uslovima, ostaje da se utvrdi. U najmanju ruku, znamo da za današnje forme veličina mozga nije adekvatna mera inteligencije (→ VI. 14.5.2)

Kako lobanja formira jednu funkcionalnu celinu, veličina mozga zasigurno deluje na celokupnu konstrukciju. Iz razloga što je kod malog mozga (*H. erectus*) čelo niže, pritisak žvakanja, kojim vilični aparat deluje na lobanju u njenom moždanom delu je izraženiji. Zato je logično da masivnija građa kostiju i nadočni lukovi, deluju kao oslonci (podupirači) nasuprot sili savijanja usled opterećenja koje proizvode zubi, tako da pojedinačne osobine »mali mozak – nisko čelo – nadočni lukovi« mogu biti funkcionalno povezane.

Slika 14.26. Veličina mozga u odnosu na telesnu težinu današnje ljudske populacije poredana prema klimatskim zonama. Nelinearna povezanost između zapremine lobanje i telesne težine može se prikazati logaritamski kao alometrijska prava. Nagib alometrijske prave je isti za sve današnje ljudske populacije, ali ne i njihov položaj: kod formi prilagođenih hladnoći, alometrijska prava je paralelno pomerena u pravcu veće moždane mase (plava površina), a kod formi prilagođenih vrućinama u pravcu manje moždane mase (crvena površina). Ako se analiziraju fosilni ljudi, onda je rasipanje vrednosti zbog nesigurnosti kod određivanja telesne težine i zapremine mozga mnogo veće, osim toga imamo malo merenih uzoraka. Ipak podaci su u saglasnosti sa hipotezom, da je prava za neandertalca koji je prilagođen hladnoći pomerena u pravcu veće moždane mase. Niske vrednosti *Homo erectus* mogle bi biti u vezi i sa njegovom diferencijacijom u toplim područjima. (Iz HARTWIG-SCHERER 1994 a, izmenjeno).

14.8. Alat i umetnosti

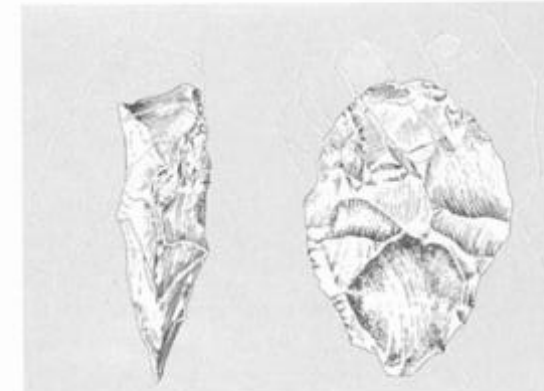
14.8.1. Kultura paleolita

U ranom paleolitu razlikujemo dve glavne kulture, olduvajsku i ašelsku. Prva je nazvana prema prvobitnom mestu nalazišta u olduvajskoj klisuri i sastoji se od kamenog alata (uporedi: slika 14.16). Za ašelsku, nazvanu po mestu otkrivanja St. Acheul u Francuskoj, tipični su obostrano simetrično obrađeni ručni kameni noževi (slika 14.29). Najstariji alati od kamena koji datiraju iz 2,5–2,6 MrG pripadaju olduvajskoj kulturi (slika 14.16), dok je ašelska kultura poznata od pre 1,6 MrG. Najčešće se rani Olduvaj dovodi u vezu sa *Homo spec.* (najčešće *H. habilis* – vidi: VI.14.5) a rani Ašel sa *Homo erectus*, i ako kamenje nije otkriveno zajedno sa kostima ovih vrsta. Oba tipa alata, a naročito olduvajski, prisutni su kroz celu istoriju čovečanstva i održali su se čak i u nekim današnjim kulturama. Na nekim nalazištima istovremeno postoji oruđe olduvajskog i ašelskog tipa, ili čak u obrnutom vremenskom redosledu. Pre oko 200.000–150.000 rG ašelski alati, široko rasprostranjeni u starom svetu, uglavnom su zamenjeni alatima srednjeg paleolita.

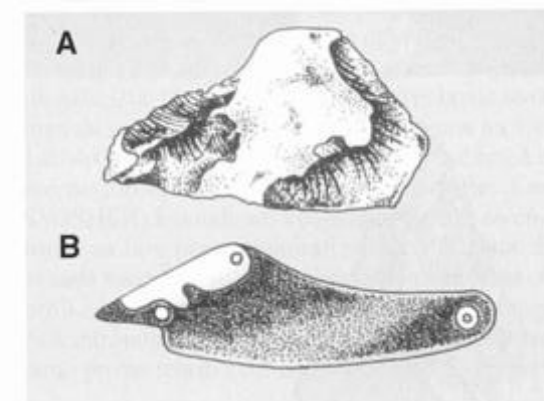
Povezanost tehnološkog razvoja između Olduvaja i Ašela nije razjašnjena, i ne može se održati u okviru uobičajenih evolucionističkih ideja, kao prikazana sekvenca spore evolucije od Olduvaja do Ašela: štaviše ašelski tip oruđa je verovatno sa nekog još nepoznatog mesta nastanka naglo unesen u olduvajsku kulturu.

Tumačenje koje je ranije bilo na snazi, prema kome je varijabilnost alata procenjivana čisto prema pretpostavkama evolucije, danas je ustupila mesto više funkcionalno-ekološkim aspektima. To znači: na izgled alata nije uticala samo mentalna sposobnost proizvođača, već su i uslovi životne sredine imali uticaja na izgled i namenu alata, kao na primer dostupnost sirovina, ponuda hrane i mobilnost. Činjenica da su i rani paleolitski čovek i anatomski moderan čovek proizvodili alat tipa starog paleolita, pokazuje da se na osnovu tipa alata ne mogu donositi zaključci o mentalnom kapacitetu proizvođača.

Neke od tehnika u proizvodnji staropaleolitskih alata sasvim su savremene: ašelska kamena oruđa u obliku klina (vidi sliku 14.27) iz Svanskomba u Engleskoj, pokazuju prilagodljivost ruci korisnika, time što je ciljanim uklanjanjem komadića kamena napravljeno udubljenje za mišić palca na ruci. Na drugoj strani alata jagodica



Slika 14.27. Ašelski ručni klinovi iz Svanskomba (Kent/Engleska). Ručni klin ležao je optimalno u ruci svog korisnika. (Prema MONTAGU 1976)



Slika 14.28. A. Ašelski nož za obradu kože iz Svanskomba (Kent/Engleska), B. moderan krznarski nož. Donji deo kamenog noža je odlomljen. Noževi krznara početkom dvadesetog veka bili su još sličniji ašelskom alatu nego ovde prikazana moderna verzija. (Prema MONTAGU 1976.)



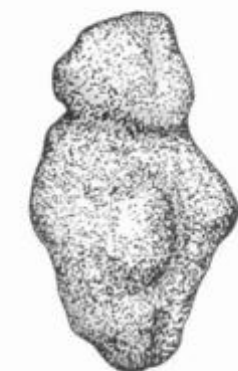
Slika 14.29. Tri dvostrano (gore) i dva jednostrano istesana kamena noža.



Slika 14.30. Rano paleolitski logor lovaca na divlje konje kod Šonigena, oblast Helmstedt, pogled na horizont nalazišta sa skoro iskopanim kopljem za bacanje (omorika, *Picea* sp), vrh sa prednje strane, dužine 2,3 m. U tom horizontu nalaze se i kosti (ostaci ulova), a odmah desno pored koplja je konjska lobanja. Levo: Dr Hartmut THIEDE. (Foto: Peter PFARR, Institut za negu spomenika, Hannover, preuzeto uz dozvolu)



Slika 14.31. Kremena ručna sekira iz Norfolka sa fosilom morskog ježa (prema OAKLEY 1981)



Slika 14.32. Ženska figura isklesana od vulkanskog kamena, ašelska kultura, Berekhat Ram, Izrael. Sa datiranjem starošću između 233.000-800.000 rG to je najstarija poznata figura (prema GOREN-INBAR 1986).

svakog prsta ima udubljenje za stabilni oslonac (slika 14.27), tako da alat za vreme rada leži čvrsto u ruci. Drugi alat omogućavao je sečenje najmanjih komada kože sa najvećom preciznošću, jer se u svakom položaju mogao stabilno držati. Ovaj ašelski alat liči na krznarski nož s početka 20. veka (slika 4.28).

Više kopalja starih 400.000 rG otkriveno je 1995. godine u oblasti bogatoj mrkim ugljem, Šonigen u Harcu (slika 14.30). Ova koplja potvrđuju da su ljudi iz srednjeg pleistocena bili spretni lovci na krupnu divljač. Koplja iz Šonigena daju, zbog svoje posebne tehnike proizvodnje, značajniji uvid u sposobnosti ljudi srednjeg pleistocena: svako koplje proizvedeno je od stabla omorike starosti 30 godina, pri čemu je vrh koplja od osnove stabla, gde je drvo najtvrdje. Ova koplja iz srednjeg pleistocena imaju iste proporcije kao i moderna koplja za bacanje.

Međutim, majstori iz ranog paleolita nisu u svom zanatstvu imali u vidu samo potrebu da ostvare funkcionalnost, već i estetiku, kao što to pokazuje sledeće poglavlje.

14.8.2. Umetnost paleolita

Iako se umetnost i kultura dovode u vezu tek sa kasnim paleolitom, postoji nekoliko značajno starijih svedočanstava o poznavanju i primenjivanju estetike u radu drevnih majstora. Navedimo nekoliko, najmanje 200.000 rG starih paleolitskih nalaza, koji se pripisuju ljudima iz srednjeg pleistocena, eventualno i vrsti *Homo erectus*.

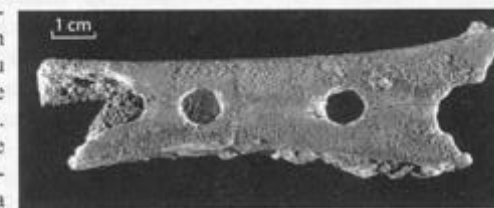
Simetričan oblik ašelskih ručnih sekira, koje se pripisuju vrsti *Homo erectus*, dozvoljava pretpostavku

o smislu za estetiku. U Engleskoj su osim toga otkriveni ukrašeni predmeti, koji bez sumnje imaju estetski aspekt. Jedna ručna sekira od kremena iz Norfolka ima tačno u centru fosilnu školjku sa duplom ljušturu (*Spondylus spinosus*), dok jedna druga iz Svanskomba (slika 14.31) nosi fosil morskog ježa (pastirska krana). Ove pastirske krune prema procenjenju naroda i arheološkim nalazima u keltskom ledenom dobu (moguće još i ranije) smatrane su kamenom gromova, koji je Tor ili neki drugi bog norveške mitologije zbacio sa neba. Kod neandertalca, ali i kod ranijih ljudi, poznat je nakit, kojim su se sami kitili, što govori o samospoznaji. U El Greifi u Libiji, nađeni su fragmenti ukrasnih kuglica, starih 200.000 rG, pravljeni od ljuski nojevih jaja.

Gomilice okera (pigment mineralnog porekla) poznate su iz Tera Amata u Francuskoj i nalazišta Bekov iz Češke. U Bekovu je puder od okera očigledno bio namerno proizveden i u velikim količinama. Upotreba pigmenta je kod današnjih naroda povezana sa magijsko-ritualnim radnjama. U te svrhe ponekad su komadi pigmenta transportovani sa veoma udaljenih mesta. Takođe i priprema i primena su dosta komplikovani: odgovarajući mineral mora se raspoznati i odabrati. Nakon toga pigment se zagreva ili nagoreva, struže ili pretvara u prah i prah sakuplja u jednoj posudi. Da bi se postigla željena viskoznost, prahu se dodaje tečnost i posle toga nanosi.

Neandertalci – drevni muzičari?

Arheolog Ivan Turk (Ivan TURK) našao je 1995. u Sloveniji fragment medvede natkolenice koja je bila izbušena. Analiza koju je sproveo muzikolog Bob Fink (Bob FINK), potvrdila je da se radi o fragmentu frule. Instrument je mogao da proizvede najmanje 4 tona na dijatonskoj notnoj skali, koja obuhvata i polutonove. Verovatno je sačuvan samo jedan deo frule. Nalaz se sada čuva u arheološkoj zbirici Slovenske akademije nauka u Ljubljani. Iskopan je iz slojeva završne faze ranog paleolita (Le Moustier; 43.000 do 67.000 rG) pa se zbog toga pretpostavlja da je u pitanju delo neandertalca. Ako je to tačno, neandertalac je pored odgovarajućih intelektualnih i manualnih sposobnosti raspolagao i harmoničnim razumevanjem tonova kao i današnji čovek. Uz to treba reći da su najstarije poznate frule anatomske moderne čoveka nesumnjivo mlade i mnogo jednostavnije građene. Samo ovo bilo bi već dovoljno senzacionalno, ali osim toga nedavno je pokazano, da neandertalac potiče iz jedne veoma



Najstariji do sada mogući poznati prikaz ljudske figure potiče iz Berekhat Rama u Izraelu (slika 14.32). Mali komad vulkanske stene, koji datira između 0,2 i 0,8 MrG, u svom prirodnom obliku liči na žensku figuru. Oko »vrata« i »duž ruku« vide se urezi i udubljenja, koji prema mikroskopskom ispitivanju nisu produkt prirode, već rezultat ljudske obrade. Očigledno je da su ljudi iz starog paleolita imali mentalne i duhovne sposobnosti, koje se u principu mogu uporediti sa sposobnostima modernih ljudi.

14.9. Hipoteze o postanku čoveka

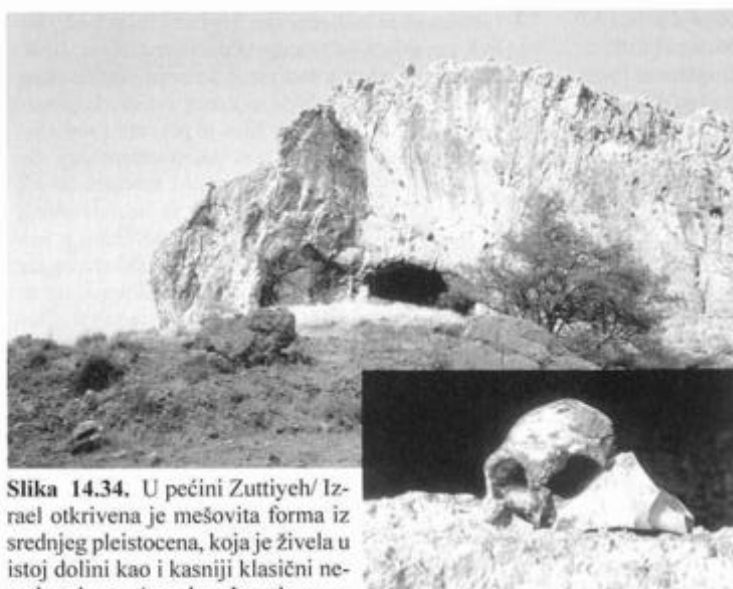
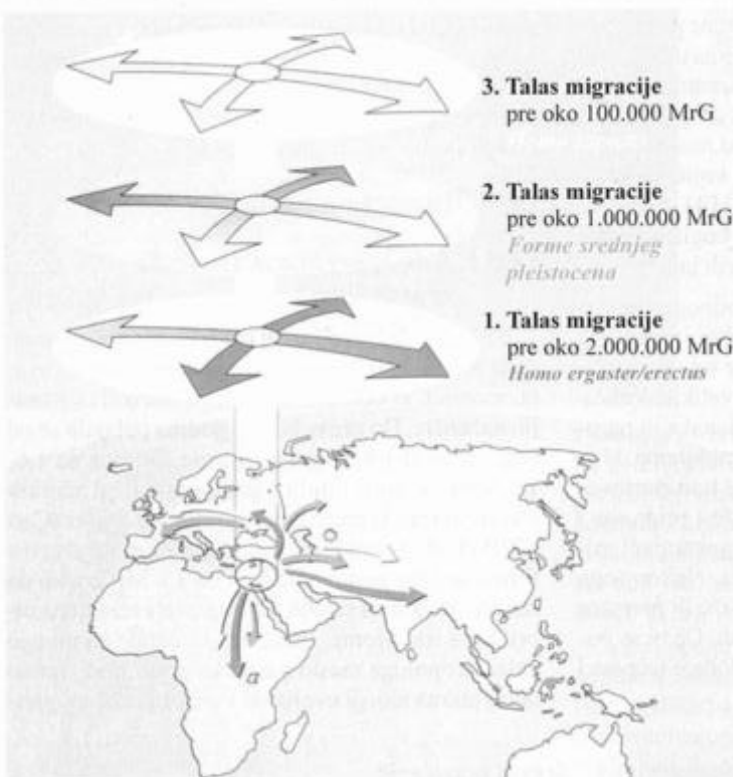
14.9.1. Gde je geografska korelacija pravih ljudi?

Sa kojeg dela Zemlje su prvi predstavnici pravih ljudi mogli da kolonizuju druge delove starog sveta, moguće je odrediti na osnovu starosti najstarijih nalazišta. Do pre nekoliko godina polazilo se od toga da su afričke *ergaster*-forme datirane na 1,6-1,8 MrG za skoro 1 milion godina starije od azijskih *erectus* formi. U međuvremenu su Karl Svišer (Carl SWISHER) i saradnici, već dugo poznate *erectus* forme sa Jave ponovo datirali na 1,8 MrG, tako da se sada smatra da su oba regiona sveta naseljena otprilike u isto vreme. Ipak, Afrika ostaje za mnoge paleantropologe mesto nastanka prvih ljudi, jer su tamo prema teoriji evolucije verovatno živeli pret-

stare linije. U radnoj grupi Svante PAABO u Minhenu 1997. izolovan je i sekvenciran fragment mitohondrijalne DNK poreklom od neandertalca. Poređenje sa DNK današnjih ljudi uz primenu »molekularnog časovnika« pokazalo je otprilike 0,6 MrG za starost zajedničkog pretka. Ovo je potvrdilo staru hipotezu paleoantropologa, da se anatomske moderne čovek nije razvio iz neandertalca, već je ovog potisnuo u nedavnoj prošlosti. Međutim, do sada je bilo mišljenja, da se ove dve ljudske forme nisu tako davno razdvojile jedna od druge.

Pod pretpostavkom da nam molekularni časovnik pruža tačne vrednosti, mora se ili prihvatiti da su sposobnosti potrebne za proizvodnju frula imali i zajednički preci modernog čoveka i neandertalca pre otprilike 0,6 MrG, ili se mora pretpostaviti, da su ove sposobnosti u obe linije nastale nezavisno. Obe varijante izgledaju neočekivano iz ugla današnjeg shvatanja evolucije čoveka.

Slika 14.33 Nastanjivanje starog sveta u tri talasa migracije. Detaljnije u tekstu.



Slika 14.34. U pećini Zuttiyeh/ Izrael otkrivena je mešovita forma iz srednjeg pleistocena, koja je živela u istoj dolini kao i kasniji klasični neandertalac, u Amudu u Izraelu.

postavljeni prapreci (»Out of Africa I«). Treća alternativa je Bliski istok, na pola puta između Afrike i (jugoistočne) Azije i direktna veza između dva kontinenta, teren na kome je, pored fosila *Homo erectus* iz Ubeidiya / Izrael, koji nisu sa sigurnošću datirani, u susednom Erk el Ahmar pronađen horizont sa alatima od kamena, datiranim na 1,9 MrG, tako da se ovo područje takođe moglo uzeti u razmatranje kao centar širenja *ergaster/erectus* grupe. (slika 14.33).

I za nastanak *Homo sapiens* najčešće se navodi Afrika (VI 14.9.2), gde treba da je (relativno kasno) nastala *sapiens*-osnivačka populacija koja je naselila stari svet. Pored Afrike Kris Stringer (Chris STRINGER) smatra da kao centar iz koga je počela da se širi naša vrsta, dolazi u obzir i Bliski istok. Rane *sapiens* forme pećina Kafzeh, slične su starosti kao i odgovarajuće afričke forme. Interpretacija genetičkih podataka svedoči prema Dajan Vedl (Diane WADDLE) pre za Bliski istok nego za Afriku kao centar iz koga se naša vrsta raširila po svetu (vidi i sliku 14.34).

14.9.2. Kako su nastale današnje populacije?

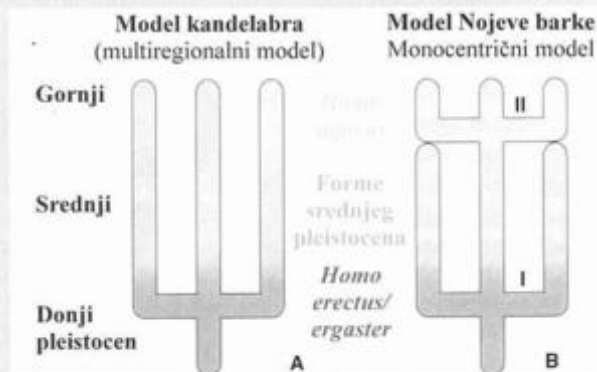
Ideja, da je moderni čovek nastao relativno kasno iz veoma male populacije, zasniva se na neznatnoj genetičkoj polimorfnosti svih današnjih populacija. Genetička polimorfnost naše vrste je u poređenju sa drugim vrstama sisara iste starosti, višestruko redukovana što je pokušano da se protumači događajem prolaska populacije naših predaka kroz usko grlo. Ken, Stouning i Vilson (CANN, STONEKING i WILSON) godine 1987. pretpostavili su na osnovu poređenja mitohondrijalnih DNK (mtDNK) koje se nasleđuju isključivo po majčinoj liniji, da svi današnji ljudi potiču od jedne jedine afričke žene (»majka čovečanstva – Eva«), koja je živela pre 200.000 rG. Iako su ovi podaci u saglasnosti sa hipotetič-

Da li je *Homo sapiens* nastao na jednom ili više mesta?

U vezi sa nastankom modernog čoveka razmatraju se dva modela. Policentrični model nastanka (A), takođe u literaturi poznat pod nazivima lokalni kontinuitet, model kandelabra, i model »Nojevi sinovi«, pretpostavlja, da je moderni čovek u više područja starog sveta nastao otprilike istovremeno iz lokalnih *Homo erectus* populacija, bez većih seoba i pomeranja stanovništva. Postojeći kontakti populacija na područjima preklapanja verovatno su osigurali ravnomerni razvoj *Homo sapiens* u svim delovima starog sveta. Tako prema ovom modelu, lokalne osobine »rasa« imaju svoje korene već u *H. erectus* populaciji.

Monocentrični model poznat i kao »Out of Africa II«, model »Nojeve barke« ili »Model Edemski vrt«, pretpostavlja, da je moderni čovek nastao samo jednom i onda se seobama rasprostranjivao i tako svoje prethodnike (skoro) potpuno potisnuo. Ovde formiranje »rasa« ide unazad samo do 100.000 rG, nakon što su rani *sapiens* predstavnici napustili zemlju nastanka.

U prilog monocentričnog modela govori evropski fosilni nalaz iz gornjeg pleistocena, prema kome anatomske moderne čovek sa svojom kulturom nastaje prilično iznenadno (odjednom) pre 40.000 rG. Fosilni nalaz iz jugoistočne Azije svedoči naprotiv pre za kontinualni model, tako da bi možda najbliža realnosti bila sinteza ova dva koncepta (VI. 14.9.3).



kim događajem uskog grla, ne može se dokazati, da li je »mitohondrijalna Eva« bila stvarno jedna jedina žena svoga vremena ili je pripadala nekoj većoj populaciji, koja je proizvela današnje čovečanstvo.

Istraživači pokušavaju da uz pomoć molekularnog »časovnika« izračunaju, kada je postojala hipotetična »Eva« sa svojom rodbinom (V. 9.3). Proveravanje se vrši najčešće na osnovu paleontoloških podataka. Mnogobrojne do sada izvedene procene datiranja, pokazale su da je »majka Eva« živela pre najviše 800.000 a najmanje 70.000 rG (gruba procena je u najmanju ruku veoma neprecizna, ako uopšte ima bilo kakvu naučnu vrednost; komentar prevodioca). Stope mutacija koje se zasnivaju na ovim proračunima moraju se, međutim, odnedavno dovesti u pitanje, pošto je stopa mutacija mtDNK u rodoslovima pojedinih porodica eks-

perimentalno određivana: neke od direktno merljivih stopa mutacija mtDNK izgledaju do deset puta više nego što se to do sada pretpostavljalo. Iz toga bi logično proizlazilo, da je »Eva« bila mnogo mlađa. Koliko brzo se mtDNK u dužim vremenskim periodima menja, trenutno još nije jasno, jer pojedine oblasti mtDNK mutiraju različitim brzinom, a selekcija eliminiše štetne mutacije. Genetički podaci pokazuju, da je u okviru ljudske populacije varijabilnost relativno visoka, ali razlike među populacijama relativno male. Ovi podaci mogli bi se tumačiti u smislu brzog diferenciranja »rasa« tokom nastanka anatomske moderne čoveka.

14.9.3. Osnovni tip *Homo* i njegova radijacija

Upravo materijal iz srednjeg pleistocena sa mozaičnom kombinacijom osobina dve ili čak sve tri morfološke osnovne forme (*homo ergaster/erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*, vidi: slika 14.35) može se tumačiti kao indicija za radijaciju osnovnog tipa, koja je u srednjem pleistocenu dostigla vrhunac u diverzitetu osnovnog tipa *Homo*. Za Žan Žak Hablina (Jean-Jacques HUBLIN) je velika varijabilnost fosila iz Atapuerka znak enormne genetičke raznovrsnosti roda *Homo*, koja je ostala očuvana, sve dok nije usledilo naseljavanje Evrope od strane modernog čoveka.

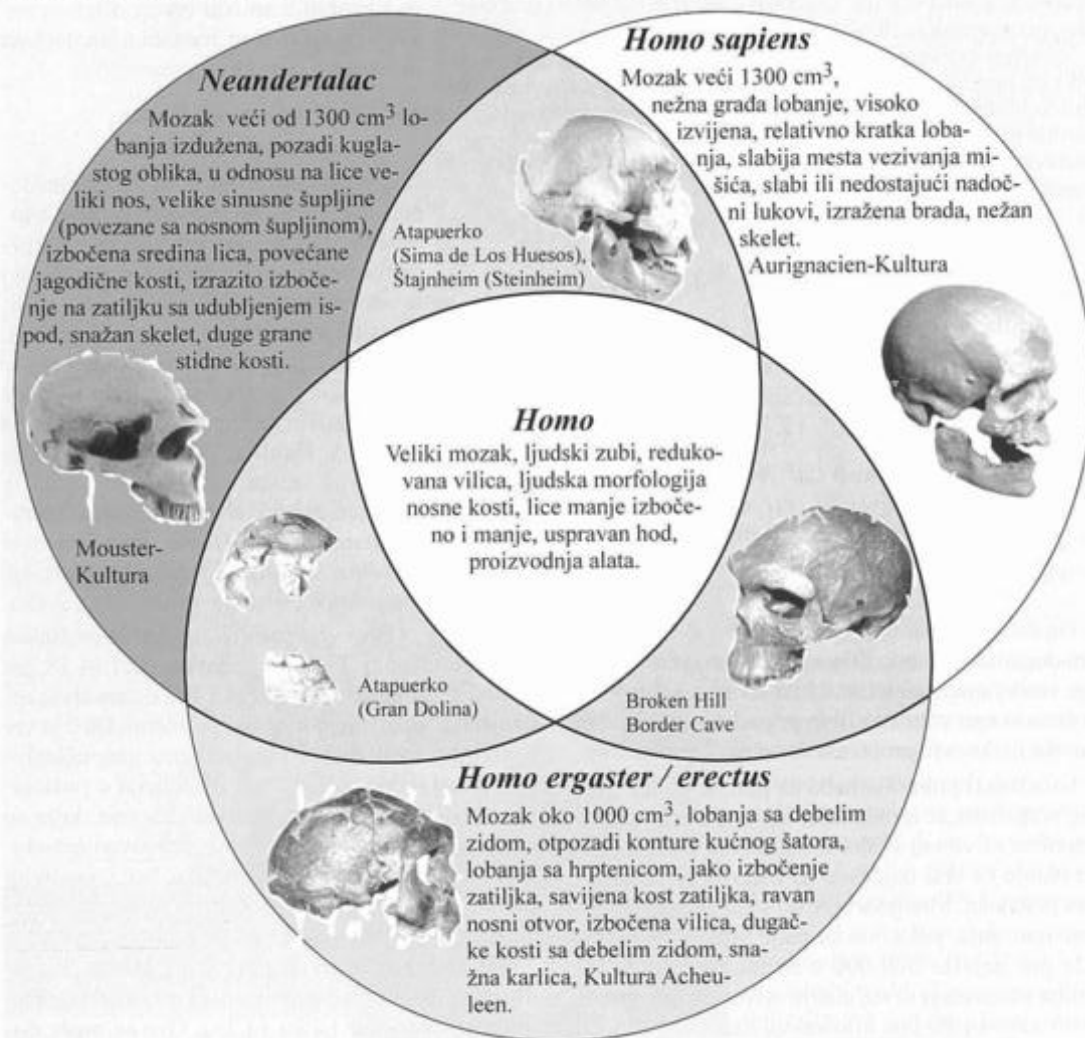
Broj vrsta osnovnog tipa *Homo* teško se može utvrditi. Predlog je dat na slici 14.18, jer se kod razgraničenja vrste čak i kod danas živih organizama mogu pojaviti veliki problemi. Da li je varijabilnost fosilizovanih skeleta izraz genetičke raznolikosti jedne jedine vrste ili indicija o postojanju različitih vrsta, ostaje stvar procene, koja se određuje ne samo subjektivnim vrednovanjem osobina od strane određenog naučnika, već i njegovim prethodnim razumevanjem istorije nastanka, odnosno tipom pretkoncepte u čiju realnost veruje.

Da li se sada radi o vrstama ili podvrstama – upadljivo je, da njihove osobine nisu oštro razgraničene jedna od druge (slika 14.35). Ovo se može dobro tumačiti na osnovu modela osnovnog tipa. Varijabilnost evropskih fosila srednjeg pleistocena mogla bi se tumačiti ili u smislu genetski polivalentne forme (VII. 17.3), koja je pre svog izdvajanja i

1. SUBJEKTIVNOST
2. ZASTUPANOST

specijalizovanja posedovala još kompletan potencijal varijabilnosti, ili kao svedočanstvo o ukrštanjima, što se povremeno razmatra u literaturi, ili sasvim pragmatično kao vrhunac evolutivne radijacije, što je poznato i iz drugih grupa sisara. Rasprostranjenost osnovnog tipa i njegova radijacija mogla bi se izvesti iz sinteze svih razmatranih hipoteza: u više talasa (slika 14.33) je stari svet naseljen sa Bliskog istoka. U skladu sa empirijskim pravilom, da na periferiji areala češće zapažamo specijaciju ili formiranje podvrsta, u Africi se razvila *ergaster*-grupa, a u Evropi neandertalac. Može se pretpostaviti da je mešanja sa lokalnim populacijama bilo u različitim obimu, a sasvim su zamislive

i seobe: na primer, smatra se da je klasični neandertalac u oblasti Amud (Bliski istok) stigao migracijom. Mogu se pretpostaviti tri talasa seoba: prvi talas naseljavanja u plio-/pleistocenu, koji je zahvatio veliki prostor i u Africi proizveo *ergaster* forme a u Aziji *erectus* forme; drugi talas u srednjem pleistocenu, koji je u sve oblasti starog sveta doneo različite mešovite forme, i treći veliki talas naseljavanja, kojim nije naseljen samo stari, već i novi svet (slika 14.33). Pri tome su prethodne forme u različitoj meri potisnute ili delimično asimilovane. Na osnovu klimatskog prilagođavanja i/ili mogućih mešanja sa ranijim formama nastale su današnje populacije »rase«.



Slika 14.35. Tri glavne morfološke grupe čoveka sa svojim karakterističnim osobinama. Nalazi i vrste, koji u sebi sjedinjuju specijalna obeležja dve (ili čak tri) grupe, su u odgovarajućim zonama preklapanja (sivo). (Prema Stringer 1985, izmenjeno).

14.10. Zaključci

1. Iz miocena je poznat čitav niz veoma različitih formi čovekolikih majmuna. Ovi fosili svedoče o izrazitoj radijaciji primata, ali se ne mogu uvrstiti u jedan rodoslov bez protivrečnosti osobina (konvergencija/paralelnih razvoja). Filogenetske pozicije pojedinih vrsta veoma su kontroverzne. Nastanak primata od nepoznatih sisara kao i nastanak miocenskih čovekolikih majmuna fosilno nije dokazan.

2. U Australopithecinae u širem smislu, se zasađu ubrajaju tri roda sa mnogobrojnim vrstama. Njihovo poreklo od miocenskih čovekolikih majmuna fosilno nije potvrđeno. Doživeli su izrazitu radijaciju u pliocenu i pleistocenu i zbog različitih osobina skoro svi istraživači smatraju ih čovekovim precima. Skelet trupa i ekstremiteta australopitecina demonstrira danas nepoznatu vrstu hodanja na dve noge, kombinovanu sa veranjem i penjanjem, pri čemu je uspravljanje tela imalo značajnu ulogu (penjanje sa podupiranjem i hvatanjem). Mozak australopitecina bio je sličan majmunskom. Smatra se da nisu mogli da proizvode alatke. Australopitecini pokazuju mozaičnu podelu osobina, koja čini nemogućim jasno raspoređivanje u evolucionističkom rodoslovu.

3. Obe primitivne vrste grupe »Homo« *habilis*: *H. habilis* i *H. rudolfensis* takode pokazuju mozaičnu raspodelu osobina. Evolucionisti ih smatraju precima pravih ljudi. »Homo« *habilis* je sa jedne strane posedovao mozak, koji je bio nešto veći nego kod australopitecina, a sa druge strane proporcije tela, koje izgledaju još sličnije majmunima nego *A. afarensis*. I morfologija unutrašnjeg uha (čulo ravnoteže) ukazuje na neuspravljen kretanje. »Homo« *rudolfensis* pokazuje prilagođavanje za uspravan hod. Međutim, nije sigurna pripadnost pronađenih odgovarajućih dugih kostiju vrsti »Homo« *rudolfensis*, na osnovu kojih je to zaključeno. Ove vrste istovremeno poseduju – pored relativno velike lobanjske zapremine – lice koje ima tipične specifičnosti australopitecina.

Da li su predstavnici ove rane »Homo« grupe pre Australopithecinae ili su predstavnici vlastitog kruga formi, za sada nije jasno. Njihovo pripisivanje rodu *Homo* je sumnjivo. Nijedna od poznatih formi ne sjedinjuje sva glavna obeležja, koja su neophodna za hominizaciju, i svaka rekonstrukcija evolutivnog redosleda zahteva konvergenije ili paralelne razvoje. Zato je nejasan položaj ove grupe kao predaka pravih ljudi.

4. Rod *Homo* je prisutan od plio-/pleistocena u tri osnovne morfološke forme *H. ergaster / erectus* (slika 14.35), *H. neanderthalensis* i *H. sapiens*. Pre-

Prekoračenje granice: Nauka o stvaranju

Rodbinski odnosi u okviru australopitecina u širem smislu izgledaju mrežasto, a ne linearno. Ovo važi i za forme roda *Homo* (pravi ljudi). Ove obe grupe mogu se smatrati kao dva osnovna tipa. Mozaična podela različitih kompleksa osobina u okviru obe grupe podseća na sistem »slagalice«, koja dozvoljava mnoge kombinacije. Ako se ovi podaci interpretiraju u smislu genetski polivalentnih predaka, mogle bi da za vreme radijacija oba osnovna tipa i njihove različite kombinacije osobina, nastanu mikroevolucijom i budu fiksirani u zavisnosti od ekoloških uslova ili drifta gena.

ma kompleksima obeležja: uspravan hod u koraćima, zapremina mozga i kulturna sposobnost sve tri grupe su nesumnjivo pravi ljudi. Specifične osobine, kao što su: morfologija lobanje, oblik tela ili veličina mozga verovatno je u vezi i sa prilagođavanjem klimi. Tri *Homo*-grupe pokazuju raznovrsna morfološka preklapanja, pri čemu naročito oblici srednjeg pleistocena pokazuju mozaički podeljena obeležja sve tri forme. Rod *Homo* je u pleistocenu takode, doživeo, izrazitu radijaciju, tokom koje je došlo do izdvajanja više vrsta.

Poslednjih godina iskopano je veoma mnogo novih nalaza. Ovo, međutim, nije olakšalo konstrukciju rodoslova, već je još više komplikovalo prilike: iz evolutivnog stabla nastalo je evolutivno žbunje, koje svakim novim nalazom izgleda sve neprohodnije. Što više otkrivenih krajeva grana, to manje raspoznavanja tačke razdvajanja, utvrdio je nemački paleoantropolog Frideman Šrenk (Friedemann SCHRENK).



Slika 14.36. Skelet *Homo ergaster*. Kenijski lovac na fosile Kamoja Kimeu (Kamoya KIMEU) našao je ove kosti otprilike 11-godišnjeg dečaka zapadno od jezera Turkana. (Nacionalni muzej Kenije).

15. Biologija i pogledi na svet	276
15.1. Uvod	276
15.2. Okviri razmišljanja	276
16. Biološka informacija i duh	279
16.1. Biološka informacija kao duhovna veličina	279
16.2. Mozak i duh	280
17. Život sa stanovišta stvaranja	283
17.1. Tumačenje fosila	283
17.1.1 Savršenost fosilnih organizama	283
17.1.2 Pravilnost fosilnog zapisa	284
17.1.3 »Mladi« fosili u »starim« slojevima	286
17.1.4 Izumrli organizmi	287
Stvaranje, pad u greh i potop kao vannaučni preduslovi verovanja	287
17.2. Osnovni tipovi kao jedinice stvaranja	288
17.3. Genetski polivalentni izvorni oblici osnovnih tipova	290
17.3.1. Gubitak varijabilnosti tokom procesa specijacije	290
17.3.2. Raspodela osobina u okviru osnovnih tipova	290
Aberacije kod vrsta plovaka; raspodela osobina kod srodnika češljugara; Paralelne varijacije kod senica; osnovni tip (Geum); osobine biološkog ponašanja; pravilo rekurentnih varijacija; zaključci	
17.3.3. Sličnosti hibrida sa trećim vrstama	293
17.3.4. Eksplozivna specijacija	294
Brzo obrazovanje vrste kod riba cihlida u Jezeru Malavi;	295
Uzroci eksplozivne specijacije;	296
Primeri brze mikroevolucije;	296
Brza evolucija obrazaca ponašanja; Programirana varijabilnost?	
17.4. Sličnosti i rudimentarni organi	299
»Srodnost i stvaranje«; Analogije i konvergencije u modelu stvaranja; Naučnost kreacionističkog tumačenja sličnosti; Ocena sličnosti ponašanja; Smernice istraživanja u modelu stvaranja; Rudimentarni organi u modelu stvaranja	
17.5. Tragovi stvaranja?	301
17.5.1. Prepoznavanje signala-dizajna	301
17.5.2. Odstupanja genetskog koda od »univerzalnosti«	302
17.5.3. Genske sekvence	303
17.5.4. Arhebakterije-zagonetni mozaik života	305
Poređenje sekvenci celih genoma;	305
Evolucionističko rešenje?	305
Arhebakterije: Signal-dizajna?	307
17.5.5. Signali-dizajna u ontogenezi	307
17.5.6. Raspodela osobina	308
17.5.7. Kompleksne strukture	308
Tuba za istiskivanje polena; Zašto komplikovano, ako može i jednostavno?	309
17.5.8. Lepota i svrsishodnost	310
17.6. Da li je život jedna poruka?	311

Prekoračenje granice

Deo
VII



15. Biologija i pogledi na svet

Istorijski događaji u principu se empirijski ne mogu neposredno utvrditi. Zato su mogući različiti modeli postanka zasnovani na pretpostavkama našeg pogleda na svet. Dva moguća objašnjenja o poreklu života su evolucija ili stvaranje. Ova objašnjenja zasnivaju se na različitom shvatanju »suštine« prirode. Za razumevanje i kritičku ocenu oba modela postanka, neizbežna je pretpostavka filozofskih ili teoloških okvira preduslova na kojima se zasnivaju.

15.1. Uvod

Na prethodnim stranama prikazana je i realno kritikovana teorija evolucije.

Sami argumenti kritike, međutim, istovremeno ne nude alternativu, iako mogu ukazati na nju. U I.1. smo napomenuli, da što se tiče teorije saznanja, pored evolucionizma, i učenje o stvaranju može da pruži okvir za naučno tumačenje istorije prirode. Međutim, ova dva koncepta zasnivaju se na veoma različitim preduslovima, koji počivaju na različitim, možda i suprotnim pogledima na svet. U ovom poslednjem VII delu knjige uvešćemo čitaoca u prostor koji objedinjuje prirodne nauke, istoriju prirode i teologiju. Ovo sa namerom, da objasnimo naučne činjenice pod pretpostavkom da je život **stvoren**.

U Evropi, Australiji i pre svega Sjedinjenim Državama u toku je velika debata na temu »Stvaranje i/ili evolucija« i vodi se u najširoj javnosti, praćena priličnom dozom emocija. Već zbog toga ima razloga za upoznavanje načina na koji razmišljaju zagovornici nauke o stvaranju. U ovu svrhu potrebno je upoznati temelje pogleda na svet koji su zasnovani na različitim nazorima – samo tako je moguće razumevanje obeju konfrontiranih pozicija i time komunikacija koja može biti plodonosna.

15.2. Okviri razmišljanja

Šta je »stvaranje«? Pojam potiče iz biblijske tradicije i označava Božjom rečju izazvane fenomene u svetu. Pojmom »stvaranje« danas se, međutim, označavaju različite stvari, što može izazvati dodatnu konfuziju. Ponekad se ovaj pojam u određenom smislu upotrebljava čak i u okviru evolucionizma, iako teorija evolucije sledi postavku da se prirodni fenomeni, njihov naročiti nastanak, mogu tumačiti i razumeti bez posebnog Božjeg dejstva. Za ocenu konkurentnih teorija, zbog toga je potrebno predočiti osnovne pretpostavke dvaju različitih pogleda na svet.

Evolucionizam. Suštinu osnovne imanentne pretpostavke teorije o evoluciji prilično je jednostavno izraziti: natprirodni uzroci nastanka i razvoja života se *a priori* isključuju – i u domenima, koji

su principijelno nedostupni eksperimentu, kao u ovoj knjizi mnogo pominjanom domenu istorije prirode.

Ekološki pojam stvaranja. Današnje uobičajeno korišćenje reči »stvaranje« u ekološkim pokretima po pravilu nema teološku pozadinu, već ima nameru da istakne vlastitu vrednost i time pravo postojanja prirode nezavisno od čoveka. U vezi sa tematikom ove knjige, ekološki pojam stvaranja nije bitan.

Ezoterični pojam stvaranja. Pojam »stvaranje« često se koristi u okviru ezoteričnih pogleda na svet. U principu nije u protivno sa idejom evolucije, mada prirodu ne poima isključivo u redukcionističkom smislu. Ezoterični koncept prihvata dominantna naučna razmišljanja (verovatno da bi se sviđeo što većem broju ljudi; komentar prevodioca). Tako tretiranje postanka i istorije života sledi klasičnu redukcionističku teoriju evolucije. Kao primer navedimo »Gaia-hipotezu«, koja je i u sekularizovanoj naučnoj sredini dostigla određeni stepen popularnosti. Važni zastupnici ove hipoteze su Lin Margulis (Lynn MARGULIS) i Džeims Lavlok (James E. LOVELOCK). Polazi se od ideje, da je u materiji skriven neki anoniman »stvaralački potencijal« koji je do sada bio izvan redukcionističke biološke analize. »Stvaralac« u smislu ličnosti, stran je ovom sistemu razmišljanja. Slični pogledi delimično su rasprostranjeni i u teologiji.

Teistički evolucionizam. U hrišćanskom svetu, posmatranom u celini, dominiraju teističko-evolucionističke ideje, koje su pre svega razvijene od strane francuskog jezuita i paleoantropologa Pjera Tejara de Šardena (Pierre TEILHARD DE CHARDIN; 1881-1955) i popularizovane od strane mnogih njegovih pristalica. Teistički evolucionisti smatraju da se Tvorac poslužio procesom evolucije, da bi doveo u postojanje svu raznovrsnost života. Pri tome u potpunosti prihvataju evolucionističke teorije, međutim, smatraju da je proces evolucije na neki (naučno nedokučiv) način »upravljan« od strane Tvorca. Međutim, niko od zastupnika ovog koncepta ne izjašnjava se o tome, kako bi se ovo zajednič-

ko delovanje Boga i evolucije moglo konkretno predstaviti. Drugi zastupnik ovog koncepta bio je biolog Joakim Ilijes (Joachim ILLIES; 1925-1982). Neki autori polaze eksplicitno ili implicitno od toga, da su pojedine genetičke promene, koje su bile potrebne za evolutivni napredak života, uvek iznova, direktno i sa namerom izdejstvovane od strane Tvorca, bez obzira dali bi to bilo naučno saznatljivo i razumljivo. Ne tako retko kod teističkih evolucionista nalazimo postulat, da čovekov duh dolazi direktno od Boga, a da je telo nastalo evolucijom. Papa Jovan Pavle II (JOHANNES PAUL II) izričito se 1996. izjasnio u ovom smislu.

Dugoročna učenja o stvaranju

Jedna ne mnogo raširena varijanta učenja o stvaranju pretpostavlja sukcesivna, periodična stvaranja osnovnih tipova živih bića. Prema ovoj ideji, Tvorac je uvek iznova vršio nova stvaranja, bilo dopunjavajući do tada stvorenu floru i faunu ili nakon katastrofalnih događaja u kojima je prethodni život u velikoj meri izumirao. Poznati zagovornik ovog koncepta bio je Kivijeov (CUVIER) učenik Alcide D'ORBIGNY (1802-1857). Ovaj model negira naturalističke makroevolutivne procese i shodno tome je suprotan makroevolucionizmu u biologiji, ali prihvata geološko evolucionističko mišljenje o dugoj istoriji planete Zemlje. Odsustvo prelaznih oblika u fosilnom zapisu (VI.13) tumači se kao dokaz u prilog ovom shvatanju.

Kratkoročna učenja o stvaranju. Konačno, u masovnim medijima poznato pod terminom »kreacionizam«, učenje o stvaranju polazi od toga, da je za rekonstrukciju istorije živih bića Sveto pismo relevantno ne samo u pitanju stvaranja, već i u pitanju objašnjenja fenomena smrti, patnje i katastrofa. »Biblijska praistorija« opisana u prvim jedanaest glava Knjige postanja (prva knjiga Biblije) shvaćena je kao realna istorija čovečanstva i smatra se neophodnom za razumevanje istorije života. U skladu sa tim, Adam i Eva shvataju se ne samo kao istorijske osobe, već i kao praroditelji čovečanstva. Isto tako pad u greh i potop smatraju se istorijskim događajima. Osnovno za ovaj vid nauke o stvaranju je prihvatanje tekstualnih objašnjenja iz Starog i Novog zaveta o fenomenu smrti kao izrazu delovanja Božjeg suda (a ne delovanja stvaranja); smrt je posledica čovekovog greha, odnosno njegovog odvajanja od Stvoritelja. Time ovaj vid učenja o stvaranju najpotpunije stoji kao suprotnost makroevoluciji – tamo je smrt potrebna za svaki evolutivni napredak i zato je u evolucionizmu smrt, makar implicitno, pozitivno okarakterisana.

Teološka pozadina učenja o stvaranju pre svega objašnjava pitanje nastanka i značaja patnje i smrti u svetu. Istorijski posmatrano, ima mnogobrojnih nepobitnih dokaza (nasilne) smrti, na primer ljudski fosili u pliocenu. Ovi time moraju poticati posle Adama i Eve, jer je njihova smrt prouzrokovana činom ubistva što je manifestacija greha. Ako se ovo takođe prihvati i za smrt životinja, proizilazi *teološki zasnovana neophodnost*, da se paleontološka svedočanstva o istoriji životinja i ljudi tumače u okviru kratkog istorijskog vremena, a ne u okviru miliona i stotina miliona godina. U praksi je teško dokazati naučnu tačnost ovakvog verovanja (VII. 17.1).

15.3. Modeli stvaranja

U I. 1.3. smo već pomenuli osnovu koncepcije učenja o stvaranju. Biblijski utemeljeno učenje o stvaranju zasniva se na konkretnim biblijskim otkrivenjima o istoriji života. Ova otkrivenja govore o istoriji odnosa Boga i čovečanstva (VII. 15.2), dakle teološki su motivisana. Pregled koji je dat u Tabeli 15. zasniva se na biblijskom učenju, da život i kompleksnost ne možemo objasniti na osnovu njihovih sastavnih delova, i da mora postojati spoljašnji inteligentni uzrok svih stvari koji delove organizuje u celinu koja je više od zbira svojih delova.

Ovi veoma konkretni podaci ne isključuju potrebu za naučnim istraživanjem, već pomažu da razaberemo pitanja na koja je uopšte moguće naučno odgovoriti. Tako prihvatanje biblijskog koncepta ne sputava nauku, kako to naturalisti često vole da kažu, već podstiče istraživanja (tabela 15.1).

Jednostavno = ispravno?

U empirijskim naukama uobičajeno je da se hipoteza sa malo polaznih pretpostavki smatra boljom i bližom istini od hipoteze sa mnogim polaznim pretpostavkama, pod uslovom, da je moć objašnjenja konkurentne hipoteze uporediva.

Iako su osnovni postulati svih učenja o poreklu određeni pretkonceptijom prihvaćenog pogleda na svet (I.1), broj osnovnih pretpostavki kratkočnih učenja o stvaranju veći je nego kod dugoročnih učenja o stvaranju, a kod ove je opet veći nego kod teorije o evoluciji. Da li bi zbog toga teorija evolucije u principu morala da bude bliža objektivnoj istini od učenja o stvaranju? Odgovor će pored ostalog zavisiti i od toga, koliko je teorija evolucije uspešna u objašnjavanju prirodnih fenomena na osnovu svoje pretpostavke kategoričkog negiranja natprirodnih uzroka u nastanku i razvoju života. Glavni zadatak ove knjige je da ovo pitanje ponovo stavi na dnevni red naučne i šire javnosti.

Tabela 15.1. Osnovni postulati učenja o stvaranju i pitanja koja iz njih proizilaze, a koja se mogu naučno ispitati i proveriti.

Postulati učenja o stvaranju

- Živa bića stvorena su u izolovanim taksonomskim jedinicama (osnovni tipovi). *NEMAJU ZAJEDNIČKOG EVOLUCIJSKOG POTOPIKA*
- Prvobitni predstavnici ovih osnovnih tipova bili su genetički polivalentni.

Kratkoročna učenja o stvaranju:

- Osnovni tipovi (geološki gledano) stvoreni su istovremeno.
- Formiranje geoloških slojeva (od kambriuma) desilo se u toku veoma kratkog vremena (katastrofično tumačenje Zemljine istorije). *POTOP*
- Smrt – i u životinjskom svetu – postoji tek od vremena čovekovog pada u greh.
- Potop opisan u Bibliji bio je planetarna, a ne lokalna katastrofa sa ogromnim uticajem na živi svet i geologiju.

Dugoročna učenja o stvaranju:

- Osnovni tipovi stvarani su jedan za drugim u toku 4,5 milijarde godina. *TO ZNAČI DA JE BOG I STVORIO SMRTNU BOLA*

Pitanja koja se mogu naučno proveriti:

- Mogu li se osnovni tipovi danas raspoznati kao razgraničene taksonomske kategorije? (II. 3; VII. 17.2)
- Ima li indicija o genetičkoj polivalentnosti prvobitnih predstavnika osnovnih tipova? (VII. 17.3)
- Može li se formiranje vrsta i rodova u okviru osnovnih tipova objasniti mikroevolutivnim procesima? U okviru kratkoročnih učenja o stvaranju ovo bi trebalo da postane moguće u veoma kratkim vremenskim periodima (VII. 17.3).
- Da li u prirodi postoje svedočanstva o inteligentnom planiranju? (VII. 17.5)
- Mogu li se geološki slojevi brzo formirati? (VI. 17.2)
- Imaju li svi organi i strukture živih bića neku funkciju (VII. 17.4), ne uzimajući u obzir mikroevolutivne pojave degeneracije (V. 9.5.1) i slučajeve u kojima je funkcijama dodata estetska priroda, (što bi opet bilo svedočanstvo o tome da je Tvorac istovremeno i umetnik; komentar prevodioca) (VII. 17.5.8)?

Okviri bilo kog modela postanka mogu se u osnovi zadati proizvoljno. Ali postoji pitanje, koliko dobro se naučno utvrđene činjenice uklapaju u dati model postanka. Može li model stvaranja zadovoljavajuće da objasni biološke i paleontološke činjenice? Može li model stvaranja osim toga da posluži kao okvir, u kome se mogu razvijati nova na-

učna pitanja, na osnovu tih pitanja osmisлити eksperimenti i na osnovu njihovih rezultata steći nova znanja? O ovim pitanjima govorili smo u VII. 17, bez prećutkivanja teških naučnih problema sa kojima se sučeljavamo u slučaju prihvatanja učenja o stvaranju. Pre toga u VII. 16 biće razmotreno osnovno pitanje povezanosti biologije i duha.

16. Biološka informacija i duh

Poreklo i suština biološke informacije (na primer DNK), kao i ljudske svesti, su u smislu fizičko-hemijske i uzročno-posledične analize nerazjašnjeni. Može li se biološka informacija i svest redukcionistički svesti na biološke procese, ili oni po svojoj suštini imaju i duhovnu dimenziju? U ovom poglavlju predlažemo, da čovekova svest obuhvati duhovne (= nematerijalne) aspekte i da je biološka informacija rezultat duhovnog procesa.

DNK živih organizama je bez sumnje materijalna struktura koja nosi informacije. Da li je ovaj biološki nosilac informacija produkt evolucije ili je informacija koja je u njemu zapisana izraz duhovnog, stvaralačkog procesa? Svaki čovek, isto tako je bez sumnje svestan svog vlastitog postojanja. I ako svi intuitivno »znamo« šta je duh, nemamo preciznu definiciju i ne poznajemo suštinu pojave. Uprkos tome, mnogi biolozi shvataju ljudsku samosvesnost samo kao propratnu pojavu visoko evoluiranih centralnih nervnih sistema (redukcionizam).

Ima li sa druge strane indicija u prilog tome, da biološke informacije i duh nisu isključivo materijalne ili energetske kategorije? O ovim osnovnim problemima iz graničnog područja biologije i filozofije ukratko ćemo se baviti u daljem tekstu.

16.1. Biološka informacija kao duhovna veličina

DNK nosi biološke informacije – nizove znakova sačinjenih od parova iz baza, koji imaju određeno značenje u ćeliji (IV. 7.1). Da bi se moglo odgovoriti na pitanje nastanka ovakvog zapisa, mora se najpre razjasniti, šta se podrazumeva pod informacijom i da li su do sada otkrivene činjenice koje bi podržale evolucionističko-redukcionistički pogled na ovo pitanje.

Informacije imaju više nivoa

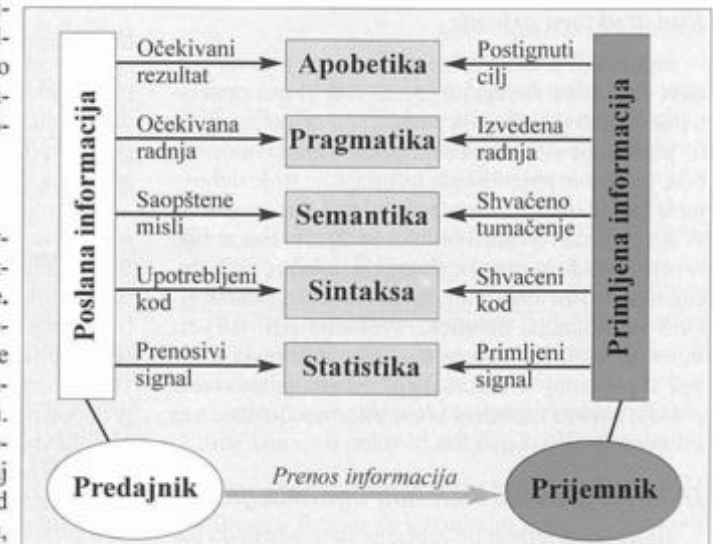
Šenon (C.L. SHANNON) je informatički sadržaj jednog niza znakova izračunao samo sa stanovišta statistike. Prema njemu, jedan sled znakova poseduje visoki sadržaj informacija, ako se njihovo nastupanje može predvideti samo u skladu sa niskom verovatnoćom. I obrnuto, ako je lako predvideti sledeći znak u sekvenci, informatički sadržaj je mali. Pri tome nije bitno, da li sled znakova ima neko značenje. Međutim, informacije u sveobuhvatnom smislu, pored statističkog pokazuju i druge nivoove (slika 16.1).

Na nivou sintakse utvrđuju se pravila, prema kojima su znakovi nekog niza

međusobno povezani. U vezi sa ovim pojmom informacije u upotrebi je takođe i pojam »kodiranje«. Svako kodiranje zasniva se na nekom dogovorenom pravilu, bez čijeg se poznavanja ne mogu obraditi informacije. Kodovi se javljaju u različitim oblicima kao Morzeovi znaci, kompjuterski programi ili ples kod pčela. Nivo semantike bavi se tumačenjem redosleda znakova, na primer niza ili sleda nukleotida u molekulu DNK. Tako su mogući sintaksički korektni nizovi reči, koji, međutim, nemaju značenje, dakle u smislu slike 16.1. ne predstavljaju informacije.

Zato se moraju dodati još i nivoi pragmatike (da se informacija prevede u radnju?) i apobetike (aspekt cilja, šta treba postići informacijom), ako želimo da obuhvatimo sve aspekte informacije.

Naročito važno svojstvo informacije je njena funkcija zastupanja. Informacija u svojoj suštini nije stvar ili stanje stvari, šta više kodirani znakovi opisuju nešto što je prostorno i vremenski od njih nezavisno. Tako znakovi u novinama stoje kao zastupnici prošlih događaja ili tehnički crtež za neku



Slika 16.1. Pet nivoa informacija prema W. GITT. Informacija je vezana za »predajnik« i »prijemnik«. Pet nivoa informacija su prepoznatljivi sa stanovišta predajnika i prijemnika. Genetski kod (slika 7.3; slika 17.29) ima u tom pitanju posebnu ulogu, jer neposredni predajnik i prijemnik nisu jedinke.

SVET 1
Fizički objekti i stanja

Neorganski
 (Materija i energija)
Biološki
 (Strukture i procesi unutar živih bića)
Stvoreno
 (mašine, knjige i dr)

SVET 2
Stanja svesti, »Unutrašnje znanje«

Snovi
 Opažanje
 Razmišljanje
 Emocije
 Namere
 Sećanja
 Kreativno delovanje

SVET 3
Objektivno znanje, »Znanje putem opisivanja«

filozofsko
 teološko
 tehnološko
 literarno
 umetničko
 naučno
 istorijsko

Slika 16.2. »Model tri-sveta«. U monizmu se celokupna stvarnost poistovećuje sa »Svet 1«. Svi fenomeni sadržani u »Svet 2« i »Svet 3« pripadaju Svetu 1. U dualizmu »Svet 1« po suštini razlikuje se od »Sveta 2«, a oba sveta međusobno su integrisana kroz stalnu dinamičku interakciju (Prema POPPER 1972).

mašinu koja će se tek izgraditi. Slično važi i za sekvencu tripleta u kodirajućim regionima DNK. To je zapis instrukcija za izgradnju proteina, koji će se tek sintetizovati u određenom trenutku budućnosti. Na osnovu ovih osobina informacija postaje jasno, da su one, doduše vezane za materijalne nosioce, ali prema svojoj suštini nisu materijalne (ako se obezbedi trajnost nosioca informacije, ona može biti večna; komentar prevodioca).

Na osnovu analogije sa tehničkim informacijama zaključujemo postojanje Konstruktora prirode

Ispitivanje tehničkih informacija (na primer, planovi i uputstva za izgradnju mašina) ili informacija u području komunikacija među ljudima, pokazuje da uz postojanje svih napred navedenih nivoa informacija, iza svake pojedinačne informacije stoje duhovne ideje i namere. Informacija prema Poperu (POPPER) pripada »Svetu 3« (slika 16.2). Do danas nije uspela potraga za primerom, koji bi demonstrirao slučaj (u smislu »bez duhovnog izvora«) nastanak takvih informacija. Tehnička evolucija (III. 6.2) ne može se uzeti kao dokaz nastanka informacije, jer već u polaznoj strukturi datoj od strane inženjera postoje napred navedeni nivoi informacije; dakle tu informacije nisu nove.

Duhovno poreklo bioloških informacija?

Biološke informacije zapisane su u redosledu baza DNK-molekula (*statistika?*), koji određuju amino-kiseline (*sintaksa?*). Nakon translacije (slika 7.3) ova informacija otkriva još jednu svoju dimenziju, koja određuje način na koji se lanci amino-kiselina spajaju u više strukture (heliksi, naborane ploče, str.

98); (*semantika?*). Proteini preuzimaju određene funkcije (*pragmatika?*), koje služe konačnoj svrsi umnožavanja živog organizma (*apobetika?*). Međutim, ne postoje nesporne definicije biološke informacije, jer se svi aspekti informacija, osim statističkog, za sada ne mogu sa sigurnošću kvantifikovati.

Moguća postavka bila bi sledeća: odredi se verovatnoća, da se određeni cilj (apobetika) slučajno postigne pod tačno definisanim uslovima. Za biološku informaciju bi se u tom slučaju mogla definisati povratna vrednost ove verovatnoće. Ova definicija oslanja se na pojam informacije po Šanonu (SHANNON) i omogućava merenja informacija putem odgovarajućih bioloških eksperimenata (uporedi: IV. 7.3.1), koji istina veoma zavise od polaznih uslova. Da li je ova definicija upotrebljiva ili se mora zameniti nekom boljom, tek će se pokazati tokom daljih istraživanja.

Ideju, da iza biološke informacije u živim bićima stoji duhovni koncept, najodlučnije odbijaju biolozi evolucionisti. Oni ukazuju, da se prihvaćeni makroevolutivni procesi nastanka i razvoja života principijelno razlikuju od svih poznatih procesa nastanka informacija u tehničkim sistemima. Ovo zato, što se biološka evolucija odvija na samostalnim replirajućim sistemima, koji prenose na potomstvo svoj plan građe i podležu velikom broju procesa koji uvođe genetičke varijacije. Odgovarajućom selekcijom pod određenim uslovima može nastupiti nasledna promena informacije.

Međutim, ukazivanjem na ovu razliku još nije pokazano, da bi u živim bićima efektivna biološka informacija stvarno mogla nastati evolucijom i da iza nje ne stoje duhovni uzroci. Analogno tehničkoj evoluciji moglo bi se pretpostaviti, da informacija koja osposobljava živa bića za razmnožavanje i mikroevoluciju, ima duhovno poreklo. Za mikroevolutivno prilagođavanje postojećih konstrukcija nisu potrebni duhovni procesi. Da li bi empirijski poznati molekularni mikroevolutivni procesi mogli biti odgovorni za nastanak bioloških informacija, kritički je već razmatrano (IV. 7.4).

16.2. Mozak i duh

Materija + energija = Mozak = duh ?

Svaki čovek svestan je samoga sebe. Da li se ova samosvesnost može redukcioniistički objasniti elek-

tričnim impulsima koji teku kroz neurone u centralnom nervnom sistemu? Da li je »slobodna volja« samo propratna pojava visoko evoluirane materije? Poznati neurolog Edelman (G.M. EDELMAN) zastupa redukcioniističko objašnjenje duha (*monizam*), kada misli: »Svaka teorija o funkcionisanju mozga mora biti u potpunosti fizička.« (EDELMAN 1989, str. 10) Nasuprot ovakvom stavu, postoji i mišljenje prema kome se duh suštinski razlikuje od materije (*dualizam*). Filozof Luis (C.S. LEWIS; 1980, str. 19) je logičnim putem objasnio, zašto se razumno razmišljanje ne može redukovati na prirodne procese.

Na osnovu današnjeg nivoa naučnog znanja, fenomen duha moguće je delimično opisati empirijskim metodama, ali se ne može utvrditi priroda njegovog porekla. Tako da se kod svih dosadašnjih hipoteza o evoluciji duha radi o neosnovanim spekulacijama.

Filozof i teoretičar nauke Karl Poper (Karl POPPER) detaljno i sveobuhvatno razmotrio je obimnu kontroverznu raspravu o problemu »Telo-duša« - / »Materija-duh« i predlaže takozvanu »Šemu tri-sveta« (slika 16.2). Prema njoj se stanja svesti (= »Svet 2«) po svojoj suštini razlikuju od materijalnog sveta (»Svet 1«) i od područja znanja u objektivnom smislu (informacija = »Svet 3«). Bitna tačka u ovoj šemi u vezi sa time je interakcija svesnosti sa »Svetom 1«, naročito sa mozgom. O tome ćemo govoriti u sledeća dva odeljka.

»Ja i njegov mozak«

Ovo je provokativan naslov knjige, koju su zajedno napisali Poper i neurofiziolog i dobitnik Nobelove nagrade Džon Iklis (John C. ECCLES; 1982). Iklis predlaže, da je ljudski duh (svesnost) principijelno različit od materijalne osnove mozga. Da bi ova hipoteza mogla biti shvaćena, moramo upoznati neke detalje građe kore velikog mozga (neokorteks).

Gornjih 2-3 mm kore velikog mozga izgrađeni su od nekoliko slojeva. Naročito upadljivi su neuroni (nervne ćelije) koji su označeni kao *piramidalne ćelije* (slika 16.3). Od ćelijskih telašaca u obliku piramide penje se uvis *glavni dendrit* koji se grana i žbunasto završava u najvišem sloju kore velikog mozga. U kori velikog mozga povezano je do 100 takvih dendrita u vlakna koja su prepoznatljiva i pružaju se nagore. Iklis ih naziva *dendroni*. U kori velikog mozga ima ukupno otprilike 40 miliona dendrona. Međutim, oni predstavljaju samo mali deo od oko 100 milijardi neurona mozga. Nadražaj zone dendrona može imati za posledicu izvršavanje određene radnje.

Polazna tačka koja je dovela do Iklisovih pretpostavki je merenje moždanih aktivnosti, dok ispi-



Slika 16.3. Piramidalna ćelija u kori velikog mozga. U najavišim slojevima kore velikog mozga rasprostire se razgranati glavni dendrit, na kome se nalazi 2000 – 5000 sinapsi (priključaka) drugih neurona (samo manji deo od njih prikazan je na ilustraciji). Preko ovih sinapsi piramidalna ćelija prima signale. Od tela ćelije vodi veoma dugi akson, preko koga nervni impulsi vode do drugih područja mozga. Pored piramidalnih ćelija nalaze se mnogobrojni drugi tipovi nervnih ćelija u kori mozga, koji ovde nisu prikazani i za čiju analizu ovde nemamo prostora (prema ECCLES 1994).

tivana osoba izvršava svesnu radnju. Kratko pre radnje odgovarajuće područje mozga postaje aktivno (uporedi: sliku 16.4). Voljna odluka za sprovođenje neke radnje aktivira, dakle, određena moždana područja. Međutim, (još?) ne uspeva da locira neurofiziološke uzroke koji pokreću ovakve mentalne odluke.

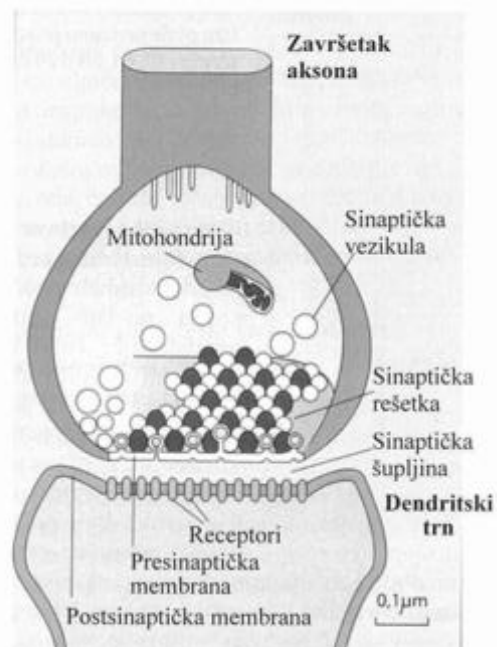
Iklis predlaže kao hipotezu, da čovekova duša može direktno delovati na koru velikog mozga. S tim u vezi, ovaj istraživač postulira postojanje *psihona*, koje smatra nematerijalnim »sastavnim delovima« duha, pri čemu se svakom dendronu dodeljuje jedan psihon. Svesno htenje treba da vodi preko psihona do aktiviranja dendrona, a kao posledica toga generiše se električni impuls u aksonima piramidalnih ćelija i time konačno pokreće mišiće i izvršava radnju.

Kako samosvest upravlja svojim mozgom?

Popper i Iklis su za interakciju mozga i duha odabrali sliku klavira i klaviriste. Moglo bi se reći da se samosvest služi mozgom za izvođenje radnji. Kako bismo to neurofiziološki mogli predstaviti? Teorijski fizičar Fridrih Bek (Friedrich BECK) zajedno sa Džonom Iklisom (John ECCLES) predložio je reše-



Slika 16.4. Aktivna područja mozga, dok ispitivana osoba svesno izgovara jednu reč. Što je svetlija boja, to je aktivniji odgovarajući deo mozga. Slika je snimljena pomoću pozitron-emisione-tomografije (PET), koja se pre svega primenjuje u medicinskoj dijagnostici (prema ECCLES 1994, str 254, izmenjeno).



Slika 16.5. Šematski prikaz jedne sinapse, kakvih ima na hiljade na dendritima piramidalne ćelije. Gornji deo (crveno) označava se kao presinaptički kraj aksona, pripada aksonu druge nervne ćelije, koja prenosi impuls piramidalnoj ćeliji. Dole (plavo) prikazan je postsinaptički deo (trn), koji se nalazi na dendritima i prima signal posredstvom neurotransmitera.

Sinaptičke vezikule nalaze se u citoplazmi ćelije i u heksagonalnoj rešetki na presinaptičkoj membrani. Jedna jedina sinaptička vezikula prikazana je u trenutku egzocitoze (žuto), oslobađanja neurotransmitera prema sinaptičkoj šupljini.

Ispod je prikazana postsinaptička membrana sa receptorima za neurotransmiter, između je sinaptička šupljina (Prema ECCLES 1994).

nje ovog problema. Zasniva se na funkciji *sinapsi*, mestima kontakta između nervnih ćelija (slika 16.5). U sinapsama se na presinaptičkoj strani nalazi otprilike 2000 vezikula (mehurići) koje su ispunjene neurotransmiterskim molekulima. Od njih je 200 poređano u rešetkastu strukturu direktno preko citoplazmatične presinaptičke membrane. Ako jedna od vezikula (pokrenuto nervnim impulsom u aksonu), *egzocitozom* izbaci molekule neurotransmitera, na dendritu sa suprotne strane sinaptičke šupljine nastupa generisanje »mini-signal«. Na dendritima piramidalnih ćelija povezuje se 2000 do 5000 sinapsi drugih neurona. Egzocitoze na mnogim sinapsama dendrita sabiraju se u jedan signal. Nakon prestupanja određenog praga nadražaja, preko aksona piramidalne ćelije dalje se sprovodi nervni impuls, koji na primer preko motornih neurona može da pobudi pokret.

Međutim, slučajno nastale egzocitoze nisu dovoljne da bi izazvale nervni impuls u aksonu. Bek i Iklis su postavili hipotezu, da bi svesno htenje preko postuliranih »psihona« moglo povećati verovatnoću egzocitoze u sinapsi. Da li psihoni možda predstavljaju polja verovatnoće, koja bi ciljano mogla povećati verovatnoću egzocitoze većeg broja sinapsi na dendritima dendrona i tako voditi do svesnih radnji? Interakcija samosvesti sa njenim mozgom time bi imala osnovu, koja ne stoji u suprotnosti sa neurofiziološkim saznanjima ili fizičkim zakonima.

Ovaj koncept »dualističkog interakcionizma« suprotan je principu metodološkog ateizma u pitanju duha, i zbog toga je slabo prihvaćen među biolozima koji su većinom evolucionisti.

16.3. Zaključci

1. Ni za razumevanje bioloških informacija ni za razumevanje svesti, nema dovoljno empirijskih podataka ili definicija. Do sada nisu mogli biti formulisani zadovoljavajući evolucionistički modeli nastanka informacija i duha.

2. Biološke informacije pokazuju jasne sličnosti sa karakteristikama informacija u području tehnike. Tehnička informacija koja se podrazumeva na osnovu empirije, duhovnog je porekla. Povlačeći analogiju zaključujemo, da i biološka informacija ima duhovnog uzročnika. Ovaj zaključak je logičan, argumentovan i ne stoji u suprotnosti sa eksperimentalno dobijenim podacima i ako ne može biti dokazan.

3. Iskustvo »samosvesti« stoji u središtu ljudske egzistencije. Dualističko tumačenje svesti (duha) kao veličine koja se razlikuje od bioloških moždanih struktura, ali nije nezavisna od njih, moguće je i nije u suprotnosti sa biološkim, fiziološkim i fizičkim podacima.

17. Život sa stanovišta stvaranja

U ovom poglavlju protumačićemo biološke i paleontološke podatke sa stanovišta modela stvaranja. Ovo zahteva sintezu saznanja prirodnih nauka, filozofije prirode i hrišćanskog verovanja.

Ovakvi modeli mogu poslužiti kao temelj, za postavljanje novih pitanja i planiranje odgovarajućih istraživanja. Mnogobrojni podaci u okviru ovog koncepta nalaze prihvatljiva tumačenja. Sa druge strane, model stvaranja postavlja važna i još uvek nerešena pitanja.

17.1. Tumačenje fosila

17.1.1. Savršenost fosilnih organizama

U evolucionizmu se često govori o »primitivnim« živim bićima, bilo da su u pitanju fosilni ostaci izumrlih vrsta, ili danas postojeće vrste. Neki autori koriste i pojam »prvobitni« (zaseban tekst na str. 226). Ovakav pristup lako može ostaviti utisak, da su ovi oblici života »još nedovršeni«, ali to nije tačno. Svaki živi oblik je očigledno već prilikom svog prvog pojavljivanja bio »dovršen«, odnosno prilagođen svom životnom prostoru i potrebama. Koliko se analizom fosilnih ostataka može utvrditi, fosilni rakovi limulusi (slika 17.1) nisu »primitivniji« od danas postojećih predstavnika; slepi miš iz jame Mesel bio je već »pravi« slepi miš (slika 17.2) sa sasvim razvijenim aparatom za letenje i organom za eho lociranje. Prvi insekti u svojoj kompleksnosti ni u čemu ne zaostaju za današnjim oblicima, i vilinski konjici iz Solenhofena iz razdoblja jure istovetni su sa današnjim vrstama do detalja (slika 17.3). Poznati »živi fosili« su riba šakoperka *Latimeria* (slika 13.10) i glavonožac *Nautilus* (slika 17.4). Slično se može reći i za mnogobrojne druge ljuskare, morske ježeve, morske zvezde, školjke i puževe ili brahiopode *Lingula* i važi i za vrste iz ranog prekambrijuma, kao što to pokazuju



Slika 17.1. Otisak raka (*Mesolimulus*) sa okamenjenim tragovima samrtne borbe (tragovi kretanja gore levo). Današnji rakovi limulusi često se označavaju kao »živi fosili«. (Paleontološki institut univerziteta Tübingen)



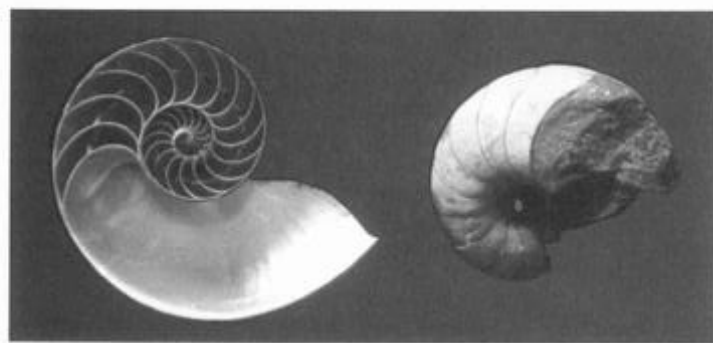
Slika 17.2. Fosil slepog miša iz jame Mesel kod Darmštata. Fosilni slepi miševi istovetni su do detalja sa danas živim vrstama. (Studijska zbirka, Hagen-Hohenlimburg)



Slika 17.3. Fosilni vilin konjic. Raspoznaju se mnogobrojni detalji, kao na primer nervatura krila (Muzej Berger, Eihštadt)

fosili mikroorganizama (VI. 13.1). Fosilno očuvani lanci ćelija končastih modrozelenih algi, identični su zajedno sa specijalizovanim ćelijama za fiksiranje azota (Heterocystae) sa današnjim oblicima, iako se njihova starost procenjuje na najmanje 2,3 milijarde godina. Na nivou osnovnog tipa (II. 3.4) »živi fosili« su mnogobrojni i nisu samo retke iznimke. Tako su na primer preko 80% danas postojećih familija sisara poznati i kao fosili (VI. 12.3).

U okviru teorije evolucije objašnjenje postojanja živih fosila nije jednostavan posao, (mada na prvi pogled izgleda da ide u prilog teoriji evolucije; komentar prevodioca). Tvrdi se, da su životni prostori ovih organizama stotinama miliona godina ostali nepromenjeni i da je zato stabilizirajuća selekcija bila delotvorna (uporedi: III. 5.4). Međutim, nije lako razumljivo, zašto se upravo u ovim životnim prostorima (na primer *Latimerije*, uporedi: slika 13.10) paralelno razvila sasvim »moderna« fauna riba. Osim toga izgleda da su mnogi »živi fosili« nezmenjeni preživeli velike promene životnih uslova, na šta ukazuju zastupnici skokovite ravnoteže (III. 6.3). Kako se, kao što je to zaključeno u VI. 13.



Slika 17.4. *Nautilus*, »živi fosil«. Levo: današnji primerak /presek ljuštura/, desno: okamenjeni primerak (prirodni muzej Soloturn/CH).

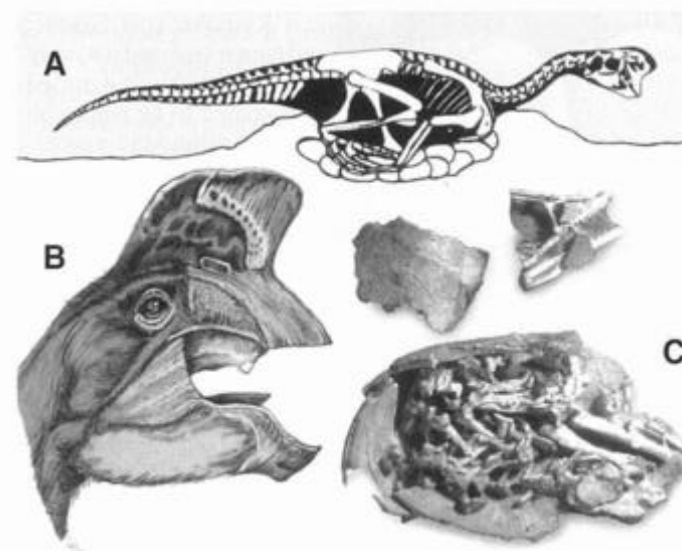
i VI. 14, postojanje »primitivnih« predaka može osporiti, živi fosili sasvim odgovaraju očekivanjima u okviru modela stvaranja.

17.1.2. Pravilnost fosilnog zapisa

Fosile nalazimo u geološkim slojevima u određenom redosledu, što znači da nisu proizvoljno razbacani. U VI. 12.2. već je prikazano, da se ova činjenica može dobro tumačiti u modelu evolucije. Kako se ovo objašnjava u modelu stvaranja?

Tumačenje fosilnog zapisa je u *Dugoročnim modelima stvaranja* (VII. 15.2) uz zadržavanje evolucionističke geološke vremenske skale. Odsustvo prelaznih formi svodi se na to, da su novi osnovni tipovi u fosilnom zapisu uslovljeni većim brojem pojedinačnih stvaranja. Ovo shvatanje zahteva česte natprirodne i naučno nesaznatljive Stvoriteljeve zahvate u različitim vremenskim momentima tokom stotina miliona godina. Ovakvo objašnjenje nije konzistentno sa biblijskom teologijom, ali ne bi bilo u suprotnosti sa redosledom fosilnih grupa organizama koji je manje-više identičan širom sveta.

U *kratkoročnim modelima stvaranja* takođe se polazi od toga, da su osnovni tipovi nastali aktom stvaranja. Međutim, stvaranje se prema doslovnom tumačenju biblijskog izveštaja o stvaranju (1. Mojsijeva 1) smešta u »početno stvaranje«, geološki gledano osnovni tipovi nastali su »istovremeno« tokom šest dana stvaranja. Pravilnost fosilnog zapisa onda bi morala da ima druge uzroke. Kratkoročni modeli stvaranja ujedno su i »katastrofični« modeli, jer računaju sa jednom ili više regionalnih ili globalnih katastrofa u prošlosti Ze-



Slika 17.5. U poslednje vreme učestali su nalazi fosilnih gnezda dinosaurus. Otkriće Oviraptora koji sede na jajima (A; B glava jedne životinje) svedoče o brzom, nasilnom zatrpavanju. Čak i u jajima su fosilizovani embrioni (C). U gornjoj kredi južnih Pirineja na otvorenoj površini od 6000 m² nađeno je čak 20 gnezda. Prema proceni, na ovom lokalitetu nalaze se ostaci od otprilike 300.000 dinosaurusovih jaja. Nalaze se u horizontima koji su jedan na drugom. To ukazuje, da su dinosaurusi u više perioda ovo mesto koristili kao kolonije za gnežđenje. Ovi nalazi teško se mogu uskladiti sa formiranjem velikog dela geoloških slojeva u jednoj godini potopa. Slika A prema NORELL et al. (1995); B prema G. PAUL u WEISHAMPEL (1995); C iz NORELL et al. (1994), uz dozvolu iz *Science* 266 (1994), American Association for the Advancement of Science.

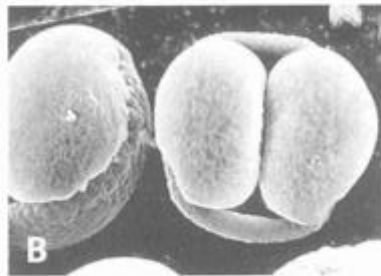
mlje, koje se smatraju odgovornim za formiranje fosila. Mnogi zagovornici ovakvog tumačenja polaze od biblijskog i vanbiblijskog predanja o potopu kao globalnoj katastrofi, usled koje su verovatno nastali skoro svi sedimentni slojevi stena u roku od jedne godine. Doslovno tumačenje, naročito u Evropi, ima dosta protivnika čak i među pristalicama učenja o stvaranju, koji odbijaju da prihvate ovo objašnjenje kao nespeljivo sa paleontološkim podacima (uporedi: slika 17.5) i pretpostavljaju veći broj katastrofa, od regionalnih do globalnih razmera, jer smatraju da je to neophodno za objašnjenje pravilnosti fosilnog zapisa. Njihov način razmišljanja polazi od sledećeg:

Posle katastrofa, pogođeni životni prostori ostali su ili prazni ili veoma osiromašeni organizmima. Novo naseljavanje je sledilo postepeno, ali pravilno. Današnje ometene životne zajednice, na primer ekosistemi posle vulkanskih erupcija ili ogoljenih područja, imaju tendenciju da se u kratkom vre-

menu pravilno izmene. Na takvim terenima sukcesivno slede različite, najpre samo kratko postojeće životne zajednice, dok se konačno ne dostigne krajnji stadijum, ekološki klimaks sa svojim stabilnim i vrstama bogatim biocenozama. Faktori koji uslovljavaju početak smenjivanja kratkoročnih ekosistema su sastav tla, različita sposobnost klijanja na staništima bez rastinja, mogućnosti rasprostranjivanja (količina semenja ili spora, brzina rasta, prisustvo raznosiča polena i semenja...), odnosi međusobne konkurencije kolonizatorskih vrsta i dr. Nove formirane životne zajednice u praznim životnim prostorima karakteriše najpre masovno razmnožavanje i kratki životni vek (oba su tipične oznake ometenih biocenoza koje nisu u ravnoteži). U brzom redosledu uvek iznova nastupaju ekološki poremećaji, prenamnožavanja i/ili izumiranja, ali relativno brzo ovakvi nestabilni ekosistemi zamenjuju se drugim životnim zajednicama.

Da li su ovakva razmišljanja primenljiva na fosilni zapis? U VI. 12.2. navedeni su neki geološki primeri, koji ukazuju na brzo (katastrofično) formiranje sedimentata. Takvi nalazi mogu se naći širom sveta i u mnogim slučajevima ukazuju na procese koji su se odvijali na ogromnim površinama.

Kako u pitanju mogu biti regionalni pa i globalni procesi, J. SCHEVEN je, oslanjajući se na danas postojeće ekološke sukcesije predložio koncept »megasukcesije«. Da li su se na primer različite fosilne životne zajednice u sedimentima plitkih mora mogle deponovati jedna za drugom u brzom sledu time što su se nakon katastrofe razvijale slično ekološkoj sukcesiji? Ukoliko se kod ovih sedimentata iz plitkih mora radi o krečnjacima, često su izgrađeni od mikroskopski sitnih fosilnih ljuštura mikroorganizama koje ukazuju na privremeno masovno razmnožavanje pojedinih morskih organizama (poremećeni ekosistemi). Slična argumentacija može se navesti za masovna razmnožavanja školjki, riba i mnogih drugih fosilnih vrsta. Kako bi posle neke globalne katastrofe širom sveta postali slični polazni uslovi za sukcesivne procese, mogao bi se na osnovu toga očekivati sličan redosled životnih zajednica širom sveta, koje su uvek iznova katastrofičnim procesima sedimentacije »konzer-

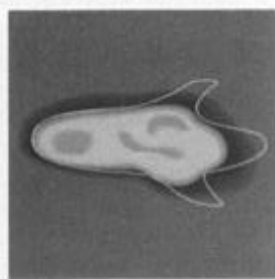


Slika 17.6. U više navrata bilo je izveštaja, da je u prekambrijumskim sedimentima pronađen cvetni prah (polen), čak i ostaci cvetnica. **A.** polen bora iz prekambrijumske Hakatai-formacije, **B.** današnji polen bora. Više puta su uzimani uzorci iz odgovarajućeg sloja, i to od strane različitih naučnika, i samo u jednom slučaju nije pronađen polen. Ponovljena uzimanja uzoraka vršena su uz posebnu pažnju, da ne bi došlo do kontaminacije recentnim polenom. Tako se ponovljeni dokazi prisustva polena bora u prekambrijumskim stenama ne mogu tretirati kao kontaminacije. Konačno razjašnjenje ovog problema još je otvoreno, ali trebalo bi da postane moguće, jer se u svako doba mogu uzeti nove probe iz istog sloja i kritički ispitati.

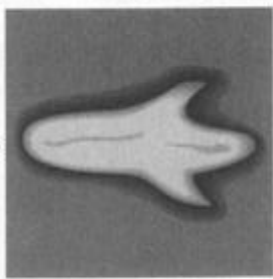
(Elektronski mikroskopski snimak: Emmett WILLIAMS. Iz: G.F. HOWE, E.L. WILLIAMS, G.T. MATZKO & W.E. LAMMERTS: Creation Research Society studies on Precambrian pollen, part III: a pollen analysis of Hakatai Shale and other Grand Canyon rocks. Creation Research Society Quarterly 24(4), 1987, 173-182.)

virane« i jedna preko druge odlagane u pravilnom redosledu. Istovremeno pojavljivanje i gašenje različitih grupa organizama u fosilnom izveštaju moglo bi se dakle svesti na ekološke razloge. Naizmenične životne zajednice u sedimentima plitkih mora sa svojim fosilima mogle bi se tumačiti na ovaj način.

Dakle, pretpostavlja se da su vremenski jedna za drugom nastale biocenoze sa njihovim uređenim sastavima bioloških vrsta u redosledu geoloških slojeva koji odražavaju istoriju Zemlje (slika 13.1). Na njihov nastanak moglo se pored ostalog uticati i sledećim faktorima:



Erozija



Slika 17.7. U slojevima krede na reci Paluksi u Teksasu pronađeni su tragovi stopala dinosaura i otisci stopala nepoznatih bića. Oni su od strane mnogih pristalica učenja o stvaranju smatrani za ljudske i često navođeni kao argument protiv makroevolucije. Novija ispitivanja ukazuju na to, da »ljudski« tragovi potiču od neke nepoznate vrste dinosaura.

- Raspoloživost životnog prostora u vremenu nakon velikih katastrofa (nakon jednog potopa to će najpre biti morski, zatim slatkovodni i tek kasnije sve više kopneni životni prostori).

- Generacijsko vreme i maksimalne brzine razmnožavanja i rasprostranjivanja organizama (na primer u vezi sa telesnom veličinom i drugim prilagođenostima).

- Brojne, ali po svom obimu sve manje, poslepotopne geološke katastrofe (vulkanske erupcije, zemljotresi; komentar prevodioca) dovele su do fosilizacije »momentalnih snimaka« mnogih stadijuma ekološke sukcesije.

- Rasprostranjivanje preživelih populacija i doseljavanje

nje organizama u ova uništena područja.

Kod modela megasukcesije radi se najpre o jednoj interesantnoj radnoj hipotezi, koja se, međutim, susreće sa značajnim poteškoćama. Jedna od njih je obrađena u daljem tekstu.

17.1.3. »Mladi« fosili u »starim« slojevima?

Iako se u okviru koncepta megasukcesije iz ekoloških razloga ne očekuje, da se na primer u sedimentnim stenama mezozoika nalaze »moderni« fosili sisara, morao je, istovremeno uz ekosisteme mezozoika (npr. veliki dinosaurusi) negde na Zemlji postojati i biotop sa »modernim« sisarima. U slojevima mezozoika, trebalo bi da se čak i kao retkost, ipak povremeno nađu ostaci »modernih« sisara pa i čoveka.

Uvek iznova objavljivanje su izveštaji o ovakvim nalazima. Kao primer možemo navesti više nalaza ljudskih fosila u tercijaru (od paleocena do pliocena; slika 13.1) i cvetni prah (polen) viših biljaka u prekambrijumskim i kambrijumskim sedimentnim stenama (slika 17.6). Treba pomenuti i takozvane »naopako« naložene nizove slojeva, gde

Stvaranje, pad u greh i potop kao vannaučni preduslovi verovanja

U okviru modela stvaranja utemeljenog na biblijskom izveštaju, može se pretpostaviti, da su pad u greh i potop imali enormni geološki uticaj, tako što su tokom dužeg vremena uslovi niz katastrofa koje su postajale sve slabije. Ovo mišljenje je izvan dokazivog domena geologije i paleontologije; i to se mora naglasiti. Struktura sedimentnih stena pruža jasne argumente o katastrofičnom formiranju (VI. 12.2), ali na tom nivou nije moguć zaključak o natprirodnom uzroku katastrofa. Prekoračenja granice naučnog metoda u prirodnim naukama su česta, čim se radi o tumačenju prošlih procesa; ona dakle pripadaju »praksi« i često su nezaobilazna (uporedi: I. 1.3); to važi i za tumačenja koja su evolucionistička, i koja kategorički isključuju natprirodne uticaje.

»stariji« slojevi leže na »mladim« (u smislu geološkog stuba; ovi se u određenim slučajevima ne mogu objasniti naborima ili preklapanjima usled pločastih tektonskih kretanja. Izveštaji o nalazima fosila u »neodgovarajućim« slojevima ili »pogrešnim« redosledima stena oštro su osporavani po pitanju autentičnosti i delimično se dovode u sumnju i od strane pristalica učenja o stvaranju (uporedi: slika 17.7). U svakom slučaju potrebno je veoma brižljivo ispitivanje bez predrasuda, po mogućnosti od strane naučnika koji imaju različite poglede na svet. Ova problematika ne može se dalje produbljivati u knjizi koja se bavi biologijom, pa ovde mora ostati otvorena.

Čak iako bi se neki, upravo pomenuti izveštaji pokazali kao provereno autentični, ostala bi ipak činjenica, da kod većine svih paleontoloških nalaza prilikom grubog posmatranja nema »neodgovarajuće« mešavine faune i flore. Štaviše, vlada, generalno govoreći, pravilan redosled smenjivanja organizama (VI. 12.2 i slika 13.1). Ovo u modelu stvaranja zahteva objašnjenje. Mora biti pretpostavljeno, da su na primer pripadnici tipičnih životnih zajednica, koje su fosilno poznate tek iz tercijsara, vreme katastrofičnog taloženja mezozojskih slojeva preživele samo u vrlo malim grupama. Mogli su se veoma razmnožavati tek u jednom kasnijem stadijumu sukcesije koji je za njih bio podesniji (naime u tercijaru), rasprostraniti se širom sveta i time drastično povećati šansu za fosilizaciju. Verovatnoća fosilizacije pre toga bila je zbog malih populacija vrlo mala, tako da nisu ostali sačuvani ostaci ovih refugijuma (prirodnih pribežišta u kojima su neke vrste uspele da prežive). Ovde zahtevane najmanje zajednice organizama imaju iznenađujuću sličnost sa, od strane evolucionista, zastupnika ideje o sko-

kovitoj ravnoteži pretpostavljenim, vrlo malim i zbog toga isto tako fosilno nedokumentovanim prelaznim perifernim populacijama. Po evolucionistima u ovim refugijumima odvijala se brza evolucija, naime obrazovanje svih novih stepenika organizacije i formiranje osnovnih tipova (III. 6.3.3: tačkovitost). Ima ironije u tome, što se na mestima ključnih pitanja bitnih za proveru tačnosti učenja o stvaranju i makroevolucije koriste iste strategije argumentacije radi podupiranja modela.

17.1.4. Izumrli organizmi

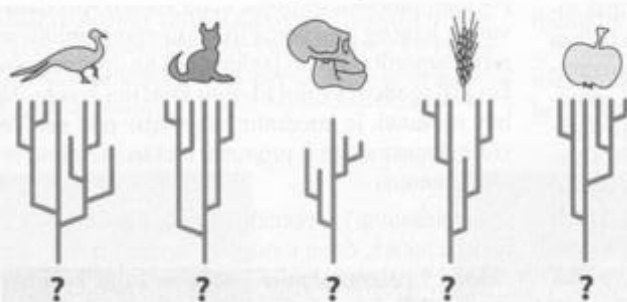
Postoji mnogo fosilno poznatih vrsta, koje danas više nemaju predstavnike. Zašto su izumrle? Veoma je teško pružiti zadovoljavajuće odgovore. Na primer, kada je u pitanju izumiranje dinosaura, koji su za mnoge ljude simbol izumrlih živih bića, postoje protivrečne teorije. Hipoteza o izumiranju usled udara asteroida dobila je mnogo zagovornika poslednjih godina. Prema njoj je nestanak dinosaura i velikog broja drugih vrsta životinja u vezi je sa dejstvom udara asteroida i meteorita. Alternativno objašnjenje koje prihvataju neki istraživači je i katastrofalni vulkanizam krajem mezozoika (ne treba zaboraviti da bi udar asteroida izazvao pojačani vulkanizam; komentar prevodioca). Ostali događaji izumiranja u istoriji Zemlje mogu se teško tumačiti. U okviru teorije evolucije moglo bi se prihvatiti, da su bića izumrla, jer nisu bila dovoljno prilagođena i tako se nisu mogla održati u borbi za opstanak. Međutim, fosili pokazuju, da su svi oblici bili »visoko razvijeni«. Ako kompleksno posmatramo oko trilobita, krilo visoko specijalizovanog letećeg gmizavca ili raznovrsne oblike izumrlih amonita: svi su izgleda bili na opitmalan način prilagođeni svojoj okolini i načinu života. Njihov nestanak je, međutim, objašnjiv pod uslovom silnih katastrofičnih promena u ekosistemima prošlih vremena.

Interesantna je i pomalo zaboravljena činjenica iz istorije nauke, da su moderne naučne discipline geologija i paleontologija rođene u krilu katastrofizma i biblijskog učenja o stvaranju. Poslednji veliki i naučno opšte priznati predstavnik katastrofizma ili kataklizma (*kataklyzo* gr. = preplaviti) u paleontologiji bio je Žorž Kivije (Georges CUVIER). Posle njega u naučnu i širu javnost probio se koncept uniformizma (odnosno aktualizma; I.2), i u toku više od jednog veka, geološki i paleontološki podaci tumačeni su pod ovom pretpostavkom. Izgleda da danas nastupaju promene: Katastrofizam postaje ponovo aktuelan, ali u jednom novom ruhu. Redovno se u vodećim naučnim časopisima objavljuju rado-

»I stvori Bog zvijeri zemaljske po vrstama njihovim, i stoku po vrstama njezinim, i sve sitne životinje na zemlji po vrstama njihovim. I vidje Bog da je dobro.« (1.Mojsijeva, 1,25)

vi o katastrofama koje su se dogodile u prošlosti Zemlje, koje su u periodičnim ili nepravilnim rastojanjima dovele do masovnog uništenja živih bića. Tako se pod sasvim novim uslovima moderna nauka približava starom, izvorno biblijski obrazloženom katastrofizmu: to međutim, ne znači da se geolozi danas na širokom frontu ponovo vraćaju modelu stvaranja! Ali svesno okretanje od geološkog katastrofizma, radi opravdavanja teorije evolucije u biologiji, koje je obeležilo dvadeseti vek, uniformizam sa svim njegovim pogrešnim posledicama i pogrešnim tumačenjima, danas se kritički analizira od strane mnogih prirodnjaka i istoričara. Tako su istraživači, kao veliki Kivije na neki način rehabilitovani, jer se ispostavlja da su svoja objašnjenja ipak manje zasniivali na neproverljivim idejama, a više na stvarnim nalazima na terenu, za razliku kako su to činili evolucionisti.

U proučavanjima geoloških i paleontoloških činjenica pokazuje se da, što je više proučavanja to je jasnije, da izumrla živa bića nisu polako nestajala sa lica Zemlje u borbi za opstanak zbog svoje »primitivnosti«, već da je naša planeta u prošlosti bila pozornica snažnih geoloških procesa, koji se po svojoj razmeri ne mogu porediti sa današnjim događanjima. U modelu stvaranja ovi geološki događaji



Slika 17.8 Osnovni tipovi kao jedinice stvaranja, koji su se iz genetski polivalentnih matičnih formi (VII.16.3) u toku istorije Zemlje razdvojili u mnogobrojne vrste. Neki osnovni tipovi kao na primer Australopithecinae (VI. 14.4) postoje samo u fosilnom zapisu. Skoro svi ispitivani osnovni tipovi sadrže i izumrle vrste, koji se na osnovu morfoloških kriterijuma dodeljuju određenim recentnim osnovnim tipovima. Dobri primeri za to su izumrle vrste osnovnog tipa čovek (na primer *Homo erectus*). Upitnici označavaju, da sam čin stvaranja ne treba i ne može da se opiše modelom.

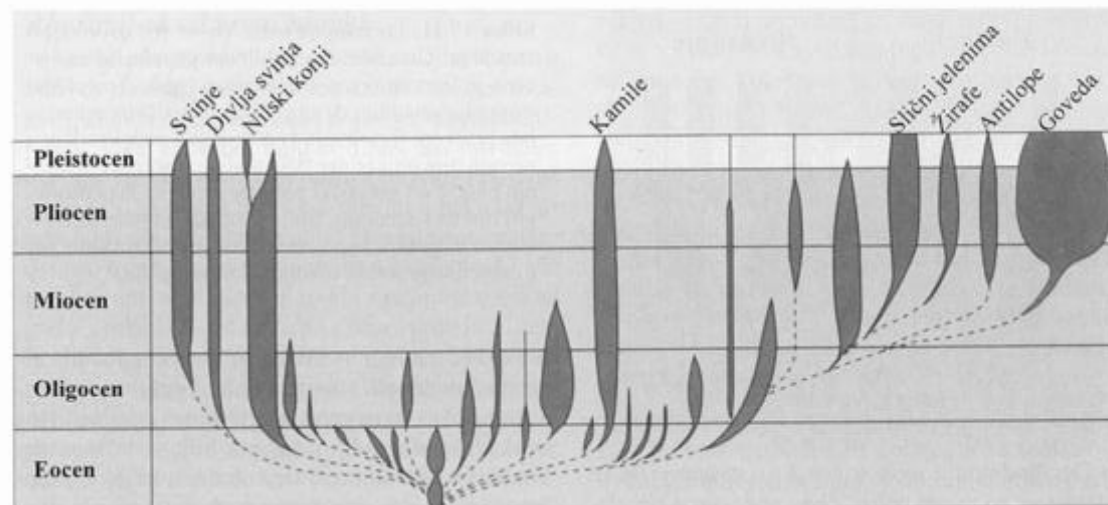
đaji smatraju se odgovornim za gašenje jedinstvene, visoko kompleksne i od početka dovršene faune i flore. Pretpostavlja se da su nestali čak i čitavi ekosistemi sa svim svojim vrstama.

17.2. Osnovni tipovi kao jedinice stvaranja

U II. 3.4. uveden je pojam osnovnog tipa kao taksonomska jedinica. Sve biološke vrste koje su ukrštanjem, direktno ili indirektno, međusobno povezane, pripadaju jednom osnovnom tipu, bez obzira na to, da li su hibridi plodni ili ne i da li ih ima u prirodi ili su proizvedeni veštačkim ukrštanjem. Na osnovu niza primera pokazano je da se prema, na str. 34. i 45. navedenim kriterijumima osnovnih tipova, jasno mogu jedna od druge razgraničiti grupe živih bića. U okviru osnovnih tipova pokazuje se uska veza putem mnogobrojnih hibridnih formi (slika 3.18). Između »susednih« (odnosno taksonomski bliskih) osnovnih tipova do sada nisu potvrđeni nesumnjivi hibridi. To znači: po pitanju ukrštanja prepoznatljivi upadljivi procepi između grupa bića, koje se upravo na osnovu toga mogu prepoznati kao osnovni tipovi (II. 3.6: slika 3.25).

Mnogobrojni mešanci pokazuju, da su u okviru osnovnih tipova isti sa osobinama osnovnog tipa. Zapravo osnovni tipovi odlikuju se tipičnim morfološkim osobinama, na primer patke imaju tipičan i prepoznatljiv kljun (slika 3.26), koštčavo voće ima tipične plodove itd. U nekim slučajevima osnovni tipovi mogu se razgraničiti i prema biohemijskim osobinama (bliže u II. 3.6).

U okviru učenja o stvaranju ovi empirijski nalazi postavljeni su u okvir tumačenja, u kome se osnovni tipovi uzimaju kao jedinice stvaranja. Predlaže se, da se osnovni tipovi poistoveite sa »stvorenim vrstama« (slika 17.8). Ovakva pretpostavka, međutim, ima samo hipotetičan karakter. Tako je nemoguće tačno utvrditi, šta biblijski tekstovi podrazumevaju pod »stvorenim vrstama«. Osim toga novi rezultati biološkog istraživanja mogli bi da daju neko drugo rešenje. Međutim, do sada rezultati istraživanja osnovnih tipova mogu dati zadovoljavajuće tumačenje u smislu stvorenih vrsta. Mogućnost jasnog razgraničavanja osnovnih tipova može biti tumačeno kao dokaz o postojanju stvorenih taksonomskih jedinica.



Slika 17.9. Fosilni zapis familije papkara. Fosilni zapis ima prekide bez povezanosti prelaznim formama između familija (iscrtane linije). U životinjskom svetu familije su često identične sa osnovnim tipovima. Najveći broj ovde navedenih familija su izumrle. Nazivi su napisani samo kod poznatijih danas postojećih familija (prema ROMER 1968).

U okviru nauke o stvaranju iz toga proishodi program daljih istraživanja: ostale studije osnovnih tipova moraju podupirati koncept osnovnog tipa i osim toga treba naći argumente za identifikaciju osnovnih tipova sa jedinicama stvaranja ili naći argumente koji bi to osporili. Koncept osnovnog tipa može se ispitati, tako što će se pokušati sa ukrštanjima koja prevazilaze pretpostavljene osnovne tipove. Kod trava je ovo već mnogo puta pokušavano zbog interesa uzgajanja: pri tome nije uspelo ni jedno ukrštanje izvan tribusa.

Osnovni tipovi i fosilni zapis

Mogu li se osnovni tipovi raspoznati i kod fosilnih vrsta? Kriterijum ukrštanja ne može se primeniti, pa se zbog toga na ovo pitanje može odgovoriti samo na osnovu morfoloških osobina. Pri tome se pokazuje, da je do nivoa familije moguće napraviti razgraničenja između fosilno očuvanih grupa. Slika 17.9. pokazuje jedan primer. Taksonomska jedinica familije koincidira u nekim do sada ispitivanim slučajevima sa osnovnim tipovima. Iz toga razloga razgraničenje familija dato na slici 17.9. moglo bi se interpretirati kao posmatranje granica osnovnih tipova. Redovno odsustvo prelaznih formi predstavlja istovremeno veliku teškoću za evolucionistička tumačenja: o tome je detaljno bilo govora u III. 6.3 i VI. 13.

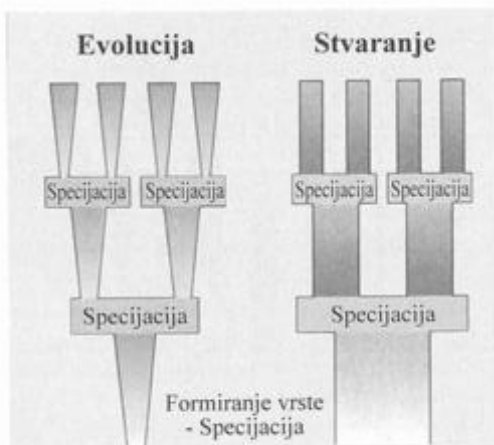
Delimično su poznati i nalazi fosila, koji pripadaju osnovnim tipovima koji su do sada ispitivani, na primer kod ptica grabljivica i plovki. Svrstavanje u

osnovne tipove u ovim slučajevima moguće je sa dobrim obrazloženjem. Zimbelman (ZIMBELMANN) je utvrdio (1993, s. 193): »Upoređivanje familija ptica grabljivica sa recentnim formama pokazuje, da je moguće jasno dodeljivanje jednoj od pet ... familija i kod fosilnog materijala.... Prelazne forme između pojedinih grupa za sada nisu poznate.«

Kao fosilna forma, koja sa jedne strane ima osobine barskih koka i galebova, a sa druge strane plovki, razmatrana je od strane nekih autora vrsta *Presbyornis* »praplovka« (slika 17.10). Međutim ovo je sporno, jer morfološke osobine i postojanje starijeg fosila ptice koja nesumnjivo pripada plovkama, govore u prilog činjenici, da je ova ptica mnogo bliže barskim kokama i galebovima nego plovkama.



Slika 17.10. Rekonstrukcija *Presbyornis* prema OLSON & FEDUCCIA (1980). Ptica je bila visoka 40-50 cm.



Detaljne studije u okviru nauke o stvaranju jedva da postoje na ovom polju. Zbog nedostataka podataka često nisu još ni moguće.

17.3. Genetski polivalentni izvorni oblici osnovnih tipova

17.3.1. Gubitak varijabilnosti tokom procesa specijacije

Obrazovanje vrste (specijacija) dokazano je empirijski, i već je opisan čitav niz mehanizama (III. 5.1). Pri tome je pokazano, da proces formiranja novih vrsta vodi do specijalizacije: tako nastala kćerinska vrsta raspolaže skoro uvek manjim potencijalom varijacije od roditeljske vrste: stepen genetičke polivalentnosti je redukovan (slika 5.4; slika 5.9). Ovo je rezultat empirijskih istraživanja.

Ako ove rezultate ekstrapoliramo na prošlost, precima današnjih vrsta treba pripisati još viši potencijal varijacije nego njihovim potomcima. Drugim rečima: Procesi formiranja biološke vrste ukazuju na genetički polivalentne pretke. Što su preci dalji, to se prihvata da je u međuvremenu bilo više događaja specijacije, što samo svedoči da su prvo-



Slika 17.11. Formiranje vrste po teoriji evolucije i stvaranja. Genetička varijabilnost populacije naznačena je širinom grana evolutivnog stabla. Teoretičari evolucije smatraju, da se gubitak genetičkog potencijala prilikom formiranja vrste ponovo nadoknađuje u nepoznatim procesima, dok pristalice učenja o stvaranju polaze od genetički polivalentnih predaka osnovnih tipova i smatraju, što je u skladu sa posmatranjima, da se genetički potencijal tokom mikroevolucije, tj. specijacije stalno smanjuje i ne obnavlja.

bitni predstavnici osnovnih tipova posedovali zaista moćan genetički potencijal varijabilnosti. (Dovoljan dokaz za to je činjenica što se specijacija još uvek dešava u svim grupama biljaka i životinja; komentar prevodioca.) Bez obzira o kojoj je grupi organizama reč, iz ove argumentacije neminovno sledi zaključak o kompleksnom umesto o primitivnom pretku, a to je sušta suprotnost pretpostavka teorije evolucije (slika 17.11).

Postoji samo jedan način, da se izostavi ovaj generalni zaključak, teško prihvatljiv za teoriju evolucije da se drugim procesima evolucije (na primer mutacije) genetički potencijal, nakon formiranja vrste uvek iznova može osvežiti. Međutim, empirijski nikada nije uočeno da se u procesima evolucije izgubljeni aleli zamenjuju novim. Ni teorijski gledano ne postoji nijedan poznati genetički mehanizam koji bi imao takav efekat na populaciju (III. 5.2; IV. 7.4). U okviru nauke o stvaranju očekuje se da prvobitno stvoreni preci budu genetički polivalentniji od bioloških vrsta koje su se naknadno spontano razvile unutar stvorenih tipova. Kao što će sledeća poglavlja pokazati, osim empirijskih podataka u prilog konceptu o stvorenim osnovnim tipovima postoji i čitav niz drugih argumenata.

17.3.2. Raspodela osobina u okviru osnovnih tipova

Podela na različite vrste predstavlja osnovu za postavljanje hipoteze o srodnosti (V. 9.1). Raspodela u okviru osnovnih tipova može se tumačiti u smislu genetički polivalentnih predaka današnjih predstavnika osnovnih tipova.

Slika 17.12. Guska-koka (*Cereopsis*) taksonomski se ne može svrstati, jer sjedinjuje osobine sasvim različitih grupa plovki. Zato se nalazi u grupi »aberrantnih tipova«. Objašnjenje u modelu stvaranja polazi od genetički polivalentnih predstavnika osnovnih oblika plovki, od kojih su u procesima specijacije nastali i ovakvi aberrantni oblici.

Aberacije kod vrsta plovki

Među plovkama nalazimo neke vrste, koje su oduvek predstavljale problem za taksonome: ovakvi slučajevi obuhvaćeni su i pojmom »aberrantni tipovi«. Ove vrste odlikuju se time, što povezuju osobine sasvim različitih rodova plovki. Zbog toga se sa sigurnošću ne mogu svrstati u neku od jasnih taksonomskih grupa plovki i svrstavaju se u izdvojeni tribus. *Cereopsis* ili guska-koka (slika 17.12) je takav aberrantni tip koji u sebi sjedinjuje osobine guske i patke. Ove ptice su po sastavu proteina u perju slične guskama, po osobinama skeleta bliske su patkama, a prema sastavu trtične žlezde bliske su ajderskim plovkama. Ovakve protivrečnosti u obeležjima su relativno česte i u teoriji evolucije najčešće se objašnjavaju konvergencijom (V. 9.1.4). Međutim, preduslov za konvergentnu evoluciju je postojanje faktora selekcije i mehanizama mutacija, koji su u različitim vrstama nezavisno vodili do nastanka iste osobine. Ovakvi mehanizmi su nepoznati. Model stvaranja pretpostavlja, da je u prvim predstavnicima osnovnog tipa plovki postojao kapacitet za raspodelu osobina i da su se osobine u više ili manje slučajnim kombinacijama raspodelile kod potomaka. Slični nalazi postoje i u proučavanju šara na perju ili oblika kljuna.

Raspodela osobina kod srodnika češljugaru

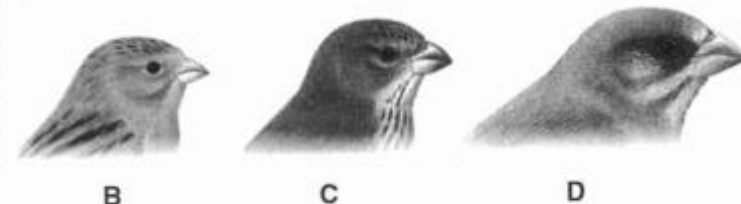
Kod srodnika češljugaru postoji jedan osnovni tip. Razjašnjenje odnosa srodnosti vrsta i rodova u okviru osnovnog tipa oduvek je stvaralo probleme, zbog toga što se u rodovima javljaju mnogobrojne osobine perja, kao na primer boja, šare krila i glave. Podela je takva, da nijedno moguće taksonomsko grupisanje ptica ne bi rešilo ove probleme osobina.

Poslednjih godina često se analiziraju sekvence gena radi nezavisne procene odnosa srodstva. U nadi, da će te analize doneti jasnije podatke o evolutivnoj istoriji srodnika češljugaru, analizirane su i sekvence gena za citohrom *b* iz mitohondrijalne DNK različitih vrsta. Pri tome je otkriveno, da je problem ostao isti kao i kod analize morfoloških osobina, koje su stvarale protivrečnosti prilikom konstruisanja rodoslova.

Ova zapažanja nastala prilikom analize DNK-sekvenci principijelno se mogu objasniti na dva načina: protivrečnosti bi mogle da nastupe usled visokog udela genetičkog i morfološkog »suma« u odnosu na filogenetski

»signal«. Ovaj argument se svodi na pretpostavku da se tokom evolucije nakupljaju paralelne i povratne mutacije, koje na neki način brišu jasan trag o srodstvu pojedinih vrsta. Međutim, ovo objašnjenje u slučaju češljugaru prelazi u domen naučne fantastike. Druga mogućnost može se otkriti u činjenici da su već matične populacije bile polimorfne, odnosno da su različite jedinice »pra« zeba posedovale delimično različite sekvence citohrom *b*-gena (odnosno mitohondrijalne DNK). (U ovom slučaju odnosi srodnosti mogu se objasniti slobodnim kombinovanjem osobina po Mendelovim zakonima genetike; komentar prevodioca.)

Različita evolutivna stabla, koja se mogu konstruisati na osnovu podataka dobijenih iz analize sekvenci citohroma-*b*, imaju jednu zajedničku osobinu: relativno duge grane, koje vode do pojedinačnih vrsta, i veoma kratke poprečne veze među vrstama (slika 17.13). Ovo ukazuje na žbunasto radijaciju vrsta zeba, koja je u srazmerno kratkom vremenu dovela do razdvajanja glavnih linija, i to iz jednog centra. Do sada nađene, protivrečne kombinacije osobina srodnika češljugaru mogu se dakle objasniti polimorfizmima u mitohondrijalnoj DNK



Slika 17.13 A. Žbunasto evolutivno stablo dobijeno analizom sekvenci citohroma-*b* kod zeba, moglo bi da ukaže na brzo formiranje vrsta (Prema FEHRER 1996, izmenjeno). B. Divlji kanarinac (rod *Serinus*) ima šare na glavi, koje nalazimo u sličnom obliku i kod drugih rodova koji nisu bliski srodnici češljugaru, na primer kod brezovog češljugaru (rod *Acanthis*; C) i zimovke (*Carpodacus*; D).



Slika 17.14. Evropska velika senica (*Parus major*) i plava senica (*Parus caeruleus*). Podvrste obe vrste, nezavisno nastale, odgovaraju međusobno morfološki u toliko mnogo detalja (paralelne varijacije), da je lako zaključiti da je na delu neki nepoznati mehanizam genetički programirane varijabilnosti.

i nekim obeležjima perja njihovih matičnih populacija i brzom specijacijom, uz slučajnu raspodelu osobina u životu potomaka.

Paralelne varijacije kod senica

Ek (S. ECK) je prilikom ispitivanja evolucije senica primetio, da su se pojavile *paralelne varijacije*; proces koji je označio kao *evolutivna radijacija*. Pod paralelnom varijacijom podrazumeva se paralelno javljanje vrlo sličnih fenotipova u rasama različitih vrsta. Ek ne smatra, da je nastanak ovih varijacija posledica pritiska selekcije (to bi bila *adaptivna radijacija*) i piše (1988, s. 62: slika 17.14): »Povezanost između teritorijalnog rasporeda i prisustva određenih osobina (proporcija tela i obojenost mladunaca i odraslih) kod velike senice (*Parus major*), među podvrstama (*P. m. major*) i (*P. m. bokharensis*) ponavlja se na isti način kao i kod vrsta (*Parus caeruleus*) i (*Parus cyamus*), tako da nije daleko od istine da se može govoriti o programiranom variranjju.« Slični fenomeni uočeni su u mnogobrojnim slučajevima i kod žitarica i srodnih divljih trava i drugih korisnih biljaka. Ruski genetičar Vavilov (VA-VELOV) formulisao je još 1925. na osnovu sličnih posmatranja »zakon paralelnih varijacija«.

Osnovni tip (*Geum*)

U ranijim poglavljima upoznali smo neke vrste ovog roda. Imaju stubiće različite veličine (slika

3.21, slika 5.9). Pored kukičastih i perastih stubića u ovom osnovnom tipu nalazimo i stubiće sa četkastim dlačicama. Ovaj rod pokazuje raznolikost i u bojama cveta, obliku cveta, položaju cveta na biljci, formi kraničnih listića, i drugo. Može li se ova raznolikost takođe tumačiti pod pretpostavkom polivalentne polazne forme?

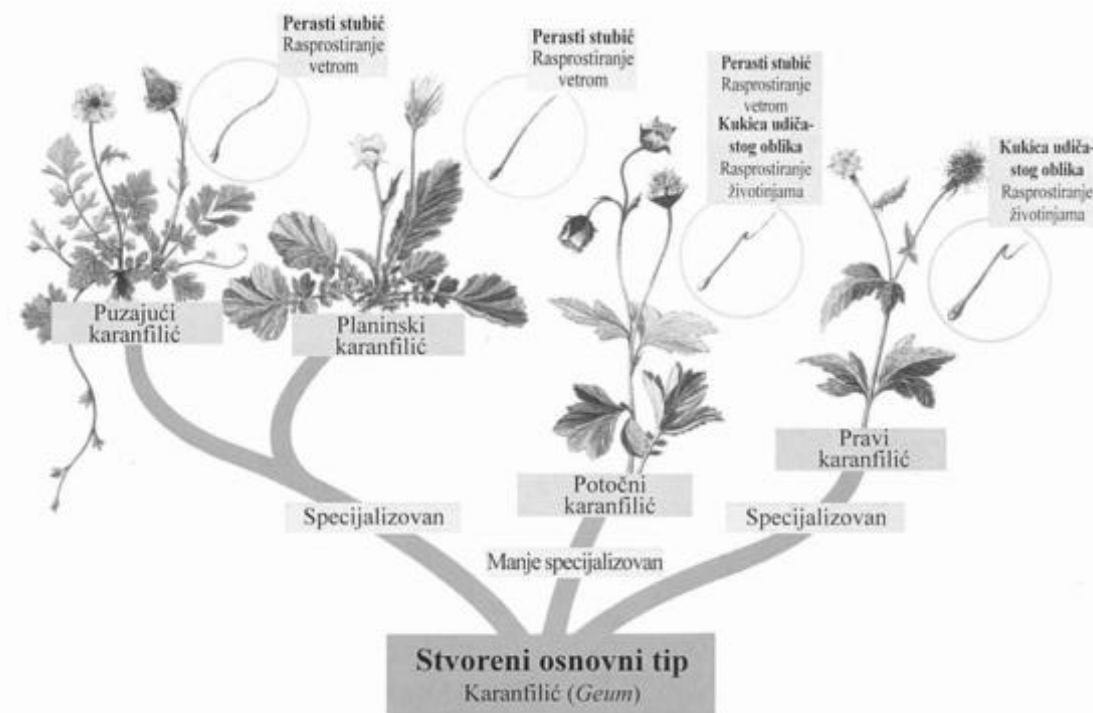
Pored ukrštanja najrazličitijih formi (pri čemu često nastaju čak *plodni hibridi*), raspodela osobina ukazuje da već prema posmatranom obeležju, različite podvrste pokazuju različite tipove specijalizacije. Naročito upadljivu varijabilnu osobinu građe stubića treba detaljnije proučiti: kao što je prikazano na slici 5.9, srednje dlakav, kukičasti stubić može se smatrati relativno nespecijalizovanom polaznom formom, od koje su specijacijom i/ili gubitkom gornjeg dela stubića (žig) mogle nastati najrazličitije varijacije. (Slika 17.15) Na slici je ovo ilustrovano kod četiri vrste roda (*Geum*). Smatra se da su prvobitne vrste velikog genetičkog potencijala ujedno bile i najmanje specijalizovane i da su imale relativno široke areale. (Potočni karanfilić raste od dolina do visokih planina na preko 2.000 m; građa stubića dozvoljava rasejavanje putem životinja, vetra i vode.) Osim toga ova vrsta može se ukrštati sa neobično mnogo drugih vrsta istog roda. Ostale prikazane vrste su specijalizovane. To važi kako u načinu rasejavanja tako i u pitanju specijalizovanog životnog prostora.

Osobine biološkog ponašanja

Ponašanje životinja velikim delom genetički je determinisano. Konrad Lorenc (Konrad LORENZ) je u istraživanju ponašanja pataka utvrdio, da su različiti obrasci ponašanja sačinjeni od »elementarnih pokreta«, koji su zajednička osobina skoro svih vrsta pataka. Novi način ponašanja prema Lorencu nastaje bilo novom kombinacijom elementarnih pokreta, ili gubitkom pojedinih elemenata. Formiranje različitih obrazaca ponašanja kod pataka može se razumeti kao mikroevolutivna varijacija »osnovnog arhetipa« koji je u sebi sadržao veliki potencijal varijabilnosti, (tako da je princip isti kao i kod morfoloških i drugih varijacija; komentar prevodioca).

Pravilo rekurentnih varijacija

U III.5.2.4. pojašnjeno je »pravilo rekurentne varijacije«, prema kome veštački izazvane mutacije jedva mogu da donose nove varijacije koje bi se mogle trajno zadržati u populaciji, a kao drugo, veštački izazvane mutacije veoma su slične mutacijama koje se javljaju u prirodi. I ova činjenica ukazuje na to, da postoji veliki, ali ograničeni broj va-



Slika 17.15. Specijalizacija na primeru vrsta roda (*Geum*). Potočni karanfilić poseduje relativno nespecifičan stubić sa jednom udičastog oblika kukicom i umerenom dlakavošću (rasprostranjivanje pomoću životinja i vetrom). Pravi karanfilić ima udičaste kukice, stubić nije dlakav (raste na mestima bez vetra, ali tamo gde ima većih životinja za čije se krzno semenje kači kukicama i rasprostire). Planinski karanfilić koga ima samo u visokim planinskim područjima i puzajući karanfilić izgubili su udičaste kukice; njihovi stubići su međutim veoma dlakavi i produženi (specijalizovani za rasejavanje vetrom, tim pre što u visokim planinama ima srazmerno malo većih životinja, a vetrovi su jači nego u dolinama). Od četiri vrste roda (*Geum*), potočni karanfilić je po mogućnosti rasprostranjivanja najviše fleksibilan; on je izgleda najmanje izgubio od prvobitno postojećeg potencijala varijacija (Iz JUNKER & WISKIN 1996).

rijanti osobina, i uklapa se u koncepciju polivalentnih polaznih oblika unutar osnovnih tipova.

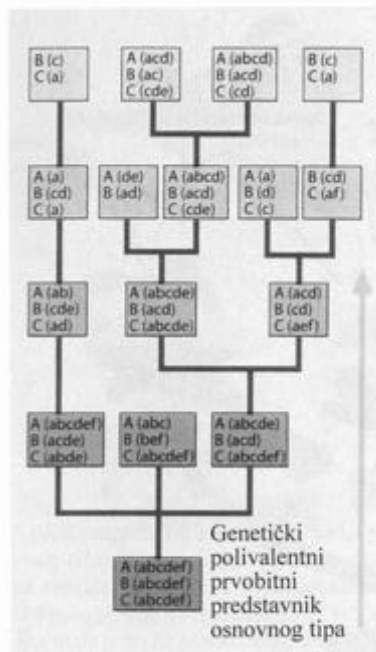
Zaključci

U ovom odeljku prikazani primeri raspodele osobina u okviru osnovnih tipova, veoma su uskladeni sa idejom o genetički polivalentnim polaznim oblicima osnovnih tipova. Iako je molekularno-genetička osnova procesa specijacije još nedovoljno proučena, postavka data na slici 17.16. mogla bi da posluži kao radna hipoteza. Predak (slika 17.17) raspolagao je čitavim nizom kompleksa osobina ($A_{a,b,c,d,e,f}$; $B_{a,b,c,d,e,f}$; $C_{a,b,c,d,e,f}$ itd.), Ovi kompleksi osobina postojali su ili polimorfno u prvobitnoj populaciji ili su mogli da budu naknadno proizvedeni mutacijama, ali za to nema empirijske potvrde. U toku specijacije polivalentne osobine slobodnim kombinovanjem raspodelile su se na novonastale vrste, čija se sposobnost varijacija sve više smanjivala svakom narednom specijacijom i

specijalizacijom. Važan predmet istraživanja teorije o stvaranju i teorije evolucije je objašnjenje molekularno-genetičke osnove osobina i mehanizama njihove regulacije.

17.3.3. Sličnosti hibrida sa trećim vrstama

Ukrštanja između različitih vrsta u okviru jednog osnovnog tipa predstavljaju čestu pojavu. Poznato je mnogo slučajeva zanimljivih hibridnih fenotipova, koji su više ličili na treću vrstu iz istog osnovnog tipa, nego na svoje roditelje. Divlji patak prikazan na slici 17.18. može da se ukršta sa ispod njega prikazanom patkom druge vrste i da se dobije bastard prikazan na trećem mestu. Ovaj se u parkovima bez problema ukršta sa patkom treće vrste koja živi samo u Americi (prikazana sasvim dole). Poznato je više takvih slučajeva, u kojima ukrštanje dve vrste osnovnog tipa olakšava ukrštanje hibrida sa trećom vrstom. Hibridi mogu ličiti i na više vrsta. Kao primer možemo navesti bastarda iz



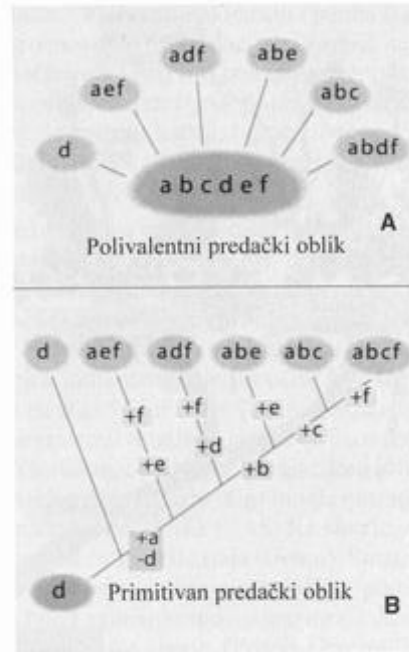
Slika 17.16. Genetički polivalentni prvobitni predstavnik osnovnog tipa ima veliki lični potencijal varijabilnosti koji u sledećim generacijama dolazi do izražaja. Oznakama a,b,c, ... obeležen je potencijal genetičke varijabilnosti. Detaljnije u tekstu.

među evropske patke kašikare i ridokrile patke (slika 17.19). Bastardi najviše liče na australijsku patku kašikaru *Anas rhynchos*. Crveno smeđi istaknani zadnji deo tela i odsustvo belo obojenih grudi podsećaju na *A. smithii* i *A. platalea*. Povremeno se kod nekih bastarda javlja oko vrata beli prsten, koji prepoznamo kod divlje plovke (*Anas platyrhynchos*).

Takve »feno-kopije« poznate su i kod zeba. Tako hibrid crnoglave kaluderice (*Munia atricapilla*) i vrste (*Eurydice cantans*) liči najviše na ševarsku zebu (*Munia castaneothorax*).

Kako se mogu tumačiti ovakvi nalazi? Očigledno u genetičkom materijalu različitih vrsta istog osnovnog tipa, postoji potencijal varijacija, koji se aktivira tek ukrštanjem izvan svoje biološke vrste. Molekularno genetička osnova ovih procesa nije poznata, ali bi se mogla ispitati. Odgovarajući primer nalazimo kod ukrštanja pudlice i vuka (slika 3.15), u kome se u F_2 -generaciji otkriva začuđujući potencijal varijabilnosti roditeljskih rasa. U ovom slučaju izvedena su odgovarajuća proučavanja nasleđa.

U svakom slučaju ovi podaci pokazuju, da današnji organizmi pokazuju veliku genetičku polivalentnost. Za sada nisu pronađene indicije koje bi uka-



Slika 17.17. Tumačenje raspodele osobina u okviru osnovnih tipova. Mali zatamnjeni ovali predstavljaju vrste osnovnog tipa sa obeležjima a-f.

A. Polazeći od polivalentnog prvobitnog oblika (sa kompletnom lepezom osobina) nastaju pojedine vrste sa ograničenom varijabilnošću, pri čemu su osobine raspodeljene na potomke po principu slučajnosti. Ako se za polaznu predačku vrstu uzme primitivni i genetički siromašan oblik (B) ova raspodela osobina može se objasniti samo pod pretpostavkom većeg broja konvergencija (ili reverzija) (V. 9.1.4).

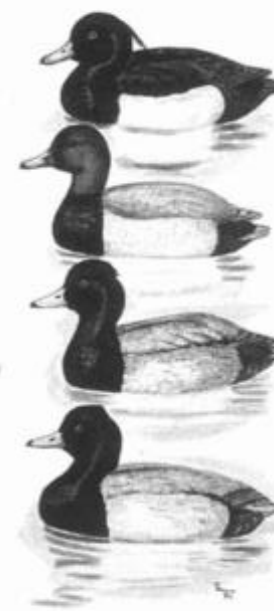
živale da je genetička varijabilnost kod prvobitnih populacija bila manja nego kod današnjih vrsta. Gubitak gena prilikom formiranja nove vrste, opisan u VII. 17.3.1. i predstavlja jedno svedočanstvo u tom pravcu.

17.3.4. Eksplozivna specijacija

Poslednjih godina učestalo je otkrivanje primera brze specijacije (str. 287). U vezi sa modelom stvaranja u kratkom vremenu, ovakvi primeri su već sami po sebi interesantni, ali osim toga ukazuju na genetski polivalentne predačke oblike. Kao primer možemo pomenuti procese specijacije kod cihlidnih grgeča.

Brzo obrazovanje vrsta kod riba cihlida u jezeru Viktorija

Šareni grgeči (familija Cichlidae, slika 17.21) zastupljeni su u ribljoj fauni sa više od 1000 vrsta, raspoređenih u otprilike 150 rodova. To je verovatno



Slika 17.18. Sličnost hibrida sa trećom vrstom. Od gore nadole: divlja patka (*Aythya fuligula*), patka (*Aythya ferina*), bastard nastao iz ukrštanja ove dve vrste, divlja patka vrste (*Aythya affinis*) (Iz SCHERER & HILSBURG 1982).



Slika 17.19. Sličnost hibrida (dole) između evropske patke kašikare (*Anas clypeata*, gore) i ridokrile patke (*Anas cyanoptera*, u sredini levo) sa australijskom patkom kašikarom (*Anas rhynchos*, sredina desno). (Iz SCHERER & HILSBURG 1982)

Brzo obrazovanje vrsta kod riba cihlida u jezeru Malavi

Ipak, jezero Viktorija ne drži rekord u brzini specijacije cihlida. Takozvana Mbuna-fauna iz jezera Malavi koju čini okruglo 200 vrsta je posebno zanimljiva. Obuhvata ne samo vrste sa najlepšim bojama, nego skoro svako stenovito uzdignuće na dnu jezera Malavi, poseduje svoje vlastite vrste riba sa visokim brojem endemita u najstrožem smislu, odnosno strogo su ograničene na date teritorije. Pojedine vrste često su prostorno izolovane.

Nivo vode jezera Malavi podložan je velikim variranjima, uslovljenim tektonskim i klimatskim faktorima. Između 1390. i 1860. posle Hrista, nivo jezera je u jednom periodu opao za najmanje 121 m. Pošto su mnoge današnje podvodne platforme tada bile kopno, dakle uopšte nisu bile stanište riba, diferenciranje ove jedinstvene faune verovatno je usledilo u poslednjih 200 godina. Ova tvrdnja poduprta je dokazima o geološkim promenama kao i istorijskim zapisima o ispitivanjima genetičke diferencijacije i rasprostiranja datih vrsta riba.

Očigledno je da su veoma kratki vremenski periodi, od nekoliko stotina godina, koji su prema merilima teorije evolucije ništavni, dovoljni da se kod cihlida proizvedu mnogo veće morfološke promene, nego što je to donedavno smatrano mogućim.

najbogatiji i najrazličitiji spektar radijacije kičmenjaka u okvirima mikroevolucije (u okviru jednog osnovnog tipa). Njihova glavna područja širenja su Afrika i Južna Amerika. Najveći broj ovih slatkovodnih riba ima dužinu tela između 10 i 30 cm, ekstremi dostižu dužinu od veličine nokta na palcu do preko 70 cm. Pošto do sada nije bilo ispitivanja ovih riba u smislu biologije osnovnih tipova, nije jasno, da li familija predstavlja jedan osnovni tip, ali mnoge indicije govore u prilog tome.

Raznolikost vrsta cihlida javlja se u velikim istoafričkim jezerima (slika 17.20). U Viktorijinom jezeru živi preko 300 vrsta (većina se gaji kao akvarijumske ribice) u otprilike osam rodova. Najveći broj od njih pripada jednom jedinom rodu. Pre nekoliko godina metodom molekularne biologije pokazano je, da sve vrste iz ovog jezera obrazuju jednu monofiletičku grupu, odnosno sve potiču od jedne jedine populacije (matične populacije osnovnog tipa). To znači da su se sve vrste iz jezera, nezavisno od svoje morfološke raznovrsnosti, morale razviti u ovom jezeru; i zato ne mogu biti starije od jezera. Najnoviji geološki rezultati pokazuju, da je Viktorijino jezero, čija je maksimalna dubina danas samo 69 m, pre 12.000 godina je vrlo verovatno bilo potpuno isušeno. To određuje maksimalnu starost vrsta šarenih grgeča u ovom jezeru. Ovoj neznatnoj starosti odgovara njihova neznatna genetička različitost. Time su cihlidi iz jezera Viktorija primer brzog tempa morfološke diverzifikacije bez istovremenog ubrzanja molekularne evolucije.

Primeri brze mikroevolucije

- Promena morfologije kljuna Darwinovih zeba u periodu od nekoliko godina (GRANT 1991).
- Promena pravca seobe (ptica selica) i promene selidbenih aktivnosti jedne vrste ptica pevačica u nekoliko godina (slika 17.24; BERTHOLD et al. 1992).
- Specijacija u rodu *Nereis* između 1964. i 1988. (WEINBERG et al. 1992).
- Indicije o brzom specijaciji kod cveta (*Mimulus*; BRADSHAW et al. 1995).
- Jasne promene u građi cvasti glavočika u roku od osam godina (CODY & OVERTON 1996).
- Indikacije o specijaciji kod suncokreta, putem hibridizacije u roku od nekoliko generacija (RIESEBERG et al. 1996).
- Promena veličine ekstremiteta kod legvana (veliki gušter sjajnih boja) u roku od nekoliko godina (LOSOS et al. 1997).
- Promene u veličini i strategiji razmnožavanja kod gupi ribica, u roku od nekoliko godina, a u vezi sa brojnošću prirodnih neprijatelja (REZNICK et al. 1997).

Uzroci eksplozivne specijacije

Dok su izgleda druge grupe riba iz istog jezera evoluirale »normalnim« tempom, evolucija šarenih grgeča odvijala se veoma brzo. O razlozima za to je već mnogo spekulirano. Na primer, postavljeno je pitanje da li cihlidi poseduju nepoznate osobnosti u svom genetičkom sastavu, svom ponašanju ili svojoj ekologiji, koje bi ih predodredile za jednu takvu eksplozivnu radijaciju. Eksperimenti sprovedeni sedamdesetih godina, na jednoj izolovanoj populaciji cihlida, dokazali su da biološki značaj-



Slika 17.20. Velika istočnoafrička jezera.

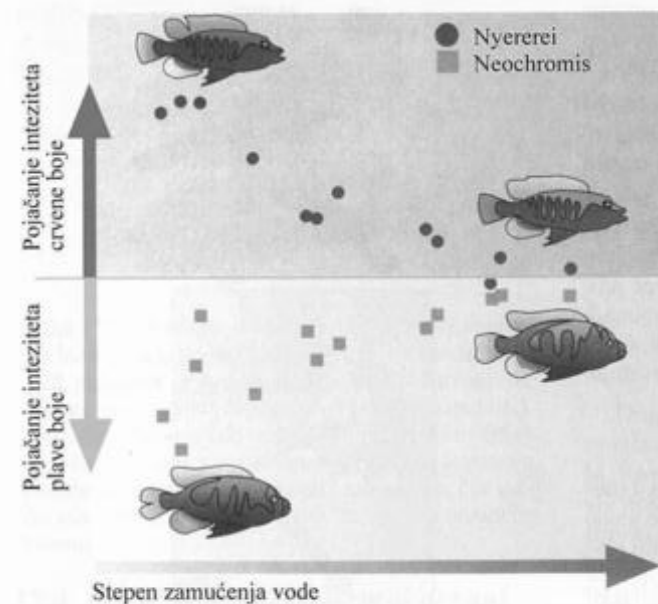
ne genetičke promene mogu nastupiti u roku od samo pet generacija.

Najnoviji rezultati pripisuju važnu ulogu seksualnoj selekciji u procesima brzog formiranja vrste (tekst str. 75). U poslednje dve decenije zbog sve većeg zamućenja vode usled zagađenja, dramatično se smanjila raznolikost šarenih grgeča u jezeru Viktorija. Ako dve blisko srodne vrste cihlida egzistiraju u istom životnom prostoru, mora se osigurati, da se međusobno ne pare jedinke različitih vrsta. Na primer, ovo se postiže prepoznatljivom i specifičnom obojenošću mužjaka. Dok su, na primer, mužjaci jedne vrste obojeni jarko plavo, oni iz druge vrste u istom biotopu obojeni su jarko crveno. Boje su za ženke signali raspoznavanja partnera za parenje unutar vlastite vrste koje time sprečavaju genetički moguće ukrštanje.

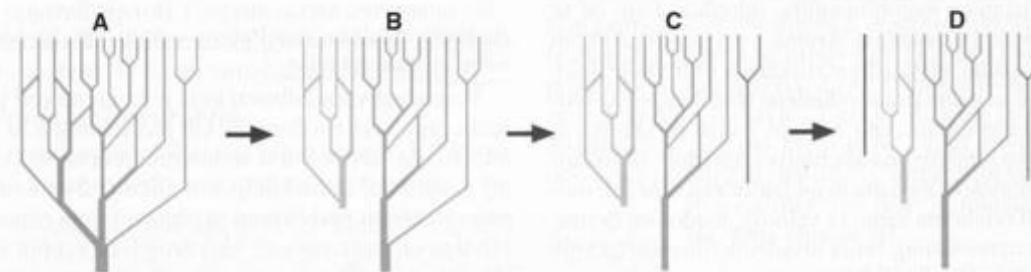
Ispitivanje šarenih grgeča u različito zagađenim delovima jezera Viktorija, pokazalo je, da intenzitet boje opada sa povećanjem zamućenja vode (slika 17.22). Smanjuje se crvena boja crvenih i plava boja plavih mužjaka. Ovo je verovatno u vezi sa činjenicom, da ženke više ne mogu dobro da vide boje »svojih« mužjaka, kada voda postane mutnija. Usled toga dolazi do učestalijeg parenja sa mužjacima »pogrešne« vrste. Geni se mešaju, a krajnji rezultat je dramatično smanjenje raznolikosti vrsta u tako zagađenim vodama u roku od dvadeset godina. Uzrok je verovatno pojačana hibridizacija među različitim vrstama. Genski pul ovih hibridnih populacija posle



Slika 17.21. Primeri raznovrsnosti morfologije riba u istočnoafričkim jezerima. Od gore: *Symphysodon aequifasciata haraldi*, *Pterophyllum altum* i *Lamprologus spec.*



Slika 17.22. Korelacija intenziteta boje mužjaka cihlida iz roda *Nyererei* i *Neochromis* sa stepenom zamućenja vode u staništima sa različitim nivoom zagađenja, jezero Viktorija (Prema SEEHAUSEN et al. 1997).



Slika 17.23. Kompleksna mreža mikroevolutivnog grananja treba da objasni koncept programirane varijabilnosti. Pod A. su sva grananja i ukrštanja (sekundarne spojnice dveju grana), poreklom od istog pretka. Ako započne proces specijacije, sve potencijalne mogućnosti će se pre ili kasnije i ostvariti. U slučaju B. dva ogranka su uklonjena (»mutacije« koje su onemogućile sekundarno ukrštanje sa ostalim članovima osnovnog tipa). Ovo je dovelo do izolacije dela mreže. U slučajevima C. i D. eliminisane su dve, odnosno tri, mogućnosti ukrštanja, tako da nastaje veći broj reproduktivno izolovanih vrsta unutar istog osnovnog tipa. A. predstavlja potencijal genetski polivalentnog pretka. U principu se može realizovati veoma veliki broj različitih varijanti. Procesima mikroevolucije mogu biti eliminisane različite veze, koje za posledicu imaju ograničeni genetski potencijal. Pod D. zeleno označena mreža puteva je još uvek veoma kompleksna i zadržala je veliki potencijal varijabilnosti, na primer, polazne populacije cihlida za burnu i brzu specijaciju u istočnoafričkim velikim jezerima. Naprotiv, plavo označeni put daje još samo jednu jedinu varijantu i potencijal varijabilnosti te populacije je iscrpljen. Današnje vrste bi, već prema svojoj evolutivnoj istoriji, po ovom modelu mogle pokazivati veoma različiti genetski potencijal varijabilnosti. Izazov koji stoji pred genetikom koja prihvata koncept stvaranja osnovnih tipova, sastoji se u pokušaju predviđanja genetskog potencijala određene populacije, na osnovu poznavanja parametara njene mikroevolutivne istorije. (Ovo predviđanje bi se lako moglo eksperimentalno proveriti, što bi bilo dobar način za naučnu proveru ispravnosti teorije; komentar prevodioca.)

tako kratkog vremena treba još uvek da sadrži alele odgovorne za crvenu odnosno plavu boju tela. Zato se može pretpostaviti, da bi se prilikom nove promene uslova životne sredine, proces mikroevolucije (specijacija) odigrao podjednako brzo. Ovo bi bio zanimljiv istraživački projekat i za evolucioniste i za kreacioniste.

Vrste sa velikim potencijalom specijacije označene su kao generalisti. Ranije je pretpostavljano, da su u prošlosti jezera Viktorija i Malavi bila nastanjena vrstama koje su generalisti. Današnji podaci podupiru ovu hipotezu, jer tako brza specijacija ne daje dovoljno vremenskog prostora za proizvodnju novih gena putem mutacija. Eksplozivno formiranje vrsta moguće je objasniti samo velikim genetičkim potencijalom prvobitnih predstavnika osnovnih tipova. To znači, da prvobitne forme raspolažu genetičkim materijalom, koji je dozvoljavao različitu izraženost osobina (III. 5.1).

Brza evolucija obrazaca ponašanja

Jedna vrsta ptica pevačica (vidi na slici 17.24) koje se gnezde u južnoj Nemačkoj, zimi su se do 1960. selile iz svog područja gnežđenja skoro isključivo u smeru jugozapada u područje u kome su zimovale u Španiji (slika 17.24). Na osnovu dugodišnjih proučavanja, prstenovanjem ovih ptica, 1992. godine ustanovljeno je, da u Engleskoj oko 11% zimske populacije potiče iz južne Nemačke. Izmenjeni pravac selidbe ovih ptica bio je već genetički programiran – promena se verovatno od 1960. godine delimično utvrdila u populaciji. Ovo bi mogao da bude prvi korak u pravcu formiranja nove vrste.

Programirana varijabilnost?

Varijabilnost osnovnih tipova, dakle njihovo mikroevolutivno diferenciranje u nove biološke vrste i rodove, ne bi se prema hipotezi polivalentnih polaznih formi prvenstveno zasnivalo na evolutivnom nastanku novih alela, već na genetičkom programu variranja. Obim i granice mogućnosti varijacija bile bi već date na početku i time ograničene. Ovaj model bi se mogao uporediti sa sistemom skretnica, koje su ugrađene u kompleksni rodoslov (slika 17.23). Sada pretpostavimo, da se po principu slučajnog kombinovanja, određuje koja će se kombinacija položaja skretnica primeniti prilikom razdvajanja vrsta (diverzifikacija osnovnog tipa). Ovo je sa jedne strane određeno slučajem, ali sa druge strane ograničeno brojem i vrstom skretnica. Stvarno realizovana alternativa određuje se slučajno, odnosno u zavisnosti od faktora sredine, ali može biti odabrana samo iz velikog, međutim, definitivno ograničenog broja utvrđenih alternativa koje su unapred isplanirane.

Da li bi mutacije u regulatornim genima i nove kombinacije gena mogle prouzrokovati realizaciju u principu planiranih, ali još neizraženih, alternativnih fenotipova? Što više ima ovakvih alternativa, to bi bila veća programirana genetička varijabilnost. Što više osnovnih elemenata (strukture i funkcije) ima plan građe nekog organizma, to je on bolji (iako je još otvoreno pitanje, kako treba tačno definisati elemente građe). Molekularni mehanizmi varijacija, kao što su »skačući geni« (transpozoni), plazmidi ili »plastična priroda« gena (IV.7.1.1) mogu se posmatrati samo sa stanovišta programirane varijabilnosti. Arber (ARBER; 1997) ukazuje na to, da kod bakterija ima gena, čiji je jedini (ili glavni) zadatak proizvodnja genetičke varijabilnosti, a koje on naziva »generatori varijacija«. Njihovo dejstvo često je iznenađujuće, međutim prema dosadašnjim



Slika 17.24. Promena ponašanja tokom seobe jedne evropske ptice pevačice
S = Područje gnežđenja (leto)
W = Prvobitno područje prezimljavanja (zima)
E = Novo područje prezimljavanja (Engleska)

eksperimentalnim rezultatima ograničeno na područje mikroevolucije.

Posebnost varijabilnosti koja je izražena kod šarenih grgeča iz istočnoafričkih jezera mogla bi se održati, da su prvobitni stanovnici jezera po svojoj genetičkoj konstituciji bili sličniji stvorenim, polivalentnim prvobitnim predstavnicima osnovnih tipova, nego najveći broj drugih recentnih vrsta, čiji je potencijal varijacija od vremena postanja iscrpljen mnogobrojnim procesima specijacije. Istraživanjem do sada nepoznatih genetičkih faktora, koji su prouzrokovali jednu tako brzu varijaciju kod *cihlida*, pokrenut je važan projekat istraživanja stvaranja. Moglo bi se ispostaviti, da istraživanja mehanizama programirane varijabilnosti, pokrenu sasvim nova pitanja vezana za učenje o stvaranju.

Koncept polivalentnih prvobitnih formi osnovnih tipova, mogao bi da olakša i razumevanje različitih paleontoloških nalaza. Ako bi na primer prvobitni predstavnici osnovnog tipa australopithecina (VI. 14.4) ili osnovnog tipa roda *Homo* bili polivalentne forme, onda bi ovo moglo učiniti razumljivim protivrečne, sa stanovišta teorije evolucije nerazumljive, mozaične forme, tokom radijacije ovih formi u plio-pleistocenu (VI. 14).



Slika 17.25. Posebne sličnosti folksvagenove »bube« i jednog modela poršea (karoserija, motor smešten pozadi, prtljag sa prednje strane) ukazuju u ovom slučaju na istu grupu konstruktora (Porsche i saradnici). Međutim, sličnosti kod tehničkih uređaja zasnivaju se pre svega na zahtevima konstrukcije, kojih se moraju pridržavati konstruktori. Isto važi i za živa bića, čija građa, razmena materija itd. moraju zadovoljiti određene životne uslove.

17.4. Sličnosti i rudimentarni organi

U V.9.1+5 je pokazano, da sličnosti među živim bićima nisu nezavisan dokaz makroevolucije i ne moraju obavezno biti tumačene evolucijom. Istina, evolucionistička interpretacija je u principu moguća i u mnogim slučajevima i prihvatljiva (sličnosti unutar osnovnih tipova). U okviru učenja o stvaranju, sličnosti takođe imaju prihvatljivo tumačenje. Same po sebi sličnosti se mogu tumačiti na više načina.

»Srodnost i stvaranje«

Prema pretpostavci modela stvaranja (I.1.3) sva živa bića potiču iz »radionice« jednog istog kon-

struktora. Zato je – kao što će se u daljem tekstu biti objašnjeno – očekivana veća ili manja sličnost različitih »modela« kako u pogledu homolognih tako i u pogledu analognih osobina.

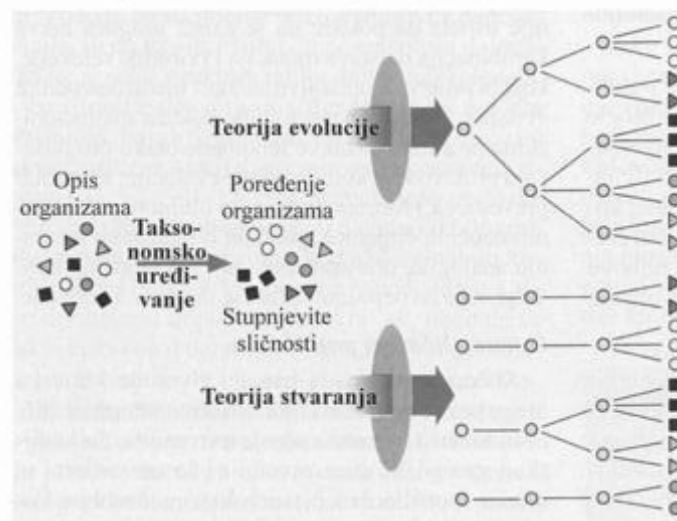
Dva poredjenja mogu ilustrovati, kako sličnosti mogu biti zasnovane na sasvim drugim uzrocima nego zajedničkom poreklu:

Različita slikarska dela mogu se na osnovu sličnosti pripisati određenom umetniku, iako umetnik nije posmatran u trenutku kada je stvarao. Do sličnosti dela dolazi na taj način, što umetnik iz raznolikosti mogućih umetničkih elemenata odabira tipičnu kombinaciju i tipičan stil za pojedine prikaze.

Drugi primer dolazi iz oblasti tehnike. Zamislimo da se nalazimo na velikom parking automobila. Različite marke automobila mogu se na osnovu sličnosti posebnih detalja (spoljašnjih, tehničkih i funkcionalnih, ali često i manje značajnih oznaka) pripisati određenim proizvođačima. Sa druge strane nalazimo mnoge zajedničke osobine kod svih automobila. One su pre svega rezultat tehničkih procesa uklapanja, funkcije i konstrukcije, koji su proizvod inteligentnog i ciljanog rada dizajnera, konstruktora i mehaničara (uporedi: slika 17.25). Prema logici evolucionističkog objašnjenja homologije, srodnost po poreklu bila bi uzrok sličnosti. U našem primeru ovo objašnjenje, međutim, uopšte nije moguće. Znamo na osnovu mogućnosti uvida u proizvodnju automobila, da se sličnosti ovde moraju drugačije tumačiti. Uzrok sličnosti je ovde stvaralačka i ciljana kreativnost, koja zavisi od usvojenih principa proizvođačke firme, neophodnosti konstruktivnih rešenja, diktata tržišta, želja kupaca itd.

Iz oba primera mogu se izvući neki zaključci:

1. Sličnosti *same po sebi* ne daju sigurne informacije o njihovom nastanku i otvorene su za različita tumačenja (slika 17.26 i 17.27). U slučaju umetničkih slika i automobila znamo, da se sličnosti zasnivaju na umetničkoj odnosno konstruktivnoj kreativnosti. Ovo znanje zasniva se na našim saznanjima o načinu nastanka umetničkih slika, odnosno automobila, dok nam sličnosti *same po sebi* ne daju ovo saznanje. Isto tako međusobne sličnosti živih bića, *kao takve* ništa ne govore o svom poreklu. Ovde je stanje činjenica naravno komplikovanije, jer je u ovom slučaju srodnost porekla moguća.



Slika 17.26. Tumačenje sličnosti u modelu evolucije i stvaranja. Objašnjenja u tekstu; uporedi: sliku 1.7.

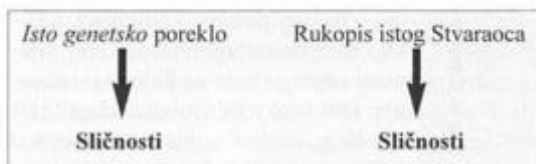
Naučnost kreacionističkog tumačenja sličnosti

Ovde izneto tumačenje sličnosti kao »srodnosti po stvaranju« (slika 16.26 i 16.27) naučna javnost odbija kao »nenaučno«. Ovakva ocena zasniva se isključivo na argumentu *metodološkog ateizma* prirodnih nauka, koji *a priori* isključuje mogućnost natprirodnih dejstava. Ovakav stav je opravdan samo u okvirima eksperimentalne nauke, ali ne i istorijske nauke (I.1.3). Naučna metodologija u prirodnim naukama je *nerazdvojivo* povezana sa preduslovom mogućnosti reprodukujućih eksperimenata i bavi se sadašnjim a ne istorijskim procesima. Jasna ocena *nastanka* sličnosti leži, međutim, izvan granica eksperimentalne nauke, jer se radi o *istorijskom* pitanju. Iz toga sledi, da se naučna metodologija ne može primeniti na ovaj problem. U ovom slučaju se može postupati samo deduktivno (I.1.1): mora biti dat jedan polazni prvobitni model, od koga se izvode zaključci, koji se ispituju. Takav postupak dozvoljava podjednako evolucionističke pretpostavke, kao i pretpostavke modela stvaranja. Kako ni model stvaranja ni model evolucije u ovom području ne iznose svoje argumente polazeći od empirijskih podataka (induktivno), proizilazi, da se *ni homologije ni konvergencije ne mogu pouzdano predvideti*. Tek naknadno čine se pokušaji da se činjenice uguraju u okvire datog modela.

Ča pretpostavka: organizmi mogu proizaći, i empirijski je utvrđeno, proizilaze iz svojih roditelja iste vrste, ali ne i automobili i slike.

2. Sličnosti između organizama *mogu* se svesti na jednog zajedničkog Stvaraoca, koji je kreativno oformio analogne umetničke odnosno funkcionalne aspekte u različitim organizmima. Ovaj zaključak nije obavezan, ali je moguć.

3. Sličnosti u umetnosti mogu biti izraz posebnog razumevanja umetnosti. U ovom smislu mogle bi se razumeti neke podudarnosti osobina u životinjskom i biljnom svetu kao izraz sposobnosti ili namera stvaraoca. Ovo naročito važi za osobine, koje su raskošne preko granice neophodnosti, ili su predimenzionirane do nivoa simbola i zato se njihovo poreklo teško može izvesti iz principa evolucije (na primer »oči« na perju pauna).



Slika 17.27. Dva moguća objašnjenja za postojanje sličnosti.

4. Primer automobila ilustruje, činjenicu da su sličnosti u tehnici predodređene *zahtevima funkcionalnosti* (V. 9.1.3). Jedan broj objektivnih (neophodnost određenog konstruktivnog tipa rešenja, želje kupca) i subjektivnih okvirnih uslova (»prvorazrednost«, marka) određuju ukupni obim raznovrsnosti realizovanih varijanti. Živa bića pokazuju ovu vrstu sličnosti, tamo gde se isti funkcionalni zahtevi realizuju homolognim principima građe (na primer ekstremiteti kopnenih kičmenjaka).

Osim toga živa bića takođe pokazuju, da su primenljivi isti principi izgradnje za sasvim različite funkcije (prednji ekstremiteti kičmenjaka za leteje, puzanje, hvatanje, pisanje itd).

Vraćanje sličnosti samo na funkcionalnu prinudu u vreme istorijski dugih vremenskih perioda u vezi sa time ne objašnjava sve fenomene života. Pretpostavka postojanja i delovanja Stvoritelja može takođe funkcionalno neobjašnjive sličnosti (s. 3) učiniti prihvatljivim.

Analogije i konvergencije u modelu stvaranja

Sledeći životni fenomen sastoji se u realizaciji sličnih funkcija putem primene različitih principa (analogije; na primer krila kod insekata, letećih gmizavaca, ptica i slepih miševa).

U modelu stvaranja analogije mogu se shvatiti kao svedočanstva planskog stvaranja, pri čemu su na analogni način primenjeni isti principi izgradnje. Zaključak iz često zapanjujućih sličnosti među nesrodnim vrstama (teorija evolucije ih tumači kao konvergencije, V.9.1.4) nije problem, ako se stvoritelj *a priori* ne isključuje. Teorija evolucije nikada nije uspela da pokaže da je zaista moguća takva kombinacija dejstava mutacija i prirodne selekcije, koja bi proizvela upadljivu sličnost među nesrodnim vrstama. (Kao da nepostojanje dokaza evolucionistima ne smeta da takve fenomene olako proglašavaju proizvodom konvergentne evolucije; komentar prevodioca.) Mereno sadašnjim obimom prikupljenih naučnih činjenica, postulat o planskom stvaranju analogija, nije spekulativniji od svedenja konvergencija na nepoznate procese mutacije i selekcije.

Ocena sličnosti ponašanja

Sličnosti ponašanja između životinja i čoveka mogu se isto tako kao i morfološko-anatomske sličnosti tumačiti u smislu učenja o stvaranju. Sa biblijskog stanovišta, da su životinje i čovek stvoreni sa datom sposobnošću ostvarivanja međusobne komunikacije, logičan je zaključak, da su i u području ponašanja, na primer u mimici i gestikulacijama, kreirane sličnosti, jer tek sličnosti u ponašanju omo-

Smernice istraživanja u modelu stvaranja

Mnogo puta se tvrdi da »rudimentarni« organizmi nedostaje ili je smanjena funkcionalnost ili se to pretpostavlja. *Nefunkcionalnost* se, međutim, empirijski ne može dokazati: može se samo utvrditi, da za neki određeni organ *još nije otkrivena* funkcija. U ovoj situaciji model stvaranja može dati smernice daljih istraživanja: pod pretpostavkom stvaranja moguće je očekivati, da uvek postoje svrsishodne funkcije (osim kod mikroevolutivnih degeneracija). Ako ove još nisu nađene, postoji motivacija da se za njima traga, čime se može doći do novih, možda i neslučenih saznanja. Ako naprotiv – motivisani evolucionističkim pretpostavkama – zaključimo da mnoge strukture nemaju funkciju i da su zakržljale, nema potrebe tragati za funkcijama. (Mada se slučajno ipak pre ili kasnije otkriju, polazeći od pokušaja da se odgovori na sasvim druga pitanja. Na primer, funkciju crvuljka slepog creva evolucionisti nisu tražili, jer su ga proglasili evolutivnim rudimentom, ali su zato imunolozi otkrili da je u pitanju organ koji ima značajnu funkciju u čovekovom imunom sistemu; komentar prevodioca.) Ovakvi primeri pokazuju da model stvaranja može stimulirati istraživanja tamo gde teorija evolucije nema interesa da traga.

gućavaju komunikaciju. Sva dela stvaranja formiraju jednu celinu, koja bez sposobnosti komunikacije ne bi bila potpuna. I ovde se pokazuje, da razmišljanja u kategorijama stvaranja, mogu logično objasniti i tako složene biološke fenomene kao što su slični obrasci ponašanja među različitim vrstama.

Rudimentarni organi u modelu stvaranja

U V. 9.5 je pokazano, da se rudimentarni organi svode ili na isključivo mikroevolutivne degeneracije, ili da teorija evolucije ne raspolaže dokazima da je neka struktura ranije drugačije izgledala. Obe situacije dozvoljavaju tumačenje i u modelu stvaranja. Same degeneracije mogu se tumačiti u okviru procesa specijalizovanja unutar osnovnih tipova (III. 5.1; VII. 17.3; na primer slepe pećinske ribe ili kržljanje umnjaka kod čoveka). U drugim slučajevima kao na primer kod abdominalnih kostiju kitova (slika 9.19) moguće je poći od toga, da »rudimentarni organi« nisu zakržljali, nego da su takvi kakvi su u današnjim oblicima, već postojali i u stvorenim osnovnim tipovima u početku. Glavni argument evolucionističkog tumačenja je u ovim slučajevima zapažanje sličnosti (ovde: između »rudimentarnog« i sasvim razvijenog organa), koja se, kao što je pokazano, isto tako može tumačiti i sa stanovišta modela stvaranja: preinačavanje osnovnog zajedničkog plana stvaranja za mnoge različite organizme. Možda se ovde radi o karak-

teristici i principu koji je Stvoritelj sledio u procesima stvaranja. Ilustriramo primerom: programer, koji ima zadatak, da sastavi više sličnih programa svaki put da bi izvršio različite modifikacije neće započinjati »od početka«, već će uvek iznova koristiti već dat postojeći »nespecijalizovani« program kao osnovu za nadgradnju.

17.5. Tragovi stvaranja?

17.5.1. Prepoznavanje signala-dizajna

Teoretičari evolucije uvek iznova naglašavaju, da je život stvoren tako da očigledno ukazuje na evolutivno poreklo. Kao dokaz navode »dokaze evolucije« (uporedi delove V. i VI). Naročita važnost pridaje se velikim sličnostima među živim bićima (V. 9.1; VII. 17.4). Međutim, pored sličnosti, živa bića pokazuju i duboke razlike, koje se u bezbroj slučajeva ne mogu objasniti dejstvom danas poznatih faktora evolucije (III. 6.1; IV.7.4; IV. 8 i drugo).

Sličnosti i razlike među živim bićima, mogu se tumačiti i u okviru modela stvaranja. Prva osnovna teorijska ideja potiče iz razmišljanja Valter REMINE (1993): sa jedne strane *sličnost* živih bića je na svim biološkim nivoima toliko izražena, da izgleda neizbežan zaključak zajedničkog porekla. Ovo se može obrazložiti ili zajedničkim poreklom ili jedinstvenim planiranjem (stvaranja). Sa druge strane *različitost* živih bića je tolika, da njihovo poreklo ne može biti objašnjeno teorijom o makroevoluciji.

Model stvaranja daje predikciju, da takve razlike ni u budućnosti neće moći biti objašnjene mehanizmima evolucije.

Ako se određene razlike među životnim formama sistematski i naturalistički objasne, onda bi to opovrglo model stvaranja. Sa pojedinačnim primerima model stvaranja ne može se ni opovrgnuti ni zadovoljavajuće obrazložiti. Međutim, ako se sa napretkom biološkog istraživanja uveća broj slučajeva koji nisu objašnjivi evolucijom, model stvaranja može se proceniti svojom sposobnošću da odgovori na takva pitanja. Bitan cilj poglavlja II-VI ove knjige ogledao se u doprinosu ovoj diskusiji.

Druga osnovna misao modela stvaranja sastoji se u pretpostavki, da živa bića nose specifične »**signal-dizajne**«. Njihov nastanak sa jedne strane do sada nije objašnjen procesima evolucije, a sa druge strane pokazuju osobine koje bi mogle biti poruka od Stvoritelja.

Kako se raspoznaju signal-dizajni? Oni mogu biti na intuitivnom i analitičkom nivou: intuitivni su signal-dizajni takvih struktura:

- čiji je nastanak nemoguće objasniti poznatim prirodnim mehanizmima,
- čije su osobine izraženije nego što bi se to očekivalo od funkcija date strukture,
- čija lepota nije uslovljena samo funkcionalnošću.

Signal-dizajni se na intuitivnom nivou mogu veoma lako raspoznati, ukoliko se intuicija zbog pogleda na svet ili vaspitanjem ne potiskuje ili ne racionalizuje. Lep dokaz za ovo je izjava poznatog evolucioniste Džona Mejnarda Smita (John MAYNARD SMITH; 1997, s. 434): »Posmatranje prirode zaista zadivljuje. Kad posmatrate ptice ili divlje cveće, a ne osetite određeno divljenje, onda nešto nije u redu.«

Na analitičkom nivou signal-dizajni mogu se, međutim, veoma teško definisati. Da bi se jedan signal-dizajn prema gornjoj definiciji jasno dokazao (a ne samo pretpostavio), trebalo bi da svi prirodni procesi evolucije kao i odnosi strukture i funkcije posmatranog sistema budu dovoljno dobro shvaćeni. Iz razloga što je ovo zahtev koji je teško ispuniti, jedan veliki deo raspoznavanja signal-dizajna protiče na intuitivnom nivou i u skladu sa tim zavisi od ličnih ubeđenja. Iako je zbog nedovoljno podataka, teško ispuniti navedene analitičke kriterijume (uporedi: IV. 7.4.4), sledeća poglavlja treba da doprinesu makar početku diskusije o modelu stvaranja. Cilj je objašnjenje pitanja, da li pretpostavljeni signal-dizajni zaista mogu da postoje ili se već na osnovu sadašnjeg stanja znanja moraju odbaciti. U sledećim poglavljima govorićemo o mogućim signal-dizajnim iz veoma različitih bioloških područja.

17.5.2. Odstupanja genetskog koda od »univerzalnosti«

Moguće 64 kombinacije tripleta i njihovo raspoređivanje na 20 različitih aminokiselina od kojih su izgrađeni svi proteini, zove se genetski kod (slika 17.28). Donedavno je smatrano da je genetski kod isti za sva živa bića – time se verovalo da je nađen izvanredan argument u prilog evoluciji. Kootkrivač

AGA	UUA	AGA	
AGG	UUG	AGU	
GCA CGA	GGA CUA	CCA UCA ACA	GUA
GCC CGC	GGC AUA CUC	CCC UCC ACC	GUC UAA
GCG CGG GAC AAC UGC GAA CAA GGG CAC AUC CUG AAA	UUC CCG UCG ACG	UAC GUG UAG	
GCU CGU GAU AAU UGU GAG CAG GGU CAU AUU CUU AAG AUG UUU CCU UCU ACU UGG UAU GUU UGA			
Ala Arg Asp Asn Cys Glu Gln Gly His Ile Leu Lys Met Phe Pro Ser Thr Trp Tyr Val stop			

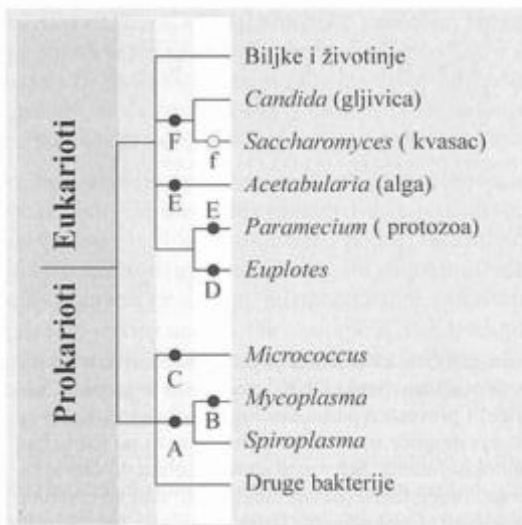
Slika 17.28. Tabela genetskog univerzalnog koda. Najveći broj aminokiselina kodira se sa više od jednog kodona. Zato često treći nukleotid varira u kodonu. Aminokiseline prikazane su skraćenicama sa tri slova. Pri tome je U = uracil, koji u iRNK zamenjuje timin, A = adenin, C = citozin, G = guanin (IV. 7.1).

strukture DNK, Frensis Krik (Francis CRICK), smatra, da se na osnovu univerzalnosti genetskog koda mora prihvatiti, činjenica, da sve životne forme potiču od jednog jedinog organizma, jer bi promena jednom ustanovljenog genetskog koda za bilo koji organizam bila smrtonosna.

Protivno evolucionističkim očekivanjima, nađeni su ipak izuzeci univerzalnosti genetskog koda, najpre u mitohondrijama. Nije jasno, kako je mogla da usledi hipotetična promena genetskog koda.

Takva promena izmenila bi sve sekvence aminokiselina, u svim proteinima organizma, i zbog toga bi to imalo za posledicu teške smetnje u funkciji. Ovo naročito važi za promenu stop-kodona UAG, UAA ili UGA. U mitohondrijama sisara stop-kodon UGA ne kodira kraj lanca, nego aminokiselinu triptofan. Sa druge strane tripleti AGA i AGG su u mitohondrijama stop-signali, dok u »univerzalnom« kodu kodiraju aminokiselinu arginin. Ova odstupanja su uz to u različitim eukariotima različita i zato bi, prema pretpostavljenoj endosimbionitskoj teoriji, morali pretpostaviti da su mitohondrije nastale više puta nezavisno (V.9.4). Ako bi došlo do jedne promene, koja kodon AGA (arginin u univerzalnom kodu) pretvara u »stop ili nonsens« kodon, sinteza proteina zaustavila bi se na prvom mestu (i ne bi bila dovršena), na kome je arginin kodiran AGA kodonom. Posledica bi bili fragmenti proteina bez funkcije, i naravno smrt ćelije.

Najpre je bilo spekulisano da do ovakvih promena može doći samo u mitohondrijama, zato što one sintetizuju srazmerno malo proteina (koji međutim ispunjavaju životno važne funkcije u lancu disanja) i tako bi lakše mogle podneti promenu koda. Ova spekulacija danas je opovrgnuta, zato što je drugačiji genetski kod nađen i u hromozomalnoj DNK različitih bakterija i u jedarnoj-DNK nekih eukariota (slika 17.29). Ovi nalazi bili su gledano sa evolucionističkog stanovišta veoma neočekivani, jer jedarna-DNK obuhvata mnogo gena, čija bi funkcija bila ometena prilikom promene koda. Osim to-



Simbol	Kodon	Staro značenje u univerzalnom kodu	»Novo« značenje
A	UGA	Stopp-Codon	Tryptophan
B	CGG	Arginin	»Nonsense«
C	AGA	Arginin	»Nonsense«
	AUA	Isoleucin	»Nonsense«
D	UGA	Stopp-Codon	Cystein
E	UAA	Stopp-Codon	Glutamin
	UAG	Stopp-Codon	Glutamin
F	CUG	Leucin	Serin
f	CUG	»Reversion«	Leucin

Slika 17.29. Genetski kod u hromozomalnim DNK bakterija, kvasaca, protozoa i algi je različit i verovatno je pod pretpostavkom makroevolucije, nezavisno izmenjen kod različitih grupa organizama. Gore je prikazan pretpostavljeni evolucionistički srodnički odnos organizama. Mesta na evolutivnom stablu, na kojima je verovatno došlo do promena genetskog koda, označena su slovima. Ispod su ispisane promene. »Nonsense« znači, da ovaj kodon uošte više ne kodira aminokiselinu, a ne kodira ni pravi stop signal, mada se na tim mestima zaustavlja sinteza polipeptidnog lanca, pa je efekat isti kao da je u pitanju stop signal, iako sekvencija nije vremenski regularno određena. Za evolutivni događaj E mora se postulirati konvergencija, kod evolutivnog događaja f radi se o reverziji prethodne promene F, jer bliski srodnici *Saccharomyces* nose svojstvo F. Nisu poznati selektivni pritisci niti bilo kakvi drugi genetski mehanizmi koji bi mogli dovesti do ovakvih promena putem evolucije. Osim navedenih, postoji još primera za razlike u genetskom kodu. (Prema OSAWA 1995, s. 74).

ga mora se pretpostaviti, da se jedan takav neverovatan proces javio najmanje 8 puta nezavisno, u najrazličitijim evolutivnim linijama. Zašto bi uopšte trebalo da se pojavi evolutivna promena genetskog koda? Koliko je verovatan takav događaj i koje bi selektivne prednosti doneo?

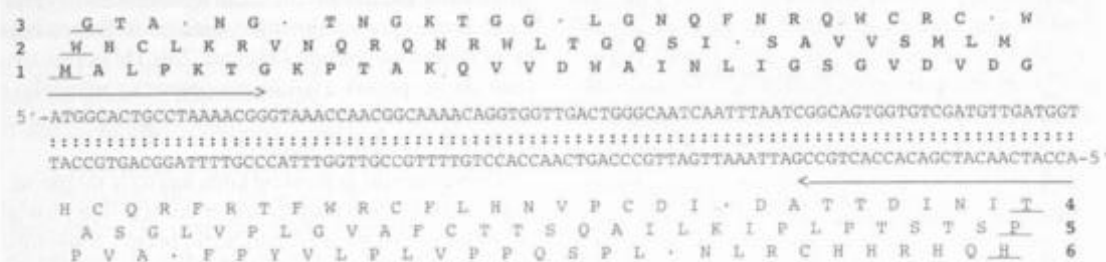
Univerzalnost genetskog koda važila je do pre nekoliko godina kao najjači argument u prilog monofiletičkom nastanku života, jer je prema fiksiranju genetskog koda u pretpostavljenoj ranoj evoluciji svaka nova promena smatrana nemogućom. Današnje činjenično stanje nije kompatibilno sa dosadašnjim pretpostavkama o evoluciji.

Univerzalni genetski kod je identičan kod ogromne većine istraživanih organizama, tako da se iz toga mora zaključiti zajedničko poreklo. Međutim, drastično povećanje broja iznimki stavlja ozbiljan upitnik na evolucionističko tumačenje. Da li bi moglo biti, da se ovde radi o signal-dizajnu Stvoritelja? Dizajn-hipoteza daje predikciju, za otkrivanje daljih primera razlika u genetskom kodu. Kao drugo, ove razlike treba da budu raspoređene na takav način u sistemu živih bića, da se odupiru jasnom evolucionističkom tumačenju.

17.5.3. Genske sekvence koje se preklapaju

Kod bakterija obično jedna DNK-sekvencija kodira jedan protein. Međutim, čitav niz DNK sekvenci ne kodira samo jedan, već čak dva ili tri proteina. Ovo je moguće, jer svaki pojedinačni DNK lanac može principijelno biti preveden u protein na tri različita načina (tri moguća okvira čitanja sekvence u kojoj svaka tri slova određuju po jednu aminokiselinu). Dvolančana DNK tako teorijski može da kodira šest različitih proteina (slika 17.30). U normalnom slučaju samo jedan okvir čitanja daje smisleni genski produkt. Zato je bilo veliko iznenađenje, kada je prvo kod bakteriofaga, (IV. 7.2) pronađeno, da ima izuzetaka. Na osnovu jedne jedine genske sekvence, mogla su se pročitati do tri različita proteinska produkta gena u različitim okvirima čitanja. Ovaj najpre otkriveni slučaj odnosio se na veoma male bakteriofage ϕ x74. Pretpostavljeno je, da jaki selektivni pritisak cilja na to, da genom ovog bakteriofaga učini tako malim koliko je to moguće, a da bakteriofag time ne izgubi životno važne gene. Međutim, argument minimalizacije veličine genoma nije uverljiv, jer ima drugih bakteriofaga, koji se bez preklapajućih gena očigledno isto tako mogu brzo razmnožavati.

Slika 17.31. pokazuje DNK-sekvencu iz jednog bakteriofaga stafilokoka. Sekvencija kodira protein za lizu, koji posle infekcije i umnožavanja faga uni-



Slika 17.30. DNK dvostruki lanac teorijski se može prevesti u šest različitih okvira čitanja proteinske sekvence. Medjusobno komplementarne baze dvostrukog lanca označene su dvotačkom. Svaki DNK lanac može se prepisati samo u jednom smeru (5' – 3' smer, plave odnosno crvene strelice) i prevesti u aminokiselinsku sekvencu. Kako je genetski kod triplet, po jednom DNK lancu i jednom smeru čitanja moguće su tri fazno pomerene, za po jednu bazu sekvence. Svaka od njih je istaknuta podvučenim prvim aminokiselinama. Sekvence aminokiselina pročitane sa gornjeg DNK lanca (okviri čitanja 1-3) dati su plavim, očitani sa donjeg lanca (okviri čitanja 4-6) dati su crvenim slovima. Zbog jednostavnosti korišćen je kod sa jedim velikim slovom za prikazivanje jedne aminokiseline. Na primer, M = Metionin ili A = Alanin. Crna tačka pokazuje stop-kodon u odgovarajućem okviru čitanja sekvence.

```

MetAlaLeuProLysThrGlyLysProThrAlaLysGlnValValAspTrpAlaIleAsn
1  ATGGCACTGCCTAAACGGGTAAACCAACGGCAAAACAGGTGGTGGCTGGGCAATCAAT
LeuIleGlySerGlyValAspValAspGlyTyrTyrGlyArgGlnCysTrpAspLeuPro
61  TTAATCGGCAGTGGTGTGCGATGTTGATGGTTATTATGGTCGGCAATGTTGGGATTTACCT
MetLeuMetValIleMetValGlyAsnValGlyIleTyrLeu
AsnTyrIlePheAsnArgTyrTrpAsnPheLysThrProGlyAsnAlaArgAspMetAla
121  AACTATATTTTAAATAGATACTGGAACCTTAAAGACACAGGCAACGCAAGAGATATGGCA
ThrIlePheLeuIleAspThrGlyThrLeuArgHisGlnAlaThrGlnGluIleTrpHis
TrpTyrArgTyrProGluGlyPheLysValPheArgAsnThrSerAspPheValProLys
181  TGGTATAGATATCCTGAAGGGTTTAAAGTGTGTAGAAACACTTCTGATTTTGTCCCTAAA
GlyIleAspIleLeuLysGlyLeuLysCysLeuGluThrLeuLeuIleLeuSerLeuAsn
ProGlyAspIleAlaValTrpThrGlyGlyAsnTyrAsnTrpAsnThr->
241  CCAGGTGATATAGCAGTGTGGACAGGTGGTAATTACAATTGGAACACT->
GlnValIle...

```

Slika 17.31. Prvih 288 nukleotida jednog kodirajućeg DNK lanca iz bakteriofaga bakterije *Staphylococcus aureus*. DNK lanac nosi informaciju za litički protein (crveni kod sačinjen od tri slova za litički protein-amiokiselinsku sekvencu), koji počinje na poziciji 1 sa start-kodonom ATG za aminokiselinu metionin. U toku naših ispitivanja pokazalo se, da isti DNK lanac kodira i za jedan holinski protein, međutim u drugom rasteru okvira čitanja, ATG počinje sa pozicije 80 u DNK sekvenci (plavi kod sačinjen od tri slova za transporter-protein-sekvencu). Transporter-protein je dug 57 aminokiselina, kodira sekvencu, završava se sa stop-kodonom TAG, koji se, međutim ne javlja u okviru čitanja za protein lize. Njegova sekvencu ide još dalje, izvan prikazanih sekvenci na slici (podaci od Martin J. LOESSNER, Susanne GANG i Siegfried SCHERER, neobjavljeno).

štava ćelijski zid ćelije domaćina (uporedi: slika 7.27), tako da se mogu osloboditi novoformirani fagi. Da bi virusni protein za lizu dospao na ćelijski zid, mora se transportovati preko citoplazmatične membrane. Ovo se dešava posredstvom transportnog proteina, koji je često na fagnoj DNK ko-

Pomeranjem okvira čitanja, prema svim dosadašnjim saznanjima dobijena je sa najvećom verovatnoćom sekvencu bez smisla, jer se kodiraju sasvim druge aminokiseline i povremeno stop-kodoni (uporedi: slika 17.30). Jedno poređenje može da poja-sni problem. Na slici 17.32 prikazana su dva krat-

diran ispred proteina za lizu. Međutim, kod ovog stafilokoknog faga nije tako: ovde je gen za transportni protein integrisan u gen za protein za lizu, u drugom okviru čitanja. (Gen je skriven u genu; komentar prevodioca.) Razlog za to nije vidljiv. Koliko se zna, ovaj bakteriofag se ne razmnožava brže nego drugi fagi, koji ne pokazuju ovakve osobine.

Međutim, ne računajući moguće funkcionalne razloge za preklapajuće gene: kako se može predstaviti evolutivni nastanak ovog fenomena? Za polaznu tačku uzećemo neku funkcionalnu DNK sekvencu.

ka niza znakova, koji su imali isto značenje, pre nego što su prazni znakovi između reči pomereni za jedno ili dva slova ulevo (što otprilike odgovara mutaciji koja pomera okvir čitanja DNK sekvence na slici 7.6).

Za sada nije moguće izračunati verovatnoću, da mutacijom okvira čitanja nastane funkcionalno sposoban protein. Eksperimentalni podaci ukazuju da je tako nešto nemoguće. Uz to, na osnovu utvrđenih činjenica, proizilazi, da nakon jedne, (na nerazjašnjeni način) nastale takve duple ili čak troduplo pročitane DNK-sekvence, dalja evolucija postaje sve teža – mnoge mutacije istovremeno utiču na svim različite proteine.

U međuvremenu su nađeni preklapajući geni i kod bakterija i kod eukariota. Argument »uštede mesta« ovde je još manje uverljiv, čak upravo neki teoretičari tvrde, da eukarioti nose sa sobom veoma mnogo nefunkcionalnih »otpadnih DNK«.

Zašto su preklapajući geni retki? Povećavaju, bez sumnje, osetljivost dotičnih gena u odnosu na mutacije (ove onda menjaju, kao što je gore navedeno, dve sasvim različite funkcije) i time destabilizuju organizam. Zašto onda postoje? Moglo bi se, u skladu sa iznetom idejom u VII. 17.5.1. pretpostaviti, da se ovde radi o primeru genijalnog planiranja, ostvarenju visoke gustine memorisanja informacija, o kojoj se samo može razmišljati i koja za preživljavanje organizma zapravo uopšte nije potrebna (iako funkcija postoji): signal-dizajn Stvaraoca?

17.5.4. Arhebakterije – zagonetni mozaik života

Arhebakterije su otkrivene najpre u ekstremnim biotopima kao što su vreli izvori (slika 17.33). Arhebakterije i eubakterije razlikuju se međusobno po čitavom nizu osobina, na primer građi ćelijskog zida i citoplazmatičnoj membrani. Oba tipa su, međutim, prema svojoj osnovnoj ćelijskoj strukturi tipični prokarioti (V. 9.4) i trebalo bi zato da budu mnogo bliži jedni drugima od živih bića sa diferenciranim jedrom, čija se osnovna ćelijska struktura fundamentalno razlikuje od one kod prokariota. Poređenja ribozomalnih RNK sekvenci, na osnovu kojih se godinama kod bakterija podupire kao mero-davna molekularna taksonomija, dala su iznenađujuće rezultate, da arhebakterije stoje bliže eukariotima nego eubakterijama. Mnogi istraživači su zato pretpostavljali, da su ćelije sa jedrom na nepoznati način nastale od arhebakterija, pošto su se ove razdvojile od eubakterija. Na slikama 17.34. prikaza-

ne su te tri velike grupe živih bića označene kao »domeni života« (kategorija veća od carstva životinja ili biljaka; komentar prevodioca).

Poređenje sekvenci celih genoma

Od pre kratkog vremena moguće je, sekvencirati cele genome mikroorganizama (IV. 7.3). U jednoj novoj studiji Konin (KOONIN) i saradnici (1997) su sistematski upoređivali 1740 sekvenci proteina arhebakterijuma *Methanococcus jannaschii* sa druge tri takode sekvencirane eubakterije kao i sa eukariotskim organizmom kvasac *Saccharomyces cerevisiae*. Pokazalo se, da se kod archebakterija može grubo razlikovati 5 »kategorija« proteina (tabela 17.1).

Ukupno 13% proteina su najbližnji onima kod eukariota (kategorije 2 i 3). Od toga se preko jedne trećine (80 proteina) osim kod *Methanococcus* nalaze isključivo kod eukariota (kategorija 3). 44% (760) proteina su naprotiv najbližnji onima kod eubakterija: među ovim proteinima postoje opet predstavnici, koji pre liče na proteine Cijanobakterija, gram-pozitivnih ili gram-negativnih bakterija (slika 17.34). Genom arhebakterije *Methanococcus* je iznenađujući mozaik gena eukariota, cijanobakterija, gram-pozitivnih i gram-negativnih bakterija.

Podela različitih »kategorija« proteina kada je u pitanju njihova funkcija ni u jednom slučaju nije nepravilna. Proteini koji pripadaju transkripcionom i translacionom aparatu *Methanococcus* skoro su svi »eukariotni«, mnogi DNK vezujući transkripcioni regulatori su naprotiv »eubakterijalni«. Ključni enzimi replikacije (na primer DNK polimeraza) su »eukariotni«, dok su drugi, takode iz ovog kompleksa proteini kao što su endonukleaze i metilaze »eubakterijalni«. Aparat sekrecije proteina sastoji se od mešavine »eukariotnih« i »eubakterijalnih« proteina. Većina svih drugih proteina su »eubakterijalni«.

Ovaj rezultat dovodi u pitanje u mnogim naučnim knjigama već dat rodoslov na slici 17.34. – ako 44% proteina arhebakterijuma *Methanococcus* više liči onima kod eubakterija a samo 13% onima od eukariota, teško se arhebakterije mogu dodeliti eukariotima.

Evolucionističko rešenje?

Kako bi se ovi nalazi mogli filogenetski tumačiti? Moguće je razmatrati tri hipoteze:

1. Da li bi se moglo raditi o ekstremnom slučaju konvergencije (V. 9.1.4)? Međutim, zašto bi 80 različitih proteina (»kategorije« 3) evoluirali u arhebakterije i eukariote toliko konvergentno? Za to

SIN DSOLCH EGEN EEI NDESIG NSIGNA LODE RNICH T
SI NDSOLC HEGE NEE INDESI GNSIGN ALOD ERNIC HT

Slika 17.32. Iz jednog smislenog sklopa mutacija okvira čitanja (odnosno pomeranjem okvira čitanja za jedno ili dva slova) proizvedene su besmislene sekvence. Prvobitni smisao nastaje ponovo, ako se prazni znakovi prvog reda pomere udesno za jedno slovo, a prazni znakovi drugog reda za dva slova. Istina, ovaj primer nije potpuno adekvatan, jer su posledice kod mutacija u okviru čitanja mnogo drastičnije – iz klasično mutirane sekvence se još može razaznati prvobitni smisao: sekvenca aminokiselina, koja je proizvedena mutacijom u okviru čitanja, to ne dozvoljava.



se do sada ne može navesti čak ni spekulativni pritisak selekcije – konvergenciju u tolikoj meri teško je zastupati kao moguće rešenje zagonetke.

2. Kao postavka rešenja došao bi u obzir još i horizontalni transfer gena (V. 3.2). Moglo bi se pretpostaviti da je nakon razdvajanja linije prokariota od linije eukariota kao i nakon razdvajanja obe prokariotske linije evolucije, usledio horizontalni transfer gena iz linije eukariota u liniju arheobakterija. Svaki uspešni horizontalni transfer gena trebalo bi, međutim, pored prenosa strukturnih gena da ima prenesene i pripadajuće direktne upravljačke elemente (na primer promotori ili terminatori) i funkcionalno pripadajuće ostale gene (na primer karike lanca sinteze) – i odgovarajuća funkcija morala bi da bude odgovarajuće uklopljena u razmenu materija primaoca, da bi se ovaj u populaciji preko selekcije ili genetičkim driftom mogao probiti. Ovo je već za prenos jednog jedinog gena teško zamisliti (ako se ne uzmu u obzir genski aranžmani posredstvom plazmida, funkcionalno potpuno sposobnih). Kako bi se mogao tek predstaviti proces prenosa od oko 2230 gena »kategorije 2/3« ? Problem se mora drugačije rešiti.

3. Prema »hipotezi hibrida« fuzionisao bi se jedan predstavnik linije predaka Eu- i Arheobakterija sa jednim predstavnikom preteča eukariota (slika 17.35). Evolucionistička linija proizašla iz ovih »hibrida« razdvajala bi se onda u obe linije Eu- i arheobakterija. Linija eubakterija ponovno bi izgubila najveći broj gena iz linije eukariota, naprotiv, arheobakterijska linija zadržala bi oko 220 proteina »kategorije« 2- i 3. Dodatno se moraju pretpostaviti još mnogobrojni sledeći, kasniji horizontalni transferi gena, jer su neki proteini *Methanococcus* najbliži onima kod Cijanobakterija, drugi onima

Slika 17.33. Vreo izvor parka Jelouston (Yellowstone) na zapadu SAD. Ovde su u skoro kipućoj vodi otkrivene mnogobrojne arheobakterije. Zbog toga je na početku smatrano, da su arheobakterije bliske pretpostavljenom nastanku života (IV. 8.9), o čemu govori njihovo ime. U međuvremenu se saznalo, da ovih mikroorganizama ima i u sasvim »normalnim« životnim prostorima kao što su tlo ili morska voda. Kao direktni precizni za današnje organizme sigurno nisu podesni.



Tabela 17.1. Sličnost proteina arheobakterijuma *Methanococcus jannaschii* onima iz drugih arheobakterija, eubakterija i eukariota. Sveukupno su u genomu *M. jannaschii* nađene otprilike 1740 DNK sekvence, koje sigurno ili verovatno kodiraju proteine. Genomi bakterija koji su uzeti za upoređenje potiču od *Haemophilus influenzae*, *Mycoplasma genitalium* i *Synechocystis* sp. i eukariota *Saccharomyces cerevisiae*. U zagradi je dat otprilike broj proteina. Podaci prema KOONIN et al. (1997).

»Kategorija« 1	Proteini sličniji onima kod eubakterija nego onima kod eukariota.
»Kategorija« 2	Proteini sličniji onima kod eukariota nego onima kod eubakterija.
»Kategorija« 3	Proteini koji su slični isključivo onima kod eukariota.
»Kategorija« 4	Proteini sa otprilike istom sličnošću onima kod eubakterija i arheobakterija.
»Kategorija« 5	Proteini bez sličnosti sa onima kod eukariota ili eubakterija.

kod gram-pozitivnih i opet treći onima kod gram-negativnih bakterija.

Međutim, prema kojim mehanizmima je mogao da protekne jedan ovakav proces? U vreme hipotetičke fuzije morale bi obe evolucionističke linije da budu već toliko razdvojeno razvijene, da su delimično sasvim različiti proteini evoluirali (najmanje proteini preteče »kategorije« 3). S jedne strane je nejasan mehanizam fuzije dve različite bakterijske ćelijske linije. Kao drugo moramo da shvatimo, šta to znači, da dva genetski tačno izbalansirana genoma odjednom moraju koegzistirati u jednoj ćeliji. Koliko bi mogla da preživi jedna ta-

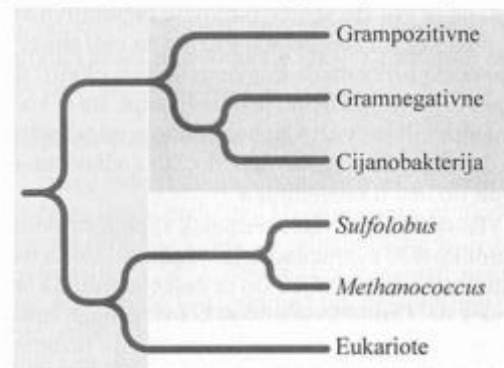
kva himera? Mora se pretpostaviti, da su u međusobnoj disharmoniji mnogobrojni metabolički neusaglašeni sistemi. Jedan takav sistem je tako kompleksan, da danas ne možemo postaviti još ni ispravna pitanja koja su potrebna za teoretsku analizu. Drugi problem postavlja se kod pitanja, kako je funkcionalno proticao horizontalni transfer gena između oba genoma u okviru »hibrida« (mehanistički još uvek nije razjašnjen problem svih hipoteza endositobioze, V. 9.4). Zašto ima toliko neslučajnih mešanja gena obe pretpostavljene matične linije kako kod aparata replikacije, tako i kod aparata translacije i sekrecije?

Arhebakterije: Signal-dizajn?

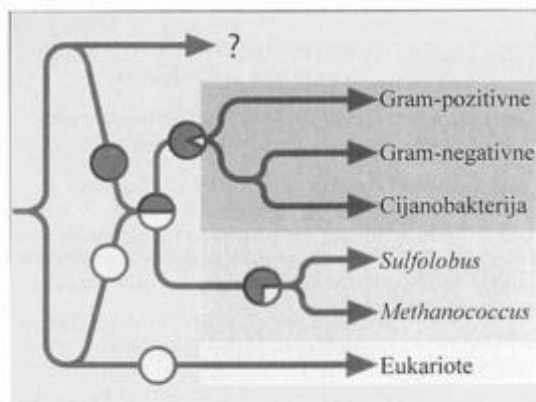
Dati mozaik obeležja nikako ne odgovara očekivanjima modela evolucije. Ako se pode od zamisli stvaranja, može se ponuditi sledeće objašnjenje: Stvaralac je slične delove građe upotrebio u različitoj povezanosti. Signal-dizajn ogleda se u širokoj slobodi kombinacija pojedinačnih građivnih delova.

17.5.5. Signal-dizajn u ontogenezi

Pozivanjem na Hekelovo biogenetsko razmišljanje, prvobitno je očekivano, da homologni organi (V.9.1.1) odgovaraju homolognim genima kao i homolognim embrionalnim strukturama, a ove takođe pokazuju homologne ontogenetske puteve razvoja. Međutim, oboje se pojavljuje uvek kao slučaj. De Bir (DE BEER; 1971) pominje čitav niz adultnih struktura, koje važe kao homologne, povezane, ali se ontogenetski formiraju različitim putevima. U V. 9.1.4. već je spomenut jedan primer za to – ra-



Slika 17.34. WOESE i saradnici uveli su »tri-domena-evolutivnog stabla« života. Vraća se u bitnom na poredenje ribozomalnih RNK sekvenci i deli živa bića u tri domena: eubakterije (crvenkasto), arheobakterije (narandžasto) i eukariote. Za mnoge biologe bilo je iznenađujuće, da su arheobakterije srodnije sa eukariotima nego sa eubakterijama.



Slika 17.35. Hipotetički scenario pokazuje, kako možemo predstaviti evoluciju arheobakterija: hipotetički predak svih živih bića razdvojio se u dve evolutivne linije: jedna od njih vodila je do eukariota, direktni potomci druge do danas nisu otkriveni. Pošto su se obe linije već razdvojeno razvile, verovatno je na nepoznat način došlo do fuzije dva predstavnika: ovo je proizvelo liniju pretka današnjih prokariota, koja se nakon toga cepala u dve linije. Grana koja je vodila do eubakterija izgubila je skoro sve gene pretka eukariota, dok je linija koja je vodila do arheobakterija zadržala više od 200 od tih gena. Nakon razdvajanja eubakterija u cijanobakterija, grampozitivne i gramnegativne bakterije, verovatno je iz nepoznatih razloga iz sve tri grupe ponovo došlo do horizontalnog transfera gena u arheobakterije.

zvoj jednjaka (slika 9.7). U vezi sa tim takođe je značajno, da baš upravo prvi stadijumi razvoja embriona različitih kategorija kičmenjaka pokazuju jasne razlike u pojavi i u toku razvika (slika 10.9). Ovi prvi stadijumi bi prema ranijim evolucionističkim očekivanjima mogli biti upravo naročito slični.

Evolucionističko objašnjenje, koje se poziva na Hekelove teze mora da se bori pre svega sa dva problema: Kao prvo, koje bi prednosti trebalo da ima jedno takvo neočekivano pomeranje puteva razvoja; izgleda kao nepotrebno. I drugo, koji mehanizam omogućava jednu takvu radikalnu promenu, koja ne bi ugrozila život jedinice. Na ovom mestu izgleda prihvatljiva pretpostavka, da dati primeri (morfofenetski) predstavljaju signal-dizajn ontogeneze (V. 10).

17.5.6. Raspodela osobina u sistemu živih bića

Sve sličnosti se u teoriji evolucije ne svode na zajedničko poreklo (V. 9.1.4), jer je način raspodele sličnih struktura previše isprepleten da bi se mogli poredati u rodoslov bez protivrečnosti. Kao posledica rekonstrukcije rodoslova moraju se prihvatiti

konvergenije, dakle višekratno nezavisno nastajanje sličnih struktura, koje su prema deskriptivnim kriterijumima homologne (V. 9.1.1). U V. 9.1.4. su navedeni mnogobrojni primeri. Pomenimo još neke primere:

Paleobotaničar Knoll (A. KNOLL) utvrđuje činjenice o cvetnicama (1984, s. 41): »Nijedan takson cvetnica ne pokazuje isključivo nediferencirana ili isključivo visokodiferencirana obeležja. ... Najveći broj familija Angiospermi su mešovita, više ili manje, diferenciranih osobina.« To važi i za ekstremne familije i za fosilno poznate grupe. U tabeli 17.2. sastavljen je spisak čitavog niza konvergencija zapaženih kod cvetnica.

Heterospore kod biljaka koje se razmnožavaju sporama, treba da su nastale najmanje 11 puta nezavisno, a moguće i više od 20 puta (VI. 13.8).

Kod mnogih grupa životinja situacija je slična. GRASSHOFF utvrđuje, da su među pečinskim životinjama već sve glavne grupe razmatrane kao polazne i krajnje forme pretpostavljene evolutivne istorije, da su na osnovu raspodele osobina za član-konošće pretpostavljani monofiletički, difiletički ili polifiletički evolutivni razvoji i »da su konačno tipovi konstrukcije pre svega crvolikih životinja, kao na primer Pogonophora, Nemertina, ili Bryozoa i Brachiopoda pomerani kao neka vrsta blokova na različita mesta, već prema trenutno dominantnim mišljenjima«. (1994, s.203) Dalje ovaj autor primećuje: »Ovde se ogleda nemogućnost, da se u stručnoj literaturi dozna bilo šta konkretno o evolutivnoj povezanosti velikih taksonomskih jedinica. Ovo je u suprotnosti sa široko rasprostranjenom tezom, da je sve što se tiče biologije razumljivo samo u kontekstu evolucije.« Razlog za ovu situaciju je često prihvatanje konvergencija u okviru teorije evolucije, pri čemu je određivanje, šta je konvergentno ili šta važi kao homologno, od taksonoma do taksonoma često različito, što vodi do navedenih razlika u mišljenjima.

Višestruko nezavisan nastanak sličnih struktura je utoliko teže evolucionistički objasniti, što su ove strukture kompleksnije i što se češće utvrđuju konvergenije. Upadljiva učestalost konvergentnih struktura može se u okviru učenja o stvaranju razumeti kao signal-dizajn: pored nebrojenih sličnosti, koje zahtevaju zajednički uzrok za objašnjenje svog postojanja, konvergenije ukazuju na to, da zajedničko poreklo nije dobro objašnjenje tih sličnosti.

17.5.7. Kompleksne strukture

Kod cvetnica postoji ogroman broj komplikovanih uređaja, koji omogućavaju ili olakšavaju opara-

Konvergenije kod cvetnica

- Mehanizam otvaranja kapsule plodova pomoću savitljivih zubića kod jagorčevine i karanfilića (slično takođe kod peristoma kapsule mahovine).
- Leptirasti cvet (leptiraste cvetnice, krestušak).
- Šupljikavo stablo (karanfilić, spomenak, jorgovan, dobroveč).
- Stubić kao hvatač polena metlasto formiran (grahorice, šupaljka).
- Prašnici različite dužine (jagorčevina, velikdanče, sasa čukunded, karanfilići).
- Dlakasto semenje (vrba, topola, pamuk).
- Bobičasti plodovi (kao plod: ribizla, urma, paradajz, banana; jagoda, malina, oskoruša, kleka, tisa, ananas).
- Rasprostranjivanje mravima, formiranje uljnih telašaca visećih na semenu (šupaljka, ljubišica i dr).
- Biljke mesojedi (često).
- Spiralizacija osja ili plodnih listova (ovas, živa trava).
- Dvostrano simetrični cvetovi (najmanje 25 puta nezavisno nastali).
- Sekundarno prenošenje polena (najmanje 25 puta nezavisno nastalo, VII. 16.5.7).

Tabela 17.2. Izbor konvergencija kod cvetnica. Rodovi navedeni u zagradama samo su primeri i pripadaju različitim familijama, u kojima je data osobina po pravilu prisutna samo kod nekih vrsta, a nije svojstvo cele grupe.

šivanje cvetova drugih jedinki iste vrste. Cvet leptirnjača poslužiće nam kao primer. Ovoj familiji biljaka pripadaju, među ostalim, različiti rodovi deteline, grahorice, zečji trn, pasulj i grašak. Ova familija dobila je svoje ime zahvaljujući jedinstvenoj građi cveta (slika 17.36). Dvostrano simetrični cvetovi sastoje se od zastavice, koji kao najčešće najveća latica u cvetu služi kao mamac za insekte, cvet se dalje sastoji od krila i ispod njih sakrivenih brodića koji se sastoje od dve srasle latice i u čijoj su unutrašnjosti sakriveni prašnici i stubić. Krila i brodići često su delimično srasli i formiraju sletišta za insekte opravišavače.

Tuba za istiskivanje polena

Pored jednostavnih »modela« cvetovi leptirnjača često imaju različite i komplikovane oblike. Jedan od tih funkcioniše na principu tube za istiskivanje (slika 17.37). Brodić koji je napred zašiljen ima mali otvor. Već u stanju pupoljka prašnici prazne polen u vrh brodića. Neki prašnici naročito su dugi i na svojim krajevima zadebljani (slika 17.37, gore). Ova zadebljanja imaju zadatak, da zadržavaju polen u vrhu brodića. Ako sada jedan insekt prilikom sletanja pritisne krila brodića nadole, kruti, zadebljali prašnici deluju kao klip u cilindru i pritiskaju polen pred sobom i tako ga istiskuju iz vrha brodića na donji deo tela insekta. Kada je nakon više pritiskanja polen predat, na njegovo mesto iz

vrha brodića izbija žig tučka. Sada, pošto je cvet predao svoj polen, tučak može da primi polen, koji donosi neki drugi insekt sa druge biljke.

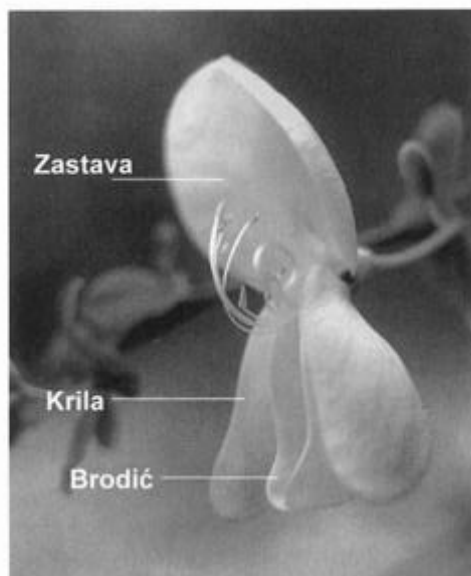
Ovaj cvet pokazuje strukturu, koja ne izgleda da se može pojednostaviti, a da konstrukcija postane nesposobna za obavljanje funkcije. Problem postanka kompleksnijih međusobno usklađenih struktura razmatran je već u III, 6.1. Evolutivni put je nepoznat. Da li se radi o Signalu dizajna?

Zašto komplikovano, ako može i jednostavno?

Međutim, ove konstrukcije pokazuju još jedan drugi signal-dizajn. Uspešno prenošenje polena vrši se naime kod mnogobrojnih vrsta mnogo jednostavnijim sredstvima, na primer kod livadske deteline. Brodić prilikom posete insekta jednostavno pada nadole tako da polen može da se direktno prenese na insekta. Zašto, dakle, komplikovano, ako funkcioni-

še i jednostavno, mogli bismo se zapitati? Konstrukcija »šprica« za istiskivanje polena, očigledno je kompleksnija nego što bi to bilo potrebno polazeći sa stanovišta sposobnosti preživljavanja i korisnosti. Ona je pri tome samo jedan od najmanje 25 primera sekundarnog prenosa polena, koji treba da su prema evolucionističkim filogenetskim predstavama nastali nezavisno jedan od drugih (konvergenija, V. 9.1.4: VII. 17.5.6). Jedan pregled sastavio je YEO (1993). Utvrdio je (s. 233), da se sve funkcije, koje se ispunjavaju sekundarnim prenošenjem polena mogu izvršiti i bez ovog obilaznog puta. Nije poznat uverljiv pritisak odabiranja, koji bi mogao da utiče na evolutivni nastanak struktura, koje su kompleksnije, nego što je to potrebno za preživljavanje; zato se spekulira, da postoji funkcionalna veza sa strukturama koje su stvarno neophodne za preživljavanje. Kod leptirnjača, osim toga, postoje različiti načini kompleksnih mehanizama prenošenja polena, koji prema YEO (s. 231) ne mogu biti poredani u evolutivni niz.

Radi li se dakle o »Signalu dizajna«, koji treba da pruži argumente da je neko planirao konstrukciju živih bića? Od jednog evolutivnog procesa nastanka zavisnog od selekcije trebalo bi očekivati jednostavnija, štedljivija rešenja. Takvih takođe ima i funkcionišu. Zašto dakle još »komplikovanije« verzije? Postaju razumljive, ako se posmatraju sa stanovišta modela stvaranja.



Slika 17.36. Građa cveta jedne leptimjače. Brzim delovanjem mehanizma u brodiću najpre su sakriveni prašnici i stubić iskočili napolje.

17.5.8. Lepota i svrishodnost

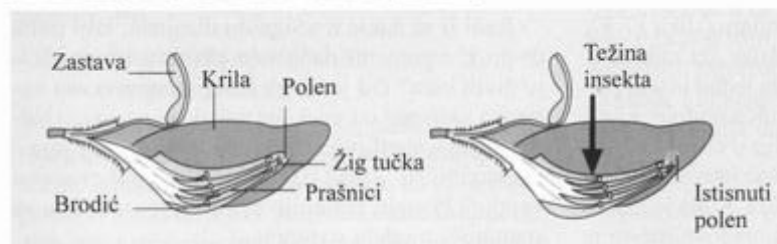
Na pažljivog posmatrača prirode ne ostavlja utisak samo svrishodnost životnih struktura, već i lepota mnogih vrsta. Prema teoriji evolucije, lepota kao i svi ostali fenomeni života mogu se gledati u skladu sa aspektom preživljavanja. Već je Darwin pokušao, da putem seksualne selekcije (III. 5.4.1) objasni lepotu mnogih životinja i biljaka. Međutim, ovakva razmišljanja, ne uzimajući u obzir, da se u makroevolutivnom području zasnivaju i na spekulacijama, ne mogu dovesti do zadovoljavajućih rezultata, jer priroda izgleda mnogo lepša, nego što to zahteva preživljavanje.

Posmatrajmo na primer lepotu leptira poput dnevnog paunovca (*Inachis io*; slika 17.38). Najveći broj vrsta leptira imaju mnogo manje boja i mnogo jednostavnije šare na krilima. Koji mehanizmi prirodne selekcije mogu dovesti do toliko raskošnih boja i oblika? Slično kao kod kompleksnih mehanizama oprašivanja (VII. 17.5.7) ovde se nameće pitanje, zašto nema samo jednostavnih, a time i bolje maskiranih (!) oblika. Isto pitanje odnosi se na raznovrsnost i lepotu ptičjeg perja (na primer pera iz paunovog repa), forme i boje puževih kućica, školjki, koje delimično baš u dubokim morima razvijaju naročitu šarolikost boja, koje izgleda na nikoga ne ostavljaju utisak osim na naučnika, koji upada u ove tajnovite dubine. Susrećemo li se opet sa »Signalom dizajna«?

»Lepota« nije obeležje živog bića koje se može objektivno sagledati, ali lepotu shvatamo intuitivno. Majstor svoje struke, zoolog i anatom Adolf Portman (Adolf PORTMANN), posvećuje pažnju ovom aspektu života na kraju svoje knjige o morfologiji kičmenjaka i govori o *samopredstavljanju*



Slika 17.37. Mehanizam tube za istiskivanje polena, kao i šematski prikaz mehanizma. Težina insekta pritiska nadole prilikom sletanja na cvet brodić (strelica). Time na gornjem delu zadebljani kruti prašnici pritiskaju polen koji je nakupljen u brodiću kroz mali otvor na donji deo tela insekta. Na gornjoj slici jasno se vidi zadebljanje prašnika.



Slika 17.38. Šara u obliku oka na krilima leptira dnevnog paunovca. Da li se »oko« može objasniti samo svojom korisnošću za insekta, kad su ipak mnogi leptiri mnogo jednostavniji i jednostavnije obojeni, a preživljavaju?

živih bića i izrazitosti spoljašnje pojave koje su njemu kao biologu prilikom studija životinja bile fascinantne. »Ova izrazitost spoljašnje pojave je jedan od velikih problema u biologiji.« (PORTMANN 1976, s. 314) Kao naročito jak primer navodi pesmu ptica pevačica, koje »pre polne zrelosti, u tihoj mladalačkoj pesmi demonstriraju savršenstvo i bogatstvo tonaliteta. Mnogo glasnije, upadljivija pesma u vreme parenja ne dostiže bogatstvo i lepotu mladalačke pesme: gledano sa stanovišta održanja vrste, pesma bez funkcije formalno je najbogatija. To je čisto samopredstavljanje, čije se značenje i veličina ne priznaje, sve dok se obraća pažnja samo na funkciju održanja (vrste)«. (s. 315) Na osnovu ovakvih zapažanja, koja možemo navesti u velikom broju, Portman zaključuje: »Funkcionalna morfo-

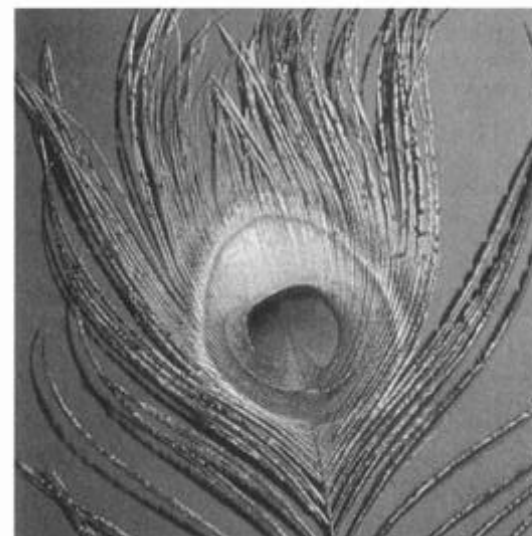
logija, koja teži tumačenju svega u smislu održanja vrste, može našem razumu približiti samo jedan deo stvarnosti i kompleksnosti fenomena života.«

Lepota živih organizama izgleda da se uporno odupire evolucionističkim tumačenjima. U tome vidimo dalji primer za »signal-dizajn« – možda i najupečatljiviji.

17.6. Da li je život jedna poruka?

Neki će čitaoci postavku poslednjeg poglavlja (VII.17.5) možda smatrati nedovoljno uverljivom. Međutim, uzmimo na primer, da život nosi prave »Signale dizajna«, koji su zaista to. Valter REMINE (1993) smatra, da se putem »signal-dizajna« prenosi specifična poruka, koju on označava kao »biološka poruka«. Šta je poruka? Da li bi smisao »signal-dizajna« mogao biti u tome, da se biologima (ali ne samo njima!) prenese poruka, da bi razmišljajući o pitanjima postanka trebalo da uzmu u obzir »stvaranje«? Ili da li je smisao i svrha ovakvih signala, da se osim toga prenese i utisak nepojmljive veličine i genijalnosti Stvoritelja? Teško da se neki biolog može odreći fascinacije, koju vrše njegovi objekti istraživanja, kada se »telom i dušom« upusti u njih. Jedan lični, genijalni Stvoritelj možda bi ipak želeo da sa svojim, istina manje genijalnim, ali ipak inteligentnim stvorenjima koja se bave biološkim naukama, komunicira i na ovom nivou.

Bez sumnje, nikada se ne može sprovesti naučni dokaz, da se kod »signal-dizajna« radi o »porukama« Stvoritelja svojim stvorenjima. Mi smo već u prvom poglavlju ove knjige naznačili, da empirijski dokazni postupci u diskusiji o pitanju nastanka ionako nemaju dovoljan domet. Čak i ako se složimo sa time, da je evolutivni nastanak neke strukture za sada nerazjašnjen, ostaje principijelno



Slika 17.39. »Ista« slika lažnog oka na jednom savim drugom materijalu, peru pauna – Signal-dizajna?



Slika 17.40. Da li Gospina papučica (*Gyripedium calceolus*) može da se shvati samo u skladu sa njenom korisnošću i sposobnošću za preživljavanje.

otvorena mogućnost da se umesto objašnjenja unutrašnjeg, intuitivnog sveta »signal-dizajna« prihvaćte hipotetički nepoznati mehanizmi evolucije. Kako će se nauka opredeliti, zavisi od opšte civilizacijske klime, koja je nažalost u ovom trenutku još uvek materijalistički i naturalistički usmerena. Međutim, ne treba smetnuti sa uma da su i evolucionistička razmišljanja podložna kritici, baš kao i kreacionistička tumačenja.

Kada pokušavamo da odgovorimo na pitanje o postanku života, naše vrste i nas samih, neminovno prestupamo granicu egzaktnih prirodnih nauka. Niko o tim pitanjima ne može da razmišlja, i da ne veruje. Ipak, svako će morati da odabere, u šta želi da veruje. Ako je ova knjiga doprinela tome da u neminovnosti ovog izbora imamo više informacija i budemo svesniji problema, ispunila je svoju svrhu.

REČNIK

Za većinu pojmova dato je objašnjenje u samom tekstu (oznaka suštinske reči; brojevi masnim slovima ukazuju na stranice na kojima su objašnjeni naznačeni pojmovi).

A

a priori: unapred

abiotičan: neživ, koji se odnosi na neživi svet

aditivna geneza tipova: teorija o prelazu između raznih organizacionih tipova (npr. ptica – reptil) koji je usledio putem postupnih promena pojedinih obeležja i njihovog »zbiravanja«.

adult: odrastao, la

aktivni centar: deo enzima koji stupa u vezu sa odgovarajućim molekulom (substrat) i u ovom izaziva promenu.

aktualizam: predstava, vodilja istorijske geologije, učenje koje smatra da su se geološki procesi u prošlosti manje ili više odvijali istim intenzitetom kao i u sadašnjosti, koja je ključ za prošlost.

alel: alternativne forme jednog gena; na primer, govori se o raznim alelima gena za boju očiju.

alometrija: nelinearno uvećanje raznih delova tela (u ontogenetskim i filogenetskim zavisnostima).

amidaza: enzim koji razgrađuje amide.

aminokiselina: jedinjenje koje sadrži jednu karboksilnu i jednu aminogrupu. Proteini su izgrađeni od 20 različitih aminokiselina.

amnion: embrionalni omotač kod sisara i sauropsida.

anageneza: niz uzastopnih promena u toku evolucije.

analogija: strukturna sličnost bez sličnosti plana grade porekla (→ homologija) na osnovu sličnih funkcija koje treba izvršiti (→ konvergencija).

anatomija: nauka o građi i funkciji organa.

angiosperme: skrivenosemenice

anidacija: → ugnežđenje.

art: vrsta → biovrste.

artikulare: podvilična kost kod reptila

atavizam: mutaciono ili modifikaciono uslovljeno ispoljavanje nekih osobina, koje ukazuje na sličnost sa pretpostavljenim ranijim stadijumima porekla.

aterija: sisari koji nose jaja, kao npr. kljunar.

australopitekin: u širem smislu reči: zajednički pojam za vrstu hominida australopithecus, ardiopithecus i parantropus, moguće i za »homo« habilis i »homo« rudolfensis.

B

bakteriofage: bakterijski virusi koji napadaju i često uništavaju bakterije.

bastard(ovanje): potomak iz ukrštanja različitih biovrsta.

biovrste: grupe jedinki ili naroda koji pod prirodnim uslovima zajednički mogu da stvaraju potomstvo.

biozoonoze: zajednica raznih vrsta živih bića koja zahtevaju slične uslove u životnoj sredini.

biped: dvonožan

biostratigrafija: → Stratigrafija

biofacije: → Facije

bifunkcionalni molekuli: molekuli koji poseduju dva mesta na kojima mogu da izvrše hemijske reakcije i funkcije.

C

cenogeneza: obrazovanje osobina u toku individualnog razvoja, koji ne može da se vrednuje po pretpostavljenom postupku istorijskog soja (→ palingeneza)

cinodoni: »napredni« reptili slični sisarima

citoplazma: sadržaj ćelije bez jezgra ili nekih drugih ćelijskih organela.

D

dekarboksilacija: cepanje karboksilne grupe (-COOH) neke ugljene kiseline uz izdavanje ugljen-dioksida.

dendrogram: porodično stablo, koje se pravi na osnovu različitosti u aminokiselinskoj ili nukleotidnoj sekvenci proteina (gena) iz koga je moguće proceniti evolutivnu bliskost.

dentale: podvilična kost kičmenjaka, kod sisara koji danas žive jedina podvilična kost.

diversifikacija: razvoj raznih rasa, podvrsta ili vrsta u okvirima jedne - mikroevolucije.

disjunkcija: razdvajanje jedne vrste na dva ili više nezavisnih delova.

DNK: Dezoksiribonukleinska kiselina sastavljena od nukleotida, koji nose lančane molekule nasleđa.

domen jednog proteina: jedan deo proteina koji je po pravilu relativno samostalan i u tercijarskoj strukturi jasno odvojen od drugih domena. Većina domena je dužine od 100-200 aminokiselina.

drift (brzina kretanja): brzina kretanja gena.

drift gena: nepredviđen, ne putem selekcije izazvana promena učestalosti alela neke populacije

duplikacija: duplikacija jednog odseka DNK

duplikacija gena: nastanak dve kopije istog gena.

dugačke kosti: kosti ekstremiteta: mišićna, butna kost, podlaktica i golenica

E

ekson (egzon): deo DNK koji se prevodi u jednu sekvencu aminokiselina.

eksoskelet (egzoskelet): spoljni skelet (npr. hitinski oklop zglavkara)

ekstremiteti: udovi

ektoderm: spoljašnji listić klice embriona.

eliminacija gena: gubitak jednog gena

embriogeneza: embrionalni razvoj, individualni razvoj od oplodnje do rođenja.

enantiomer: jedan od dva izomerna oblika molekula. Enantiomeri često su kiralni, oni okreću polarizovanu svetlost treperave ravni.

endemizam: ograničenje rasprostranjenja vrste (ili veće sistematske celine) na jednom određenom (većinom manjem) predelu.

endoderm: unutrašnji klični listić embriona

enzim: protein koji katalizira neki proces razmene materije.

endoparazitizam: parazitizam u unutrašnjosti organizma, npr. pantljičara

endoskelet: unutrašnji skelet (npr. skelet kostiju kod kičmenjaka).

epitel: jednoslojno ili višeslojno tkivo koje uokviruje spoljašnju površinu i unutrašnje šupljine.

etologija: nauka o ponašanju

eukariot: organizam čije ćelije sadrže jedro. Svi višćelijski organizmi imaju ćelije sa jedrom.

efekat »uskog grla«: jako desetkovanje neke populacije koje izaziva veliko osiromašenje genskog pula

ekološka niša: skup odnosa organizma i životne sredine živog bića

F

fage: → bakteriofage

filogeneza: nastanak, razvoj vrsta
fenotip: spoljašnji oblik pojave nekog organizma (→ genotip)

fosili, živi: danas u ograničenim oblastima (areali u povlačenju) žive vrste ili rodovi, koji se fosilno dalje šire. Postoje bezbrojni fosilni oblici, koji su danas još široko rasprostranjeni.

frekvencija alela: učestalost nekog alela u genetskom pulu vrste.

fosil: očuvani ostaci ranijih živih bića u stenama (→ recent)

fragment: deo, odlomak, ulomak (ovde: nekog fosila)

falsifikacija: lažno predstavljanje originala.

facije: sveukupnost odlika, koje je primio jedan sediment prilikom svog nastanka posle stvaranja stena, dakle petrografske (litofacije) ili njegovog fosilnog sadržaja (→ biofacije).

fertilan: plodan

fiksiranje jednog alela u nekoj populaciji: populaciono-genetski proces, kod koga usled genetičkog drifta gena ili selekcijom neki određeni alel se toliko proširi u nekoj populaciji, tako da sve individue ove populacije nose ovaj alel.

G

genetika populacije: nauka koja se bavi izučavanjem genetičkih promena u populaciji, koja ispituje genetsku saobraznost sa zakonima populacije

gamet: jajna ćelija (spermatozoid).

gen: nasledni faktor, odsek DNK koji se prebacuje u neki protein (→ transkripcija, → translacija)

genetika: nauka o nasledu.

genetički: odnosi se na naslede.

genetički kod: pridodavanje nukleotidnih tripleta (redosled od tri nukleotida) na osnovu koga se ugrađuje odgovarajuća aminokiselina u protein.

genovrste: pojam vrste orijentisane na biološko ukrštavanje, tj. određivanje granica vrste orijentisane na sposobnost stvaranja potomstva (→ bio vrsta, → osnovni tip)

genom: skup svih gena jednog organizma.

genotip: sveukupnost faktora nasleđa.
gigantisti rast: uvećanje organa ili celog organizma jedinke, npr. putem poliploidije.

gradualizam: postupna izmena organizama u toku evolucije

gramnegativni, grampozitivni: naziv se odnosi na metodu bojenja po Gramu putem koje se mogu razlikovati dve glavne grupe bakterija na osnovu njihove različite strukture ćelijskih zidova.

gimnosperme: golosemenice, kao npr. četinari.

H

hemotaksa: usmereno kretanje pomoću orijentacije prema hemijskim materijama.

heterobtmija: kombinacija prvobitnih i izvedenih obeležja (uporedi: kavez S 223)

heterosporija: pojava dva tipa spora nejednake veličine i različitih rodova.

heterozigot: mešovitog nasleđa; oba alela jednog gena jedne individue različita su.

hiralitet: mogućnost slikovitog prikazivanja molekula. Hiralnost je pretpostavka za postojanje izomera.

homeoboks: kratak DNK uzorak sekvence (oko 180 baznih parova) koji kodira za jedan DNK-motiv spajanja, važan za regulaciju ekspresije gena. On može da se nađe u *Drosophila* i u mnogim drugim organizmima i igra važnu ulogu u koordinaciji ranog embrionalnog razvitka.

homeodomen: deo jednog proteina kodira se od homeoboksa. Njegova funkcija je povezivanje sa DNK čime se ostvaruje aktivnost drugih gena.

homeotetski geni: geni koji pri homeotetskim mutacijama zamenjuju jedan deo tela nekim drugim, kao na primer, kada bi vinskoj mušci *Drosophila* narasla noga umesto antene.

homeotetske mutacije: mutacije koje vode dotle da se ćelije u jednom određenom delu tela ponašaju tako kao da se nalaze u nekom drugom delu. Posledice su neobični poremećaji u planu grade.

hominidi: od nove klasifikacije hominoidea, primenjuje se ova oznaka za fosilne oblike. Ovde je zadržano prvobitno značenje, koje sve fosile označava kao hominide, koji su direktne čovekove preteče (prema račvanju E na slici 14.1. S 245). Drugi pod ovim podrazumevaju sve fosilne oblike odmah posle račvanja, podele D.

hominizacija: nastanak čoveka

hominoidea: čovekoliki majmuni i ljudi; njima pripadaju gibboni i šimpaze (mali čovekoliki majmuni iz istočne Azije, orangutani, afričke čovekolike šimpanze i gorile, pa i čovek).

homeotermije: posedovanje stalne telesne temperature

homologija: jednaka vrednost (npr. istovetni princip grade) slične, delimično i različite strukture organa ili procesa (→ analogija, konvergencija).

homozigot: jednako nasleđe, oba alela jednog gena neke jedinke su ista (→ heterozigot)

hoks-gen: grozdaste skupine sisara koji imaju homeboks

hibridiziranje: → bastardovanje

hiperciklus: molekulni kompleks od najmanje dva RNK molekula i dve replikacije koje se suprotno kodiraju u jednom segmentu DNK, odnosno repliciraju.

hordati: životinjska vrsta sa karakteristikom posedovanja elastičnog kičmenog stuba (horda).

I

indukcija enzima: aktiviranje enzimске sinteze putem određenog molekula, koji se naziva induktor.

in vivo: u živom stanju

in vitro: u epruveti, a ne u živom stanju

intermedijalan: koji stvara sponu, vezu između dve ili više stvari

intron: deo DNK molekula koji se ne prevodi u sekvencu aminokiseline (→ egzon)

ireverzibilnost: nepovratno stanje

izolacija: odvajanje od populacije i suzbijanje izmene gena (tj. po pravilu ne postoji nikakvo plodno ukrštanje)

K

kvadratum: kost zgloba gornje vilice kod reptila

karbonska kiselina: organska kiselina sa jednom karboksilnom grupom (-COOH)

kataliza: ubrzava ili omogućava neku normalnu, veoma sporu ili čak ubrzava neku hemijsku reakciju koja se ne vrši.

katastrofizam: pretpostavka da nastanak geoloških sistema uglavnom potiče od katastrofa velikih razmera.

komplementaran: dopunski, koji dopunjuje

konjugacija: proces razmene genetičkog materijala između dveju ćelija koje se nalaze u neposrednom kontaktu.

konstitutivna enzimska sinteza: stalna, nekontrolisana sinteza jednog enzima

konvergencija: podjednak razvoj sličnih struktura i funkcija pojedinih organa koji nisu slični po svom poreklu od srodnih organizama.

konverzija: promena, na primer jednog gostoljubivog organizma (bakterije) ugradnjom bakteriofaga DNK.

kodon: kombinacija tri nukleotida u lancu DNK koji kodira jednu aminokiselinu.

krosingover (Crossing-over): rekombinacija za vreme mejoze, nastala promena međusobno odgovarajućih preseka homolognih hromozoma

kenozoik: »novo doba Zemlje« predstavljen geološkim sistemima tercijera i kvartera (vidi: tab. 12, 1 i sl. 13, 1)

L

lokus: mesto, lokacije gena.

lajtfosili: fosili uz čiju pomoć se geološki sistemi dele na zone. Ovakvi fosili treba da budu obeleženi kratkom vremenskom pojavom (tj. mala vertikalna rasprostranjenost u redosledu slojeva), učestalost, lako raspoznavanje, zavisnost facija i široko geografsko prostiranje (→ stratigrafijska)

M

medjuoblik: alternativna oznaka za mozaički oblik

makroevolucija: nastanak nove vrste organa, struktura ili tipova izgradnje, nastanak kvalitativno novih gena (→ mikrofosil)

makrofosil: golim okom prepoznatljivi veći fosili (mikrofosil)

makromutacija: promene u DNK putem kojih treba delovati na izmenu organizacije jednog živog bića. Takve mutacije, razume se, nisu poznate.

marinski: morski, koji pripada moru

mejoza: redukciona deoba pri nastanku polnih ćelija.

melanizam: crnjenje usled jačeg taloženja melanina (tamne boje)

mezozoik: »srednja starost Zemlje« predstavljen je geološkim sistemima trijasa, jure i krede (vidi: tab. 12, 1 i sl. 13, 1).

metamorfoza: preobražaj (npr. gusenice u čauru, odnosno leptira)

mikroevolucija: evolucija unutar datih organizacionih svojstava; kvantitativna promena već postojećih struktura.

mikrofosil: mikroskopski mali fosili, kao npr. spore ili bakterije (→ makrofosil)

modifikacija: promena koja nije nasledna, ali izazvana uticajem životne sredine u fenotipu jednog organizma

molar: kutnjak

monofunkcionalan: koji ima jednu funkciju.

monofiletičan: koji potiče od jednog jedinog pretka (odnosno od jedne jedine vrste predaka (→ polifiletičan)

morfogeneza: izgradnja oblika, izgradnja stasa (za vreme ontogeneze)

morfologija: nauka o oblicima organizama

morfo-vrste: pojam koji je orijentisan na sklop i građu živih bića.

mozaički oblik: jedna vrsta koja poseduje kombinacije svojstava koja su karakteristična za dva ili više organizaci-

ona tipa (npr. *Archaeopteryx* sa kombinacijom tipičnih karakteristika za reptile i ptice)

MRG: milioni radiometričkih godina; ova oznaka je odabrana za objašnjenje zavisnosti vremenske skale od geološko-radiometričkih metoda za određivanje starosti.

mRNK: -iRNK nosi genetičke informacije dela DNK (→ transkripcija)

mutacija: spontana ili veštačka izmena DNK.

mutaciona učestalost: verovatnoća da je pogrešno sintetizovan nukleotid prilikom replikacije DNK.

mutaciona stopa: posmatranjem izračunata procentna stopa individua jedne populacije, koje pokazuju u toku jednog generacijskog vremena mutacije u jednoj karakteristici.

N

nedostajuća karika: nedostajuća međukarika između raznih organizacionih stupnjeva života.

neozok: kenozoik

neutralna mutacija: mutacija koja ne izaziva ni selekciju prednost ni selekciju štetu.

neutralna (evoluciona) teorija: evolucionarna teorija koja u suštini ispituje i naglašava delovanje genskog drifta u evoluciji živih organizama. M. Kimura ju je predložio krajem šezdesetih godina, jer su zapažene razlike sekvenci unutar populacija koje se nisu mogle objasniti sintetičkom teorijom.

nukleotid: pojedinačni građivni deo DNK koji se sastoji od azotne baze (vidi: sl. 7, 2), šećera - C5 i ostataka fosfatne kiseline.

O

Oligo: malo

oligopeptid: izgrađen od malog broja aminokiselina

ontogeneza: individualni razvoj oplođene jajne ćelije.

operon: veći broj gena organizovan kao jedinstvena ćelija.

osnovni tip: sve biovrste, koje su direktno ili indirektno međusobno povezane bastardizacijom. Iziskuje se samo da pravilno oplođena jajna ćelija započne razvoj embriona pod utiskivanjem naslednog materijala oba roditelja.

ortogeneza: pravolinijski razvoj ka nekom istaknutom cilju.

P

povratna mutacija: ponovna mutacija koja vraća izmenjeni gen u prvobitno stanje.

prelazni oblik: oznaka za jednu vrstu koja će se protumačiti kao revolucionarna spojna karika između dve grupe organizama.

paleantropologija: grana paleontologije koja se bavi istorijom porekla ljudi

paleolitik: staro kameno doba

paleontologija: nauka koja se bavi istraživanjem fosila.

paleozoik: staro doba u razvoju Zemlje predstavljeno geološkim sistemima od kambrijuma do perma (vidi: tab. 12, 1 i sl. 13, 1)

palingeneza: razvojna faza za vreme ontogeneze, koja se tumači kao ponavljanje pretpostavljene istorije porekla (→ kenogeneza)

paralelna evolucija: razvoj koji dovodi do nastanka ili zadržavanja sličnih struktura (→ konvergencija)

partenogeneza: nastanak potomaka bez prethodnog oplodjenja

peptid: spoj dve ili više aminokiselina. Prilikom spajanja jedne amino-grupe sa jednom karboksilnom grupom druge aminokiseline (pri čemu dolazi do cepanja jednog molekula vode) dolazi do stvaranja peptida.

plasmid: dodatni kratki molekul DNK u ćelijama bakterija

pleiotropija: ekstrahromozomalni molekul DNK, uticaj različitih fenotipskih otisaka u genu

poli: mnogo, više

polifunkcionalan: koji poseduje više funkcija.

polimeraza: enzim koji kopira genetski materijal

polipeptid: peptid sačinjen od većeg broja aminokiselina

polimorfizam: višeoobličnost, mnogooobličnost

polifiletičan: koji vodi poreklo od više predaka

poliploidiranje: udvosotrućavanje ili učestvorotrućavanje naslednog materijala.

polivalentnost: mnogostranost naslednog materijala jedne populacije, jedne vrste ili osnovnog tipa, uslovljena velikom srazmerom heterozigota ili programiranog varijabiliteta.

populacija: skup jedinki jedne vrste, koje naseljavaju zajedničko stanište i koje su razmnožavanjem međusobno povezane.

populaciona dinamika: opis postupaka putem kojih se broj individua u populaciji povećava ili smanjuje.

postkranijalni: delovi tela koji leže niže od glave.

preadaptacija: prethodno prilagodavanje **prebiotička ahemija:** ovim pojmom obuhvaćene su hipoteze i nastanak života iz nežive materije.

primati: red sisara (polumajmuni, majmuni, čovekoliki majmuni, ljudi)

prokariot: ćelije bez jedra (bakterije ili Archa, ali ne i mnogoćelijska)

promoter: kratak odsek DNK povezan pre svojstvene sekvence nekog gena na RNK polimerazu da bi proizveo kopiju rada gena.

protein (belančevina): molekuli lančanog oblika sastavljeni od aminokiselina (→ polipeptid) koji su naborani na karakterističan način. Oni pripadaju zajedno sa šećerima i mastima materijama ishrane i stvaranja rezervi, pa su stoga od elementarnog značaja za razmenu materija i za izgradnju živih bića

proteinoid: trodimenzionalna mrežasta makromolekularna struktura od aminokiselina.

proto - (predmetak): prvi (npr. protobiont prvo živo biće)

pseudogen: odsek DNK koji se ne translira (koji nema funkciju), ali ima veliku sličnost sa genom, koji se, u stvari, prepisuje u protein.

punktualizam: pretpostavka da su se u toku prihvaćene evolucije smenjivale duže faze stagnacije (»stasis«) sa veoma kratkim fazama brzih promena (→ gradualizam)

pul gena: suma svih gena i alela jedne populacije.

R
radijacija: nastanak mnogih različitih, prilagođenih vrsta iz oblika porekla u jednom kratkom periodu, rasprostriranje.

razmat: mešavina 1:1 dva molekula koji su kao predmet i njegov lik u ogledalu ugrađeni jedan prema drugom.

regulatorni gen: gen čiji produkt reguliše transkripciju.

rekombinacija: razmena delova DNK, mešanje nasleđa pri seksualnom oplođenju.

relikt: ostatak

replikaza: enzim koji katalizira replikaciju

replikacija: identične kopije (→ DNK)

represor: protein koji negativno reguliše transkripciju strukturnih gena.

rezistencija: otpor, otpornost

rezent: koji danas živi (→ fosil)

ribozom: komplikovana mašinerija za sintezu proteina sastavljena od preko 100 proteina i molekula RNK na kojima se u ćeliji mRNK prevode u lanac aminokiselina (koje se naboraju u protein).

ribozim: ribonukleinska kiselina (→ RNK) sa enzimatskom aktivnošću.

RNK: ribonukleinska kiselina, jedan od ribonukleotida izgrađeni lančani molekuli od centralnog značaja u nastanku ćelije. Po funkciji razlikuju se, pored ostalih, mRNK i tRNK (→ nukleotidi)

rudiment: zakržljali organ

S
sediment: materijal procesa taloženja (npr. pesak, kreč)

selekcija: izbor individua koje se najbolje uklapaju u uslove životne sredine.

separacija: prostorno odvajanje delova populacije jedne vrste.

sekvenc: redosled nukleotida u DNK ili aminokiselina u proteinu.

seksualni dimorfizam: različito razvijanje (izgled) mužjaka i ženke kod životinja.

spontana mutacija: spontano, a ne veštački (putem zračenja ili hemijskih agenasa) nastala mutacija.

skvamozno-dentalni-zglob: sekundarni vilični zglob kod sisara.

stratigrafija: grana geologije koja poredi stene po vremenskom redosledu nastanka i uspostavlja jednu (relativnu) vremensku skalu za datiranje geoloških promena. Ona se služi pored zakona o skladištenju određenih fosila (→ lajtfosili; biostratigrafija); kod siromaštva fosilima, ona raspoređuje sedimentni redosled prema karakteristikama stena.

strukturni gen: gen koji kodira sintezu enzima ili strukturnog proteina.

sukcesija: (pravilni) niz zajedničkih životnih zajednica u biotopu, koje se smenjuju jedna za drugom.

sinapside: »reptili slični sisarima« važe prema teoriji o evoluciji kao preci sisara. Njih karakteriše jedan jedini otvor (prozor) na donjem delu predela slepoočnica sa obe strane lobanje.

sinorganizacija: uklapanje pojedinih delova tako da se dobije jedna razumna celina.

sintetička (evoluciona) teorija: neodarvinistička evoluciona teorija četrdesetih godina prošlog veka koja spaja misli o selekciji sa Mendelovim saznanjima o nasleđu. U suprotnosti sa neutralnom (evolucionom) teorijom sintetička teorija naglašava ulogu selekcije.

sistematika: biološki pravac rada koji pokušava da dokuči povezanost porekla organizama (→ taksonomija)

supstratna specifičnost: sposobnost gena da prepozna svojstvo proteina, da prepozna specifičan supstrat i deluje na njega (→ aktivni centar)

T

taksonomija: biološki pravac rada koji opisuje raznovrsnost organizama, daje im naziv, poredi i klasifikuje ih. (→ sistematika)

tačkasta mutacija: (punktumutacija): mutacija pri kojoj se samo jedan jedini nukleotid menja, ugrađi ili izgubi.

teleologija: učenje o svrshodnosti **terestričan:** koji pripada Zemlji, koji živi na Zemlji.

tetrapodi: četvoronošci, kopneni kičmenjaci.

terapsidi: »viši razvojni« oblici sinapsida

terija: sisari koji ne polažu jaja (životinje sa placentom, torbari)

transdukcija: prenošenje gena preko virusa od jedne bakterije do druge.

transformacija: prihvatanje »gole« DNK iz spoljne sredine preko bakterija; posle probijanja u ćeliju molekul DNK se ugrađuje u gen.

transkripcija: prepis DNK u mRNK.

translacija: prenos informacija koje nosi mRNK u sekvencu aminokiselina.

trib(us): »grupa vrsta«, sistematsko jedinstvo između vrste i familije.

triplet: grupa od tri nukleotida koji kodiraju za jednu aminokiselinu.

tRNK: transportna RNK, oblik RNK sa važnim zadatkom prilikom proteinske biosinteze.

tiha mutacija: zamena nekog nukleotida, koji na osnovu degeneracije genetičkog koda ostaje bez delovanja na sekvencu aminokiselina transliranog proteina.

transfer gena: prenos gena u nasleđe nekog drugog organizma.

traheide: biljke sa specijalizovanim vodovima za vodu (traheje)

U
udubljivanje: uglavljivanje u jednu ekološku nišu (udubljenje)

utemeljujući efekat: genetsko odstupanje jedne (male) izolovane populacije usled smanjenja (ostatka) genskog pula, koje učestvuje na utemeljenju individua u ovoj novoj populaciji.

Z
zakon skladištenja: ovaj zakon kaže da prilikom nesmetanog skladištenja svaki put je gornji sloj mlađi od donjeg.

zigot: oplodena jajna ćelija

LITERATURA

Bibliografija kroz sva poglavlja

BAYRHUBER H & KULL U (Hg. 201995) Linder Biologie. Lehrbuch für die Oberstufe. Stuttgart.

CAMPBELL NA (1997) Biologie. Darin: Teil IV: Die Mechanismen der Evolution, Teil V: Die Stammesgeschichte der biologischen Diversität. Heidelberg, S. 431-732.

DARWIN C (1967 [1859]) Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Stuttgart (London).

FUTUYMA DJ (1990) Evolutionsbiologie. Basel.

KÖNIG B & LINSSENMAYR KE (1996) Biologische Vielfalt. Heidelberg.

MAYNARD SMITH J & SZATHMÄRY E (1996) Evolution - Prozesse, Mechanismen, Modelle. Heidelberg.

NUMBERS RL (1993) The Creationists - the evolution of scientific creationism. Berkeley.

PRICE PW (1996) Biological evolution. Fort Worth.

RIDLEY M (1996) Evolution. Boston.

WUKETITS FM (1989) Grundriß der Evolutionstheorie. Darmstadt.

Allgemeine evolutionskritische Bücher

BEHE M (1996) Darwin's Black Box. New York.

BIRD WR (1991) The Origin of Species revisited. Nashville, Tennessee.

COREY MA (1994) Back to Darwin - the scientific case for deistic evolution. Lanham.

DENTON M (1985) Evolution: A theory in crisis. London.

ILLIES J (1983) Der Jahrhundertirrtum. Frankfurt/M.

JOHNSON PE (1991) Darwin on trial. Washington.

LOVTRUPS (1987) Darwinism: The refutation of myth. Croom Helm.

SCHMIDT F (Hg. 1990) Neodarwinistische oder kybernetische Evolution? Heidelberg.

Poglavljje 1

(Osnove teorije nauke i teorije saznanja)

CHALMERS AF (1994) Wege der Wissenschaft. Einführung in die Wissenschaftstheorie. Berlin.

GRASSE P-P (1973) Evolution. Reihe Allgemeine Biologie, Bd. 5. Stuttgart.

KÜHN TS (1991) Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen. Frankfurt/M.

LAKATOS I & MUSGRAVE A (1974) Kritik und Erkenntnisfortschritt. Braunschweig.

MOHR H (1981) Biologische Erkenntnis. Stuttgart.

MOHR H & SCHÖPFER P (1992) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Heidelberg.

POPPER KR (1989) Logik der Forschung. Tübingen.

SPINNER HF (1974) Pluralismus als Erkenntnismodell. Frankfurt/M.

STEINEBRUNNER B (1991) Der Sturz der Vernunft. Bringen Methodenkritik und Theorienpluralismus mehr Erkenntnis? In: SCHERER S (Hg) Die Suche nach Eden. Neuhausen-Stuttgart, S. 15-44.

Studiengemeinschaft Wort und Wissen (1996) Schöpfung (o)der Evolution? Neuhausen-Stuttgart.

VOGEL G & ANGERMANN H (1994) dtv-Atlas zur Biologie. München.

Poglavljje 2

(Istorija ideje o evoluciji)

ALTNER G (Hg. 1981) Der Darwinismus. Die Geschichte einer Theorie. Darmstadt.

DARWIN C (1871) The descent of man. Vol. I. London.

DESMOND A & MOORE J (1993) Darwin. München.

GRASSE P-P (1973) Evolution. Reihe Allgemeine Biologie, Bd. 5. Stuttgart.

LEFEVRE W (1984) Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie. Frankfurt/M.

MAYR E (1984) Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Heidelberg.

SCHMITZ S (1983) Charles Darwin. Hermes Handlexikon. Düsseldorf.

SPAEMANN R & Low R (1981) Die Frage wozu? München.

STUHLHOFFER F (1988) Darwin. Weltreise zum Agnostizismus. Berneck.

THOMPSON B (1981) The history of evolutionary thought. Fort Worth, Texas.

ZIMMERMANN W (1953) Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Orbis academicus 11,3. Freiburg.

Poglavljje 3 i 4

(Definicija vrste i taksonomija, Mehanizmi evolucije)

BAUER EW (Hg. 1981) CVK Biologiekolleg. Berlin.

BRAND LR & GIBSON LJ (1993) An interventionist theory of natural selection and biological change within limits. Origins 20, 60-82.

FLOR F (1980) Einführung in die Abstammungslehre. Frankfurt/M.

GIBBONS A (1996) On the many origins of species. Science 273, 1496-1499.

GOTTSCHALK W (1994) Allgemeine Genetik. Stuttgart.

GRANT PR (1986) Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton.

GRANT PR & GRANT BR (1994) Phenotypic and genetic effects of hybridization in Darwin's finches. Evolution 48, 297-316.

GUTMANN M & WEINGARTEN M (1994) Veränderungen in der evolutionstheoretischen Diskussion: Die Aufhebung des Atomismus in der Genetik. Natur und Museum 124, 189-195.

LÖNNIG W-E (1993) Artbegriff, Evolution und Schöpfung. Köln.

MARSH FL (1976) Variation and fixity in nature. Ohama.

MAYR E (1967) Artbegriff und Evolution. Hamburg.

MEYER H & DAUMER K (1981) Evolution. München.

NEIDHARDT FC (ed. 1996) *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium* - cellular and molecular biology. Washington.

SCHERER S (Hg. 1993) Typen des Lebens. Studium Integrale. Berlin.

SCHERER S & HILSBURG T (1982) Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae: Eine evolutionstheoretische und systematische Betrachtung. J. Ornithol. 123, 357-380.

SCHERER S & SONTAG C (1986) Zur molekularen Taxonomie und Evolution der Anatidae. Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 24, 1-19.

SUCKER U (1978) Philosophische Probleme der Arttheorie. Jena.

VOLLMERT B (1978) Das Makromolekül DNS. Pflanzl.

WEHNER R & GEHRING W (1995) Zoologie. Stuttgart.

Poglavljje 5 i 6

(Domet faktora evolucije, Makroevolucija)

BACK T (1996) Evolutionary algorithms in theory and practice. New York.

BERTALANFFY L VON (1970) Gesetz oder Zufall: Systemtheorie und Selektion. In: KOESTLER A & SMYTHIES JR (eds) Das neue Menschenbild. Wien.

CHARLESWORTH B & CHARLESWORTH D (1997) Rapid fixation of deleterious alleles can be caused by Muller's Ratchet. Genet. Res. 70, 63-73.

COEN ES & MEYEROWITZ EM (1991) The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. Nature 553, 31-37.

- DEMEREK M & KAUFMANN P (1978) *Drosophila* guide. Introduction to the genetics and cytology of *Drosophila melanogaster*. Washington, D.C.
- DIEHL M (²1980) Abstammungslehre. Heidelberg.
- ELDREDGE N & GOULD SJ (1972) Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: SCHÖPF TJM (ed) Models in paleobiology. San Francisco, S. 305-332.
- FELDMAN M & SEARS ER (1981) Genreserven in Wildformen des Weizens. Spektr. Wiss. 3/1981, 95-105.
- FORD VS & GOTTLIEB LD (1992) *Bicafixis* a natural homeotic floral variant. Nature 358, 671.
- GABRIEL W, LYNCH M & BÜRGER R (1993) Muller's Ratchet and mutational meltdowns. Evolution 47, 1744-1757.
- GOLDSCHMIDT RB (1940) The material basis of evolution. New Haven and London.
- GOTTSCHALK W (⁴1994) Allgemeine Genetik. Stuttgart.
- GOULD SJ (1991) Zufall Mensch. München.
- GRASSHOFF M (1994) Die Frankfurter Evolutions-Theorie und die Begriffe 'Anpassung' und 'Selektion'. Natur und Museum 124, 196-198.
- GUTMANN WF (1989) Die Evolution hydraulischer Konstruktionen. Frankfurt/M.
- GUTMANN WF & BONIK K (1981) Kritische Evolutionstheorie. Hildesheim.
- HOFF P & MIRAM W (Hg, 1979) Evolution. Materialien für die Sekundarstufe II Biologie. Hannover.
- HUYNEN MA, STADLER PF & FONTANA W (1996) Smoothness within ruggedness: The role of neutrality in adaptation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93, 397-401.
- KAHLE H (³1984) Evolution - Irrweg moderner Naturwissenschaft? Bielefeld.
- KASPAR R (1978) Die Geschichtlichkeit lebendiger Ordnung. Biol. in uns. Zeit 8, 42-47.
- KIMURA M (1983) The neutral theory of molecular evolution. Cambridge.
- KONDRASHOV AS (1995) Contamination of the genome by very slightly deleterious mutations: Why have we not died 100 times over? J. Theor. Biol. 175, 583-594.
- KÜHN W (1984) Stolpersteine des Darwinismus. Bernack.
- LANDE R (1994) Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. Evolution 48, 1460-1469.
- LEIBENGUTH F (1982) Züchtungsgenetik. Stuttgart.
- LINDSLEY DL & GRELL EH (1972) Genetic variations of *Drosophila melanogaster*. Washington, D.C.
- LÖNNIG WE (²1989) Auge widerlegt Zufalls-Evolution. Köln.
- LÖNNIG W-E (³1993) Artbegriff, Evolution und Schöpfung. Köln.
- LÖNNIG WE (1995) Mutationen: Das Gesetz der rekurrenten Variation. In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 149-166.
- LÖSCH R (1990) Kannenpflanzen. Biol. in uns. Zeit 20, 26-32.
- MACNAIR M (1987) Heavy metal tolerance in plants: a model evolutionary system. Tr. Ecol. Evol. 2, 354-359.
- MEYER H & DAUMER K (21981) Evolution. München.
- MICHALEWICZ Z (1992) Genetic Algorithms + Data Structures = Evolution Programs. Berlin.
- O'BRIEN SJ, WILDT DE & BUSH M (1986) Genetische Gefährdung des Gepards. Spektr. Wiss. 7/1986, S. 64-72.
- OHTA T (1992) The nearly neutral theory of molecular evolution. Ann. Rev. Ecol. Syst. 23, 263-286.
- OHTA T (1997) Role of random genetic drift in the evolution of Interactive Systems. J. Mol. Evol. 44(Suppl. 1), S9-S14.
- OHTA T & KREITMAN M (1996) The neutralist-selectionist debate. BioEssays 18, 673-683.
- OSCHE G (⁷1972) Evolution. Studio visuell. Freiburg.
- PETERS N (1992) Mehr Zwang als Zufall: Über die zeitliche Parallelität regressiver und rekonstruktiver Evolutionsprozesse bei Höhlenfischen. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 89 (Suppl. 1), 97-113.
- PORTMANN A (1976) Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel.
- RECHENBERG I (1994) Evolutionsstrategie '94. Stuttgart.
- REMANE A, STORCH V & WELSCH U (1980) Evolution. München.
- RIEDL R (1975) Die Ordnung des Lebendigen. Hamburg.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg.
- SCHUSTER P (1996) How does complexity arise in evolution. Complexity, 22-30.
- SCHWANITZ F (1967) Die Evolution der Kulturpflanzen. München.
- STANLEY SM (1983) Der neue Fahrplan der Evolution. München.
- THENIUS E (1981) Versteinerte Urkunden. Heidelberg.
- TSCHUMI PA (1975) Allgemeine Biologie. Frankfurt/M.
- TYLER MJ (1983, ed) The gastric brooding frog. London.
- VOLLMER G (1986) Was können wir wissen? Band 2: Die Erkenntnis der Natur. Stuttgart.
- WUKETITS FM (1984) Evolution, Erkenntnis, Ethik. Darmstadt.
- ZUCKERKANDL E (1997) Neutral and nonneutral mutations: The creative mix-evolution of complexity in gene interaction Systems. J. Mol. Evol. 44 (Suppl. 1), S2-S8.

Poglavlje 7

(Molekularni mehanizmi mikroevolucije)

- ALBERTS B, BRAY D, LEWIS J, RAFF M, ROBERTS K & WATSON J (1995) Molekularbiologie der Zelle. Weinheim.
- BENNETT AF & LENSKE RE (1997) Evolutionary adaptation to temperature: VI. Phenotypic acclimation and its evolution in *Escherichia coli*. Evolution 51, 36-44.
- BIEBRICHER CK (1983) Darwinian selection of selfreplicating RNA molecules. In: HECHT MK, WALLACE B & PRANCE GT (eds) Evolutionary Biology. Vol. 16, Plenum Publishing Corporation, S. 1-52.
- BIEBRICHER CK, NICOLIS G & SCHUSTER P (1995) Selforganization in the physico-chemical and life sciences. Luxembourg.
- BRAKMANN S, KETTLING U & OEHLenschläger F (1995) Von der ewigen Suche nach dem Besseren: Die »Evolutive Biotechnologie« und ihre Perspektiven. Biol. in uns. Zeit 25, 355-366.
- CHARLESWORTH B & CHARLESWORTH D (1997) Rapié fixation of deleterious alleles can be caused by Muller's Ratchet. Genet. Res. 70, 63-73.
- CROW JF (1997) The high spontaneous mutation rate: Is it a health risk? Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 8380-8386.
- CROW JF (1997) Molecular evolution - who is in the driver's seat? Nature Genet. 17, 129-130.
- DALAL S, BALASUBRAMANIAN S & REGAN L (1997) Protein alchemy: Changing β -sheet into α -helix Nature Struct. Biol. 4, 548-552.
- DOTEN RC & MORTLOCK RP (1984) Directed evolution of a second xylitol catabolic pathway or *Klebsiella pneumoniae*. J. Bacteriol. 159, 730-735.
- DRLICA K & RILEY M (eds, 1990) The bacterial chromosome. Washington.
- EKLAND EH, SZOSTAK JW & BARTEL DP (1995) Structurally complex and highly

- ly active RNA ligases derived from random sequences. Science 269, 364-370.
- ELENA SF, COOPER VS & LENSKE RE (1996) Punctuated evolution caused by selection of rare beneficial mutations. Science 272, 1802-1804.
- ELLEGREN H & FRIDOLFSSON A-K (1997) Male-driven evolution of DNA sequences in birds. Nature Genet. 17, 182-184.
- FALKE J J, BLAIR DF, SILHAVY TJ & SCHMITT R (1995) BLAST 1995: International Conference on bacterial locomotion and signal transduction. Mol. Microbiol. 16, 1037-1050.
- HALDER H, CALLAERTS P & GEHRING WJ (1995) Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. Science 267, 1788-1792.
- HALL BG (1982) Evolution on a petri dish. In: HECHT MK, WALLACE B & PRANCE GT (eds) Evolutionary biology Vol. 15. New York und London, S. 85-145.
- HAROLD FM (1995) From morphogenesis to morphogenesis. Microbiology 141, 2765-2778.
- HOUE D, HOFFMASTER DK, ASSIMACOPOULOS S & CHARLESWORTH B (1992) The genomic mutation rate for fitness in *Drosophila*. Nature 359, 58-60.
- HUANG W, PETROSINO J, HIRSCH M, SHENKIN PS & PALZKILL T (1996) Amino acid sequence determinants of beta-lactamase structure and activity. J. Mol. Biol. 258, 688-703.
- KAMPFE L (Hg, 1980) Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Stuttgart.
- KAPP OH, MOENS L, VANFLETEREN J, TROTMAN CNA, SUZUKI T & VINOGRADOV SN (1995) Alignment of 700 globin sequences: Extent of amino acid substitution rate and its correlation with Variation in volume. Protein Science 4, 2179-2190.
- KIBOTA TT & LYNCH M (1996) Estimate of the genomic mutation rate deleterious to overall fitness in *E. coli*. Nature 381, 694-696.
- KIMURA M (1983) The neutral theory of molecular evolution. Cambridge, Cambridge University Press.
- KIMURA M (1985) Die »neutrale« Theorie der molekularen Evolution. In: Evolution. Heidelberg, Spektr. Wiss. 8/1985, S. 100-108.
- KONDRASHOV AS (1995) Contamination of the genome by very slightly deleterious mutations: Why have we not died 100 times over? J. Theor. Biol. 175, 583-594.
- KRAMER FR, MILLS DR, COLE PE, NISHIHARA T & SPIEGELMAN S (1974) Evolution *in vitro*: Sequence and phenotype of a mutant RNA resistant to ethidium bromide. J. Mol. Biol. 89, 719-736.
- LAMBERT G (1984) Enzymic editing mechanisms and the origin of biological information transfer. J. Theor. Biol. 107, 387-403.
- LANDE R (1994) Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. Evolution 48, 1460-1469.
- LI W-H & GRAUR D (1991) Fundamentals of Molecular Evolution. Sunderland, MA.
- LÖNNIG W-E & SAEDLER H (1997) Plant transposons: contributors to evolution? Gene 205, 245-253.
- LOESSNER MJ, ESTELA L, ZINK R & SCHERER S (1994) Classification of 20 newly isolated *Listeria* bacteriophages by electron microscopy and protein analysis. Intervirology 37, 31-35.
- LYNCH M, CONERY J & BÜRGER R (1995) Mutational meltdowns in sexual populations. Evolution 49, 1067-1080.
- MACNAB RM (1996) Flagella and motility. In: NEID-HARDT FC (ed) *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium* - cellular and molecular biology. Washington, S. 123-145.
- MADDOCK JR & SHAPIRO L (1993) Polar location of the chemoreceptor complex in the *Escherichia coli* cell. Science 259, 1717-1723.
- MADIGAN MT, MARTINKO JM & PARKER J (1997) Brock Biology of Microorganisms. Upper Saddle River, NJ.
- MARTINEZ MA, PEZO V, MARLIERE P & WAIN-HOBSON S (1996) Exploring the functional robustness of an enzyme by *in vitro* evolution. EMBO J. 15, 1203-1210.
- MAYNARD SMITH J (1992) Evolution-genetik. Stuttgart.
- MORTLOCK RP (1984) Microorganisms as model systems for studying evolution. New York und London.
- OHTA T (1992) The nearly neutral theory of molecular evolution. Ann. Rev. Ecol. Syst. 23, 263-286.
- ORENGO CA, JONES DT & THORNTON JM (1994) Protein superfamilies and domain superfolds. Nature 368, 631-634.
- PARKINSON JS & BLAIR DF (1993) Does *E. coli* have a nose? Science 259, 1701-1702.
- PATTHY L (1995) Protein evolution by exon-shuffling. Heidelberg.
- RICE WR (1994) Degeneration of a non-recombining chromosome. Science 263, 230-232.
- RIDLEY M (²1996) Evolution. Boston.
- ROSENBERG SM (1997) Mutation for survival. Curr. Opin. Genet. Dev. 7, 829-834.
- SCHERER S (1983) Basic functional states in the evolution of cyclic photosynthetic electron transport. J. Theor. Biol. 104, 289-299.
- SCHERER S (1984) Transmembrane electron transport and the theory of neutral evolution. Origins of Life 14, 725-731.
- SCHERER S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 85-104.
- SCHERER S (1996) Entstehung der Photosynthese. Grenzen molekularer Evolution bei Bakterien? Studium Integrale. Neuhausen-Stuttgart.
- SERVICE RF (1997) Protein Structure: Amino acid alchemy transmutes sheets to coils. Science 277, 179.
- SOMMER SS (1995) Recent human germ-line mutation: Inferences from patients with hemophilia B. Trends Genet. 11, 141-147.
- SUMPER M & LUCE R (1975) Evidence for *de novo* production of self-replicating and environment-adapted RNA structures by bacteriophage Q β replicase. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 72, 162-166.
- THOMPSON BJ, DOMINGO E & WAGNER RC (1980) Pseudolysogeny of *Azotobacter* phages. Virology 102, 267-277.
- THOMPSON BJ, WAGNER MS, DOMINGO E & WARNER RC (1980) Pseudolysogenic conversion of *Azotobacter vinelandii* by phage A21 and the formation of a stably converted form. Virology 102, 278-285.
- WAGNER GP & KRALL P (1993) What is the difference between models of error thresholds and Muller's ratchet? J. Math. Biol. 32, 33-44.
- WEN J, CHEN X & BOWIE JU (1996) Exploring the allowed sequence space of a membrane protein. Nature Struct. Biol. 3, 141-148.
- WU TT, LIN ECC & TANAHAS S (1968) Mutants of *Aerobacter aerogenes* capable of utilizing xylitol as a novel carbon. J. Bacteriol. 96, 447-456.
- YOCKEY HP (1992) Information theory and molecular biology. Cambridge.

Poglavlje 8

(Hemijska evolucija - koraci ka životu?)

- BERNAL JD (1967) The Origin of Life. London.
- CAIRNS-SMITH AG (1982) Genetic take-over and the mineral origin of life. Cambridge.

- CAIRNS-SMITH AG (1985) Bestanden die ersten Lebewesen aus Ton? Spektr. Wiss. 8/1985, S. 82-91.
- CRICK F (1983) Das Leben selbst. Sein Ursprung, seine Natur. München.
- DE DUVE C (1994) Ursprung des Lebens - Präbiotische Evolution und die Entstehung der Zelle. Heidelberg.
- DE DUVE C & MILLER SL (1991) Two-dimensional life? Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88, 10014-10017.
- DOSE K (1987) Präbiotische Evolution und der Ursprung des Lebens. Chemie in uns. Zeit 21, 177-185.
- DOSE K (1994) Überleben im Weltraumvakuum - Leben aus dem All? Biol. in uns. Zeit 24, 259-266.
- DOSE K & KLEIN A (1996) Response of *Badillus subtilis* spores to dehydrations and uv irradiation at extremely low temperatures. Origins Life Evol. Biosphere 26, 47-59.
- EIGEN M (1987) Stufen zum Leben. München.
- EIGEN M, GARDINER WC & SCHUSTER P (1980) Hypercycles and compartments. J. Theor. Biol. 85, 407-411.
- EIGEN M, GARDINER WC, SCHUSTER P & WINKLER-OSWATTSCH R (1981) Ursprung der genetischen Information. Spektr. Wiss. 6/1981, 37-56.
- FLOR F (1980) Einführung in die Abstammungslehre. Frankfurt/M.
- GRAHAM T (1861) Liquid diffusion applied to analysis. Phil. Trans. R. Soc. 151, 183-224.
- HALDANE JBS (1929) The Origin of Life (Original in: The Rational Annual). In: BERNAL JD (1967) The Origin of Life. London.
- JOYCE GF (1989) RNA evolution and the origins of life. Nature 338, 217-224.
- LARRALDE R, ROBERTSON M & MILLER SL (1995) Rates of decomposition of ribose and other sugars: implications for chemical evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92, 8151-8160.
- LÖB W (1913) Über das Verhalten des Formaldehyds unter der Wirkung der stillen Entladung. Ein Beitrag zur Frage der Stickstoff-Assimilation. Berichte 46, 684-697.
- MILLER SL (1953) Production of amino acids under possible primitive earth conditions. Science 117, 528-531.
- MILLER SL (1986) Current Status of the prebiotic synthesis of small molecules. Chem. Scr. 26B, 5-11.
- OPARIN AI (1924) The Origin of Life (Original in russisch). In: BERNAL JD (1967) The Origin of Life. London.
- ORGEL LE (1986) RNA catalysis and the origins of life. J. Theor. Biol. 123, 127-149.
- ORGEL LE (1989) The origin of polynucleotide-directed synthesis. J. Mol. Evol. 29, 465-474.
- ORO J (1961) Comets and the formation of biochemical compounds on the primitive earth. Nature 190, 389.
- SAGAN C & CHYBA C (1997) The early faint sun paradox: organic shilding of ultraviolet-labile greenhouse gases. Science 276, 1217-1221.
- SCHERER S (1985) Could life have arisen in the primitive atmosphere? J. Mol. Evol. 22, 91-94.
- SCHRÖDINGER E (1944) What is life? London. (Dt.: Was ist Leben? München.)
- SHAPIRO R (1988) Prebiotic ribose synthesis: a critical analysis. Origins of Life 18, 71-85.
- SHAPIRO R (1991) Schöpfung und Zufall. München.
- SHAPIRO R (1996) Prebiotic synthesis of the RNA bases: a critical analysis. 11th International Conference on the Origin of Life, Orleans; Abstracts, S. 39.
- VOLLMERT B (1983) Polykondensation in Natur und Technik. Karlsruhe.
- VOLLMERT B (1985) Das Molekül und das Leben. Reinbek bei Hamburg.
- WÄCHTERSCHÄUSER G (1988) Before enzymes and templates: theory of surface metabolism. Microbiol. Rev. 52, 452-484.
- WÄCHTERSCHÄUSER G (1994) Life in a ligand sphere. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 4283-4287.

Poglavlje 9

(Sličnosti)

Deo 9.1-2/5-6

(Uporedna morfologija, Rudimentarni organi)

- BAUER EW (Hg, 1981) CVK Biologiekolleg. Berlin.
- DE BEERG (1971) Homology, an unsolved problem. Oxford.
- DIEHL M (1980) Abstammungslehre. Heidelberg.
- GÖRTZ H-D (1988) Formen des Zusammenlebens. Darmstadt.
- HENTSCHEL G & WAGNER G (1986) Zoologisches Wörterbuch. Stuttgart.
- JUNKER R (1989) Rudimentäre Organe und Atavismen. Konstruktionsfehler des Lebens? Studium Integrals. Berlin.
- JUNKER R (1990) Rudimentäre Organe. Biol. Zentralblatt 109, 351-359.
- JUNKER R (1995) Der Ähnlichkeitsbeweis der Evolution - ein Zirkelschluß? Stud. Int. J. 2, 19-26.
- JUNKER R (1996) Problembereiche der evolutionären Deutung von Ähnlichkeit. Stud. Int. J. 3, 18-25.

- KRUMBIEGEL I (1961) Rückbildungsercheinungen im Tierreich. Wittenberg-Lutherstadt.
- MEYER H & DAUMER K (1981) Evolution. München.
- OSCHE G (1965) Parasitismus und Evolution. Naturwiss. Rundschau 18, 189-196.
- OSCHE G (1972) Evolution. Studio visuell. Freiburg.
- PETERS DS (1993) Konstruktionszwänge bei der Skelettentwicklung am Beispiel der Tetrapoden-Gliedmaßen. Praxis d. Naturwiss. Biol. 42, Heft 5, S. 38-42.
- REMANE A, STORCH V & WELSCH U (1980) Systematische Zoologie. Stuttgart.
- RIEDL R (1984) Die Strategie der Genese. München.
- SCHNEIDER H (1985) Stammen die »Kraftwerke« unseres Körpers von unverdaulichen Bakterien ab? In: MESKEMPER G (Hg) Ansätze zu einem neuen Denken. Neuhäuser-Stuttgart. S. 58-107.
- STARCK D (1978) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, Berlin.
- SUDHAUS W & REHFELD K (1992) Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Stuttgart.
- WILKENS H (1980) Zur Problematik der Rudimentation, untersucht an der Ontogenie des Auges von Höhlenfischen (*Astyanax mexicanus*). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 18, 232-238.
- WILKENS H, PETERS N & SCHEMEL C (1979) Gesetzmäßigkeiten der regressiven Evolution. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1979, 123-140.
- WUKETITS FM (1989) Grundriß der Evolutionstheorie. Darmstadt.
- Deo 9.3/4
- (Molekulare biologija, Endosimbionitska hipoteza)
- AYALA FJ (1986) On the virtues and pitfalls of the molecular clock. J. Hered. 77, 226-235.
- AYALA FJ (1997) Vagaries of the molecular clock. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 94, 7776-7783.
- BABAML, DARGA LL, GOODMAN M & CZELUSNIAK J (1981) Evolution of cytochrome c investigated by the maximum parsimony method. J. Mol. Evol. 17, 197-213.
- BAJAJ M, BLUDELL T & WOOD S (1984) Evolution in the insulin family: Molecular clocks that tell the wrong time. Biochem. Soc. Symp. 49, 45-54.
- DOOLITTLE S (1981) Similaramino acid sequences: Chance or common ancestry? Science 214, 149-159.
- FITCH WM & MARGOLIASH E (1967) Construction of phylogenetic trees. Science 155, 279-284.

- GOODMAN M, WEISS ML & CZELUSNIAK J (1982) Molecular evolution above the species level: Branching pattern, rates and mechanisms. Syst. Zool. 31, 376-399.
- JUKES TH & HOLMQUIST R (1972) Evolutionary clock: Nonconstancy of rate in different species. Science 177, 530-532.
- MOHN E (1984) System und Phylogenie der Lebewesen. Band 1. Stuttgart.
- SCHERER S (1989) The relative rate test of molecular evolution: A note of caution. Mol. Biol. Evol. 6, 436-441.
- SCHERER S (1990) The protein molecular clock: Time for a reevaluation. Evol. Biol. 24, 83-106.
- SCHERER S & BINDER H (1986) Comparisons of biological classifications based on amino acid sequences and traditional taxonomy. In: DEGENS PO, HERMES HJ & OPITZ O (eds) Die Klassifikation und ihr Umfeld. Frankfurt/M, S. 324-332.
- SCHERER S, BINDER H & SONTAG C (1985) Occurrence and amino acid sequences of cytochrome c and plastocyanin of algae and plants: Endocytobiotic implications. Endocyt. C. Res. 2, 1-14.
- SCHERER S, HERRMANN G, HIRSCHBERG J & BÖGER P (1991) Evidence for multiple xenogenous origins of plastids: Comparison of *psbA* genes with a xanthophyte sequence. Curr. Genet. 19, 503-507.
- SCHERER S, LECHNER S & BÖGER P (1993) *psbD* sequences of *Bumilleriopsis filiformis* (Heterokontophyta, Xanthophyceae) and *Porphyridium purpureum* (Rhodophyta, Bangiophycidae): evidence for polyphyletic origin of plastids. Curr. Genet. 24, 437-442.
- SCHERER S & SONTAG C (1983) Phylogenetic and endosymbiotic implications of the amino acid sequences of 32 plant type ferredoxins. In: SCHENK HEA & SCHWEMMLER W (eds) Endocytobiology II. Berlin, S. 863-870.
- SCHERER S & SONTAG C (1986) Zur molekularen Taxonomie und Evolution der Anatidae. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 24, 1-19.
- SCHWEMMLER W (1979) Mechanismen der Zellevolution. Grundriß einer modernen Zelltheorie. Berlin.
- THORPE JP (1982) The molecular clock hypothesis: Biochemical evolution, genetic differentiation and systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13, 139-168.
- WILSON AC (1985) Die molekulare Grundlage der Evolution. Spektr. Wiss. 12/1985, S. 160-170.

Poglavlje 10

(Embriologija i istorija porekla)

- AGASSIZ L (1849) Twelve Lectures on Comparative Embryology. Boston, New York, Philadelphia.
- ALBERCH P (1982) Developmental Constraints in Evolutionary Processes. In: BONNER JT (ed) Evolution and Development. Berlin, S. 313-332.
- BAER CE VON (1828, 1837, 1888) Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexionen. Königsberg.
- BLECHSCHMIDT E (1961) Die vorgeburtlichen Entwicklungsstadien des Menschen. Freiburg.
- BLECHSCHMIDT E (1973) Die pränatalen Organsysteme des Menschen. Stuttgart.
- BLECHSCHMIDT E (1996) Die Erhaltung der Individualität. Weilheim-Bierbrunn.
- BOCK WJ (1969) Evolution by orderly law. Science 164, 684-685.
- CHAMBERS R (1853) Vestiges of the Natural History of Creation. London.
- DE BEER GR (1930) Embryology and evolution. Oxford.
- DE BEER GR (1958) Embryos and ancestors. Oxford.
- DREWS U (1993) Taschenatlas der Embryologie. Stuttgart.
- FIORONI P (1992) Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere. Berlin.
- FRAZER JE (1923) The Nomenclature of diseased states caused by certain vestigial. British J. Surgery 11, 131-136.
- GAUPPE (1898) Ontogenese und Phylogenie des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Erg. Anat. Entwickl.-gesch. 8, 97-114.
- GEGENBAUR C (1889) Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbeziehungen betrachtet. Gegenbaurs Morph. Jahrbuch 15, 1-9.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and Phylogeny. Cambridge.
- HAECKEL E (1866) Generelle Morphologie I: Allgemeine Anatomie der Organismen. II: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin.
- HAECKEL E (1872) Die Kalkschwämme (Calcispongäe). Eine Monographie. Berlin.
- HAECKEL E (1877) Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig.
- HINRICHS KV (1990) Humanembryologie. Lehrbuch und Atlas der vorgeburtlichen Entwicklung des Menschen. Berlin.

- HIS W (1874) Unsere Körperform. Leipzig.
- KEIBEL F (1896) Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. In: II. Morphologische Arbeiten, 5. Bd. Jena.
- KÖLLIKER A (1884) Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig.
- MECKEL JF (1811) Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Thiere und dem permanenten der niederen stehenden Parallele. In: Beiträge zur vergleichenden Anatomie. Zweiter Band, Erstes Heft. Leipzig.
- MOORE KL (1990) Embryologie. Stuttgart.
- NAEF A (1917) Die individuelle Entwicklung organischer Form als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena.
- NILSSON L (1990) Ein Kind entsteht. München.
- O'RAHILLY R & MÜLLER F (1987) Developmental Stages in Human Embryos. Carnegie Institution of Washington Publication 637.
- OTTO H-D (1984) Der Irrtum der Reicht-Gaupp'schen Theorie. Anat. Anz. Jena 155, 223-238.
- OTTO H-D (1994) Teratogenetische und klinische Aspekte bei Mißbildungen des Kopf- und Halsbereiches. Europ. Arch. Oto-Rhino-Laryngol. Suppl. 1, 15-100.
- PORTMANN A (1976) Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel.
- RATHKE H (1825) Kiemen bey Säugethieren. Oken's Isis Bd. XVII, Sp. 1100-1102.
- REICHERT C (1836) Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere im Allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. Müllers Arch. f. Anat. Phys. u. wiss. Med. 1836, 120-122.
- RICHARDSON MK, HANKEN J, GOONERATNE ML, PIEAU C, RAYNAUD A, SELWOOD L & WRIGHT GM (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates. Anat. Embryol. 196, 91-106.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg.
- SENGBUSCH P VON (1985) Einführung in die allgemeine Biologie. Berlin.
- SEVERTZOFF AN (1931) Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena.
- SIEWING R (Hg, 1987) Evolution. Stuttgart.
- SPEMANN H (1915) Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. In: HINNEBERG P (Hg) Die Kultur der Gegenwart. Leipzig, S. 63-86.

- STARCK D (1959) Ontogenie und Entwicklungsgeschichte der Säugetiere. Berlin.
- SUDHAUS W & REHFELD K (1992) Einführung in die Phylogenetik und Systematik. Stuttgart.
- ULLRICH H (1994) Homologie und Embryologie. Die Reichert Gauppsche Theorie. Stud. Int. J. 1, 15-24.
- ULLRICH H (1997) Zur Geschichte der Entdeckung und Interpretation der sogenannten Kiemenbogen und Kiemenpalten in der menschlichen Embryonalentwicklung. Diss. med. TU Dresden.
- ULLRICH H (1998) Die Wiederentdeckung eines Irrtums. Individualität und Variabilität von Wirbeltierembryonen im Konflikt mit phylogenetischen Konzeptionen. Stud. Int. J. 5, 3-6.
- VOGEL G & ANGERMANN H (1994) dtv-Atlas zur Biologie. München.

Poglavlje 11

(Biogeografija)

- BERGAMINI D (1975) Australien. Flora und Fauna. Reinbek bei Hamburg.
- HEGI G (1961) Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band IV.2. München.
- ILLIES J (1971) Einführung in die Tiergeographie. Stuttgart.
- MÜLLER P (1980) Biogeographie. Stuttgart.
- OSCHE G (1972) Evolution. Studio visuell. Freiburg.
- SCHEVEN J (1982) Daten zur Evolutionstheorie im Biologieunterricht. Neuhäuser-Stuttgart.
- STORCH G (1984) Die alttertiäre Säugetierfauna von Messel - ein paläobiogeographisches Puzzle. Naturwissenschaften 71, 227-233.
- THENIUS E (1980) Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Stuttgart.
- WILMANN O (1978) Ökologische Pflanzensoziologie. Heidelberg.

Poglavlje 12 i 13

(Osnovni pojmovi paleontologije, Fosili kao predačke forme i prelazni oblici)

- ALLIN LM (1975) Evolution of the mammalian middle ear. J. Morph. 147, 403-437.
- BENTON MJ (1993) The fossil record. London.
- BEZZE E (1977) Ornithologie. Stuttgart.
- BRIGGS DEG & CROWTHER PR (eds, 1990) Paleobiology. A synthesis. Oxford.
- CARROLL RI (1993) Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere. Stuttgart.

- CHARIG AJ, GREENAWAY F, MILNER AC, WALKER CA & WHYBROW PJ (1986) *Archaeopteryx* is not a forgery. Science 232, 622-626.
- COATES MI & CLACK JA (1990) Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. Nature 347, 66-69.
- CROMPTON AW (1963) On the lower jaw of *Diarthrognathus* and the origin of the mammalian lower jaw. Proc. Zool. Soc. Lond. 140, 697-753.
- CROMPTON AW & Luo Z (1993) Relationships of the Liassic mammals *Sinocodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium*. In: SZALAY FS, NOVACEK MJ & MCKENNA MC (eds) Mammal phylogeny. New York, S. 30-44.
- DE BEER G (1966) Bildatlas der Evolution. München.
- DOBENECK T VON, PETERSON N & VALI H (1987) Bakterielle Magnetofossilien. Geowiss. in uns. Zeit 5, 27-35.
- DUFFETT G (1983) *Archaeopteryx lithographica* reconsidered. Ely, Cambridge.
- FEDUCCIA A (1995) Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. Science 267, 637-638.
- FEHRER J & ZIMBELMANN F (1998) Neues über alte Vögel. Stud. Int. J. 5, 31-33.
- FREYTAG GE (1980) Die Lurche. In: GRZIMEK, B & LADIGES W (Hg) Grzimeks Tierleben, Band 5. München.
- FRITZSCHET (1997) Charles Lyell (1797-1875) und die Uniformität der Natur. Stud. Int. J. 4, 65-76.
- GEYER OF (1973, 1977) Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde, Band I und II. Stuttgart.
- GOULD SJ (1991) Zufall Mensch. München.
- HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds, 1985) The beginning of birds. Eichstätt.
- HOPSON JA (1966) The origin of the mammalian middle ear. Am. Zool. 6, 437-450.
- HOU L, MARTIN LD, ZHOU Z & FEDUCCIA A (1996) Early adaptive radiation of Birds: Evidence from fossils from Northeastern China. Science 274, 1164-1167.
- HOWE GF, WILLIAMS EL, MATZKO GT & LAMMERTS WF (1988) Creation Research Society studies on pre-cambrian pollen, part III: A pollen analysis of Hakatai shale and other Grand Canyon rocks. Cre. Res. Soc. Quart. 24, 173-182.
- JENKINS FA, Jr. (1984) A survey of mammalian origins. In: BROADHEAD TW

(ed) Mammals: Notes for a short course. Studies in Geology, Vol. 8, Tennessee, S. 32-47.

- JENKINS FA, Jr. & PARRINGTON FR (1976) The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 273, 387-431.
- KEMPT S (1979) The primitive cynodont *Procynosuchus*. Functional anatomy of the skull and relationships. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 285, 73-122.
- KEMP TS (1982) Mammal-like reptiles and the origin of mammals. London.
- KERMACK KA & MUSSETT F (1983) The ear in mammalian-like reptiles and early mammals. Acta Palaeont. 28, 147-158.
- KERMACK KA, MUSSETT F & RIGNEY HW (1973) The lower jaw of *Morganucodon*. Zool. J. Linn. Soc. 53, 87-175.
- KERMACK KA, MUSSETT F & RIGNEY HW (1981) The skull of *Morganucodon*. Zool. J. Linn. Soc. 71, 1-158.
- KNOLL AH (1985) The distribution and evolution of microbial life in the late proterozoic era. Ann. Rev. Microbiol. 39, 391-417.
- KNOLL AH, GOLUBIC S, GREEN J & SWETT K (1986) Originally preserved microbial endoliths from the late Proterozoic of east Greenland. Nature 321, 856-857.
- KÜHNE WG (1956) The Liassic therapsid *Oligokyphus*. London.
- KUHN-SCHNYDER E & RIEBER H (1984) Paläozoologie. Stuttgart.
- KUROCHKIN EN (1985) A true carinate bird from lower cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of early cretaceous birds in Asia. Cret. Res. 6, 271-278.
- LEVINTON JS (1993) Die explosive Entfaltung der Tierwelt im Kambrium. Spektr. Wiss. 1/1993, 54-62.
- LILLEGRAVEN JA, KIELAN-JAWOROWSKA Z & CLEMENS WA (eds, 1979) Mesozoic mammals. Berkeley.
- LUCAS SG & HUNT AP (1994) The chronology and paleobiogeography of mammalian origins. In: FRÄSER NC & SUES HD (eds) In the shadow of the dinosaurs. Cambridge.
- MACFADDEN BJ (1992) Fossil Horses. Cambridge.
- MAIER W (1978) Die Evolution der triasophenischen Säugetiermolaren. Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg 3, 41-60.
- MEYER A (1995) Molecular evidence on the origin of tetrapods and the relationships of the coelacanth. Trends Ecol. Evol. 10, 111-116.

- MÜLLER AH (1985) Lehrbuch der Paläozoologie, Band 3. Jena.
- NILSSON H (1954) Synthetische Artbildung. Lund.
- OSTROM JH (1987) *Protoavis*, a Triassic bird? Archaeopteryx 5, 113-114.
- PARRINGTON FR (1979) The evolution of the mammalian middle and outer ear: A personal review. Biol. Rev. 54, 369-387.
- PETERS DS & GUTMANN WF (1976) Die Stellung des Vögels im Ableitungsmodell der Vögel. Natur und Museum 106, 165-175.
- PFLUG HD (1978) Yeast-like microfossils detected in oldest Sediments of the earth. Naturwissenschaften 65, 611-615.
- PFLUG HD (1984) Early geological record and the origin of life. Naturwissenschaften 71, 63-68.
- PORTMANN A (1976) Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel.
- RIEPEL O (1983) Kladismus oder die Legende vom Stammbaum. Basel.
- RIETSCHEL S (1985) False forgery. In: HECHT MK, OSTROM JH, VIOHL G & WELLNHOFER P (eds) The beginning of birds. Eichstätt.
- RIPPKA R, DERNELLES J, WATERBURY JB, HERDMAN M & STANIER RY (1979) Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of Cyanobacteria. J. Gen. Microbiol. 111, 1-61.
- ROMER AS (1968) Vertebrate paleontology. Chicago.
- ROMER AS (1970) The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna VI. A chiniquodontid cynodont with an incipient squamosal-dentary jaw articulation. Breviora 344, 1-18.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg.
- SANZ JL, CHIAPPE LM, PEREZ-MORENO BP, MORATALLA JJ, HERNANDEZ-CARRASQUILLA F, BUSCALIONIA, ORTEGA F, POYATO-ARIZA FI, RASSKIN-GUTMAN D & MARTINEZ-DELLOS X (1997) A nestling bird from the Lower Cretaceous of Spain: Implications for avian skull and neck evolution. Science 297, 1543-1546.
- SCHÖPF JW (1993) Microfossils of the Early Archaean Apex Chert: New evidence of the Antiquity of Life. Science 260, 604-646.
- SCHÖPF JW (1994) The early evolution of life: solution to Darwin's dilemma. Trends Ecol. Syst. 9, 375-377.
- SCHULTZE HP & TRUEB L (eds, 1991) Origins of the higher groups of Tetrapods. Ithaca and London.

- SEILACHER A (1992) Vendobionta als Alternative zu Vielzellern. Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 89, Erg. Bd. 1, 9-20.
- SIEWING R (Hg, 1985) Lehrbuch der Zoologie. Band 2 Systematik. Stuttgart.
- SIMPSON GG (1977) Pferde - die Geschichte der Pferdefamilie in der heutigen Zeit und in 60 Millionen Jahren ihrer Entwicklung. Hamburg.
- STEPHAN M (1994) Neuere Forschungen zur Lebewelt im Kambrium und Jung-Präkambrium - ein Überblick. Stud. Int. J. 1, 4-11.
- SUES HD (1986) The skull and dentition of two tritylodontid synapsids from the Lower Jurassic of western North America. Bull. Mus. Comp. Zool. 151, 217-268.
- THENIUS E (1979) Die Evolution der Säugetiere. Stuttgart.
- THENIUS E (1981) Versteinerte Urkunden. Berlin.
- WEBSTER DB, FAY RR & POPPER AN (eds) The evolutionary biology of hearing. New York.
- WEHNER R & GEHRING W (1995) Zoologie. Stuttgart.
- WELLNHOFER P (1989) Archaeopteryx. Spektr. Wiss. 9/1989, S. 78-92.
- WILLMANN R (1985) Die Art in Raum und Zeit. Hamburg.
- ZIEGLER B (1986) Der schwäbische Lindwurm. Funde aus der Urzeit. Stuttgart.

Deo 13.8-10 (Paleobotanika)

- ANDREWS HN, GENSEL PG & KASPER AE (1975) A new fossil plant of probable intermediate affinities (Trimerophyte-Progyrnospem). Can. J. Bot. 53, 1719-1728.
- ANDREWS HN, KASPER AE Jr, FORBES WH, GENSEL PG & CHALONER WG (1977) Early Devonian flora of the Trout Valley Formation of northern Maine. Rev. Palaeobot. Palynol. 23, 255-285.
- BATEMAN RM (1994) Evolutionary-developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: scenarios constructed on cladistic foundations. Biol. Rev. 69, 527-597.
- BATEMAN RM, DIMICHELE WA & WILLARD DA (1992) Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: an essay on paleobotanical phylogenetics. Ann. Miss. Bot. Gard. 79, 500-559.
- CRANE PR, FRIIS EM & PEDERSEN KR (1995) The origin and early diversification of angiosperms. Nature 374, 27-33.
- DORAN JB (1980) A new species of Psilophyton from the Lower Devonian of northern New Brunswick. Can. J. Bot. 58, 2241-2262.
- EDWARDS D (1970) Further observations on the Lower Devonian plant, *Gossinia breconensis* Heard. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 255, 225-243.
- EHRENDORFER F (1991) Evolution und Systematik. In: SITTE P, ZIEGLER H, EHRENDORFER F & BRESINSKY A (Hg) Strasburger. Lehrbuch der Botanik. Stuttgart.
- ENDRESS PK (1993) Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. Plant. Syst. Evol. 192, 79-97.
- FRANKENBERG JM & EGGERT DA (1969) Petrified Stigmaria from North America, I. Stigmaria ficoides, the underground portions of Lepidodendraceae. Palaeontographica B 128, 1-47.
- FRIIS EM, CHALONER WG & CRANE PR (eds, 1987) The origins of angiosperms and their biological consequences. Cambridge.
- GENSEL PG (1976) Renalia hueberi, a new plant from the Lower Devonian of Gaspe. Rev. Palaeobot. Palynol. 22, 19-37.
- JUNKER R (1996) Evolution früher Landpflanzen. Studium Integrale. Neuhäuser-Stuttgart.
- LI C-S (1982) Hsuea robusta, a new land plant from the Lower Devonian of Yunnan, China. Acta Phytotax. Sin. 20, 331-350.
- MARTIN W, GIERL A & SAEDLER H (1989) Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origin. Nature 339, 46-48.
- MEYER SV (1987) Fundamentals of Paleobotany. London.
- PHILLIPS TL & DIMICHELE WA (1992) Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in Late Carboniferous swamps of Euramerica. Ann. Miss. Bot. Gard. 79, 560-588.
- REMY W (1986) Neue Aspekte zu alten Problemen in der Paläobotanik. Argumenta Palaeobot. 7, 1-8.
- SCHEVEN J (1986) Karbonstudien. Neuhäuser-Stuttgart.
- SCHWEITZER HJ (1990) Pflanzen erobern das Land. Frankfurt/M.
- STEIN WE, WICHT DC & BECK CB (1984) Possible alternatives for the origin of Sphenopsida. Syst. Bot. 9, 102-118.
- STEWART WN & ROTHWELL GW (1993) Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge.
- TAYLOR DW & HICKEY LJ (1990) An Aptian plant with attached leaves and flowers: Implications for angiosperm origin. Science 247, 702-704.

- TAYLOR TN & TAYLOR EL (1993) The biology and evolution of fossil plants. Englewood Cliffs, New Jersey.
- ZIMMERMANN W (1965) Die Telomtheorie. Stuttgart.

Poglavlje 14

(Nastanak čovečanstva)

- ARSUAGA J-L, MARTINEZ I, GRACIA A, CARRETERO J-M & CARBONELLE (1993) Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362, 534-537.
- BEALS KL, SMITH CL, & DODD SM (1984) Brain size, cranial morphology, climate, and time machines. *Curr. Anthropol.* 25, 301-330.
- BEDNARIK RG (1992) Palaeoart and archaeological myths. *Cambridge Archaeol. J.* 2, 27-57.
- BEGUN DR (1997) An eurasian origin of the Hominidae. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 24, 73-74.
- BERMUDEZ DE CASTRO JM, ARSUAGA JL, CARBONELLE, ROSAS A, MARTINEZ I & MOSQUERA M (1997) A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible ancestor to Neanderthals and modern humans. *Science* 276, 1392-1395.
- BRANDT M (1993) Hirnevolution des Menschen aus paläoneurologischer Sicht. *Anthrop. Anz.* 51, 289-308.
- BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. *Studium Integrale*. Neuhausen-Stuttgart.
- BRANDT M (1996) Fußknochen eines frühen Hominiden - Hinweis auf aufrechten Gang? *Stud. Int. J.* 3, 23-25.
- BRANDT M (1996) Wie war »Lucy« Körperhaltung beim zweibeinigen Gehen? *Stud. Int. J.* 3, 25-27.
- BROWN FH, HARRIS J, LEAKEY R & WALKER A (1985) Early *Homo erectus* skeleton from West Lake Turkana, Kenya. *Nature* 316, 788-792.
- CANN R, STONEKING M & WILSON A (1987) Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325, 31-36.
- CAVALLI SFORZA LL (1997) Genes, peoples, and languages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 7719-7724.
- CAVALLI SFORZA LL, MENOZZI P & PIAZZA A (1994) The history and geography of human genes. Princeton.
- COPPENS Y & SENUT B (eds, 1991) Origine(s) de la bipédie chez les hominides. *Cah. Paleoanthrop., CRNS*, Paris.
- FLEAGLE JG (1988) Primate Adaptation and Evolution. San Diego.
- GIBBONS A (1998) Ancient Island tools suggest *Homo erectus* was a seafarer. *Science* 279, 1635-1637.
- GOREN-INBAR N (1986) A figurine from Acheulian site of Berekhat Ram. *Mt-tequfat ha-even* 19, 1-12.
- HARTWIG-SCHERER S (1989) *Ramapithecus* - Vorfahr des Menschen? Berlin.
- HARTWIG-SCHERER S (1991) Paläanthropologie und Archäologie des Paläolithikums. In: SCHERER S (Hg) Die Suche nach Eden. Neuhausen-Stuttgart, S. 55-110.
- HARTWIG-SCHERER S (1993) Body weight prediction in early fossil hominids: Towards a taxon-independent approach. *Am. J. Phys. Anthropol.* 92, 17-36.
- HARTWIG-SCHERER S (1994a) Body weight prediction in fossil *Homo*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 171, 267-279.
- HARTWIG-SCHERER S (1994b) Lebte »Lucy« mit Familie doch auf Bäumen? *Stud. Int. J.* 1, 11-14.
- HARTWIG-SCHERER S (1995a) Adam kam aus...? Neues zur Ausbreitungsgeschichte des Menschen. *Stud. Int. J.* 2, 26-28.
- HARTWIG-SCHERER S (1995b) »Lucys« Großeltern - die ersten Urmenschen? *Stud. Int. J.* 2, 58-64.
- HARTWIG-SCHERER S (1995c) Relative brain size, climate and the forgotten idea of Beals. In: BOWER JRF & SARTONO S (eds) Human Evolution in its Ecological Context: Vol. I, Evolution and Ecology of *Homo erectus*. Leiden: Pithecanthropus Centennial Foundation, S. 75-77.
- HARTWIG-SCHERER S (1996) Noch mehr Großeltern? Die Radiation der Australopithecinen. *Stud. Int. J.* 3, 67-72.
- HARTWIG-SCHERER S & MARTIN RD (1991) Was »Lucy« more human than her »child«? Observations on early hominid postcranial skeletons. *J. Hum. Evol.* 21, 439-449.
- HARTWIG-SCHERER S & MARTIN RD (1992) Allometry and prediction in hominoids: A solution to the problem of intervening variables. *Am. J. Phys. Anthropol.* 88, 37-57.
- HENKE W & ROTHE H (1994) Paläanthropologie. Heidelberg.
- HOLLOWAY RL (1985) The poor brain of *Homo sapiens neanderthalensis*: See what you please... In: DELSON E (ed) Ancestors: The hard evidence. New York, S. 319-324.
- HUBLIN J-J in: GIBBONS A (1997) A new face for human ancestors. *Science* 276, 1331-1333.

- JOHANSON DC & TAIEB M (1976) Pliocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia. *Nature* 260, 293-297.
- JOHANSON DC, MASAO FT, ECK GG, WHITE TD, WALTER RC, KIMBEL WH, ASFAW B, MANEGA P, NDESSOKIA P & SUWA G (1987) New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 327, 403-451.
- JOHANSON DC & SHREEVE J (1989) Lucy's child. The discovery of a human ancestor. New York.
- JONES S, MARTIN RD & PILBEAM D (1992) The Cambridge Encyclopedia of Human Evolution. Cambridge.
- KRINGS M, STONE A, SCHMITZ RW, KRAINITZKI H, STONEKING M & PAABO S (1997) Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell* 90, 19-30.
- LARICK R & CIOCHON RL (1996) The African emergence and early Asian dispersals of the genus *Homo*. *Am. Sci.* 84, 538-551.
- LEAKEY M, FEIBEL CS, MCÖUGALL I & WALKER A (1995) New four-million-year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376, 565-571.
- LEWIN R (1984) The dethroned ape. *Science* 226, 1182.
- LEWIN R (1992) Spuren der Menschwerdung. Heidelberg.
- LEWIN R (1995) Die Herkunft des Menschen - 200.000 Jahre Evolution. Heidelberg.
- LOVEJOY CO (1988) Evolution of human walking. *Sci. Am.* 259, 82-89.
- McHENRY HM (1997) *Australopithecus africanus*: out of step in the human parade? *J. Hum. Evol.* 32, A12.
- MONTAGU A (1976) Toolmaking, hunting, and the origin of language. In: HARNAD SR, STEKLIS HD & LANCESTER J (eds) Origins and evolution of language and speech. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 280, 745-757.
- OAKLEY KP (1981) Emergence of higher thought 3.0-0.2 Ma B.P. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 292, 205-211.
- PARSONS TJ, MUNIEC DS, SULLIVAN K, WOODYATT N, ALLISTON-GREINER R, WILSON MR, BERRY DL, HOLLAND KA, WEEDN VW, GILL P & HOLLAND MM (1997) A high observed substitution rate in the human mitochondrial DNA control region. *Nature Genet.* 15, 363-368.
- PENNY D, STEEL M, WADDELL PJ & HENDY MD (1995) Improved analyses of human mtDNA sequences support a recent African origin for *Homo sapiens*. *Mol. Biol. Evol.* 12, 863-882.
- RUPF CB (1993) Climatic adaptation and hominid evolution: The thermoregulatory imperative. *Evol. Anthropol.* 2, 53-60.
- STRINGER CB (1985) Middle Pleistocene hominid variability and the origin of late Pleistocene human. In: DELSON E (ed) Ancestors: The hard evidence. New York, S. 289-295.
- STRINGER CB (1991) Die Herkunft des anatomisch modernen Menschen. *Spektr. Wiss.* 2/1991, S. 112-120.
- STRINGER CB & GAMBLE C (1993) In search of the Neanderthals. Solving the puzzle of human origin. New York.
- STRINGER CB & McKIE R (1996) Afrika - Wiege der Menschheit. Die Entstehung, Entwicklung und Ausbreitung des *Homo sapiens*. München.
- SWISHER CC, CURTIS GH, JACOB T, GETTY AG, SUPRIJO A & WIDIASMORO (1994) Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia. *Science* 263, 1118-1121.
- TATTERSALL I (1997) Puzzle Menschwerdung: Auf der Spur der menschlichen Evolution. Heidelberg/Berlin.
- TATTERSALL I, DELSON E & VAN COUVERING J (1988) Encyclopedia of human evolution and prehistory. New York.
- THIEME H (1997) Lower Palaeolithic hunting spears from Germany. *Nature* 385, 807-810.
- THORNE AG & WOLPOFF MH (1992) Multiregionaler Ursprung der modernen Menschen. *Spektr. Wiss.* 6/1992, 72-79.
- TRINKAUS E (1981) Neanderthal limb proportions and cold adaptation. In: STRINGER CB (ed) Aspects of human evolution. London, S. 187-224.
- TURK I (ed, 1997) Mousterian bone flute and other finds from Divje Babe I site. Ljubljana, Slowenien.
- WADDLE D (1994) Matrix correlation tests support a single origin for modern humans. *Nature* 368, 452-455.
- WHITE TD, SUWA G & ASFAW B (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306-312.
- WHITE TD, SUWA G & ASFAW B (1995) Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 375, 88.
- WILSON AC & CANN RL (1992) Afrikanischer Ursprung des modernen Menschen. *Spektr. Wiss.* 6/1992, 72-79.
- WOOD BA (1992) Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature* 355, 783-790.
- WOLPOFF MH (1989) Multiregional evolution: The fossil alternative to Eden. In: MELLARS P & STRINGER C (eds)

The human Revolution. Behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans. Edinburgh, S. 62-108.

Poglavlje 15

(Biologija i pogledi na svet)

- ILLIES J (21980) Schöpfung oder Evolution? Ein Naturwissenschaftler zur Menschwerdung. Zürich.
- JUNKER R (21994) Leben durch Sterben? Schöpfung, Heilsgeschichte und Evolution. Studium Integrale. Neuhausen-Stuttgart.
- LOVELOCK JE (1991) Hearing Gaia: Practical medicine for the planet. New York.
- TEILHARD DE CHARDIN P (1972) Mein Glaube. Ötten, Freiburg.

Poglavlje 16

(Biološka informacija i duh)

- BECK F (1997) Erlaubt die Sicht des Physikers ein dualistisches Weltbild? Hirnphysiologie und Willensfreiheit. In: BÄUMER R, BENIRSCHKE JH & GUZ T (Hg) Im Ringen um die Wahrheit. Weilheim-Bierbrunn, S. 659-666.
- BECK F & ECCLES JC (1992) Quantum aspects of brain activity and the role of consciousness. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 11357.
- BECK HW (1997) Materie / Geist und Schöpfung: Ein posthumes Gespräch mit Hans Jonas. In: BÄUMER R, BENIRSCHKE JH & GUZ T (Hg) Im Ringen um die Wahrheit. Weilheim-Bierbrunn, S. 603-626.
- ECCLES JC (1994) Wie das Selbst sein Gehirn steuert. München.
- EDELMAN GM (1989) The remembered present: A biological theory of consciousness. New York.
- FLOREY E & BREIDBACH O (1993) Das Gehirn - Organ oder Seele? Zur Ideengeschichte der Neurobiologie. Berlin.
- GITT W (1989) Information - die dritte Grundgröße neben Materie und Energie. *Siemens-Zeitschrift* 63, 1-7.
- GITT W (1994) Am Anfang war die Information. Neuhausen.
- GITT W (1998) Ist Information eine Eigenschaft der Materie? Ethik & Sozialwissenschaften 9 (im Druck).
- KANDEL ER, SCHWARTZ JH & JESSELL TN (1991) Principles of neural science. New York.
- KÜPPERS BÖ (1986) Der Ursprung biologischer Information. München.
- LEWIS CS (1980) Wunder - unmöglich - möglich - wahrscheinlich? Basel.
- POPPER KR (1972) Objective knowledge: An evolutionary approach. Oxford.
- POPPER KR & ECCLES JC (1982) Das Ich und sein Gehirn. München.
- ROTH G (1998) Ist Willensfreiheit eine Illusion? *Biol. in uns. Zeit* 28, 6-15.
- SHANNON CE & WEAVER W (1949) The mathematical theory of communication. Urbana.
- STRAULI-EISENBEISS B (1997) Was denkt und fühlt - das Gehirn oder die Seele? *Museion* 2/1997, 1-15.
- YOCKEY H (1992) Information theory and molecular biology. Cambridge.
- Poglavlje 17**
(Život sa stanovišta stvaranja)
- ARBER W (1997) Spontanmutationen - Mechanismen der biologischen Evolution. *Naturwiss. Rundschau* 50, 1-9.
- BERTHOLD P, HELBIG AJ, MOHR G & QUERNER U (1992) Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature* 360, 668-670. (Kurzfassung: WELLER A (1995) Strategien und mikroevolutionäre Entwicklung des Zugverhaltens von Singvögeln. *Stud. Int. J.* 2, 12-15.)
- BRADSHAW Jr HD, WILBERT SM, OTTO KG & SCHEMSKE DW (1995) Genetic mapping of floral traits associated with reproductive isolation in monkeyflowers (*Mimulus*). *Nature* 376, 762-765. (Kurzfassung: KUTZELNIGG H (1996) Schnelle Artbildung bei der Gauklerblume (*Mimulus*) durch Variation von Blütenmerkmalen? *Stud. Int. J.* 3, 37-39.)
- CLEMENT P, HARRIS A & DAVIS J (1993) Finches & Sparrows. An identification guide. London.
- CODY ML & OVERTON JM (1996) Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *J. Ecol.* 84, 53-61. (Kurzfassung: KUTZELNIGG H (1997) Schnelle Evolution der Samenverbreitung bei Pflanzenpopulationen auf küstennahen Inseln. *Stud. Int. J.* 4, 39-40.)
- CREMO MA & THOMPSON RL (1994) Verbotene Archäologie. Essen.
- DE BEER G (1971) Homology, an unsolved problem. Oxford.
- DEMBSKI WA (1998) The design inference. Eliminating chance through small probabilities. Cambridge.
- ECK S (1988) Ist Otto Kleinschmidts Formenkreis-Konzept wieder aktuell? *Proc. Int. 100. DO-G Meeting, Current Topics Avian Biol.*, Bonn, S. 61-66.
- FEHRER J (1996) Conflicting character distribution within different data sets on cardueline finches: Artifact or history? *Mol. Biol. Evol.* 13, 7-20.

- FEHRER J (1997) Explosive Artbildung bei Buntbarschen der ostafrikanischen Seen. *Stud. Int. J.* 4, 51-55.
- GOULD SJ & ELDREDGE N (1993) Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366, 223-227.
- GRANT PR (1991) Aktuelle Selektion bei Darwinfinken. *Spektr. Wiss.* 12/1991, 64-72.
- GRASSHOFF M (1994) Konzepte der Morphologie und die Rekonstruktion der Stammesgeschichte. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) *Morphologie und Evolution*. Frankfurt/M, S. 201-220.
- JOHNSON MR (1988) Genesis, geology and catastrophism. A critique of creationist science and biblical literalism. Exeter.
- JUNKER R & WISKIN R (1996) Die ersten Gipfelstürmer. Neuhausen-Stuttgart.
- KNOLL AH, NIKLAS KJ, GENSEL PG & TIFFNEY BH (1984) Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. *Palaeobiology* 10, 34-47.
- KOONIN EV, MUSHEGIA AR, GALPERIN MY & WALKER DR (1997) Comparison of archaeal and bacterial genomes: Computer analysis of protein sequences predicts novel functions and suggests a chimeric origin for the Archaea. *Molecular Microbiology* 25, 619-637.
- Losos JB, WARHEIT KI & SCHOENER TW (1997) Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387, 70-73. (Kurzfassung: NEUHAUS K (1997) Schnelle Anpassung von Leguanen (*Anolis*) an neue Lebensräume. *Stud. Int. J.* 4, 81-83.)
- MAYNARD SMITH J (1997). In: CAMPBELL NA (ed) *Biologie*. Heidelberg.
- NORELL MA, CLARK JM, DASHZEVEG D, RHINCHEN B, CHIAPPE LM, DAVIDSON AR, MCKENNA MC, ALTANGEREL P, NOVACEK MJ (1994) A theropod dinosaur embryo and the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs. *Science* 266, 779-782.
- NORELL MA, CLARK JM, CHIAPPE LM & DASHZEVEG D (1995) A nesting dinosaur. *Nature* 378, 774-776.
- OLSON SL & FEDUCCIA A (1980) *Presbyornis* the origin of Anseriformes. *Smith. Contrib. Zool.* 323, 1-23.
- OSAWA S (1995) *Evolution of the genetic code*. Oxford.
- PORTMANN A (1976) Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. Basel.
- REMINE W (1993) *The Biotic Message*. St. Paul/Minn.
- REZNICK DN, SHAW FH, RODD FH & SHAW RG (1997) Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275, 1934-1937. (Kurzfassung: BRÜGGE-MANN U (1998) Beschleunigte Mikroevolution bei Guppys. *Stud. I. J.* 5, 38-39.)
- RIESEBERG LH, SINERVO B, LINDER CR, UNGERER MC & ARIAS DM (1996) Role of gene interactions in hybrid speciation: Evidence from ancient and experimental hybrids. *Science* 272, 741-745. (Kurzfassung: KUTZELNIGG H (1997) Schnelle Artbildung bei Sonnenblumen (*Helianthus*) durch Hybridisierung. *Stud. Int. J.* 4, 40-41.)
- ROMER AS (1968) *Vertebrate paleontology*. Chicago.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Hamburg.
- SCHERER S & HILSBURG T (1982) Hybridisierung und Verwandtschaftsgrade innerhalb der Anatidae: Eine evolutionstheoretische und systematische Betrachtung. *J. Ornithol.* 123, 357-380.
- SCHEVEN J (1988) *Megasukzessionen und Klimax im Tertiär*. Neuhausen-Stuttgart.
- SEEHAUSEN O, VAN ALPHEN JJM & WITTE F (1997) Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* 277, 1808-1811.
- VAVILOV N (1949/50) The law of homologous series in Variation. *Chronica botanica* 13, 36-94.
- WEINBERG JR, STRARCZAK VR & JÖRG D (1992) Evidence for rapid speciation following a founder event in the laboratory. *Evolution* 46, 1214-1220. (Kurzfassung: SCHERER S (1995) Schnelle Artbildung bei einem marinen Vielborster (Polychaeta). *Stud. Int. J.* 2, 42-43.)
- WEISHAMPEL DB (1995) Brooding with the best. *Nature* 378, 764-765.
- WISE DU (1998) Creationism's Geologie Time Scale. *Am. Sei.* 86, 160-173.
- YEO PF (1993) *Secondary Pollen Presentation. Form, Function and Evolution*. Wien.