

VESNA MILANKOV

Prirodno-matematički fakultet, Novi Sad

## RAZVOJ EVOLUCIONE MISLI

**Sažetak:** Teorija evolucije najvažnija je teorija u biologiji, jedinstvena u kombinaciji univerzalnih principa i primenljivosti. Poznata krilatica Teodosijusa Dobžanskog, jednog od vodećih evolucionih biologa XX veka, da „u biologiji ništa nema smisla osim onog u svetlu evolucije“ naglašava ključno mesto evolucije u modernoj biologiji. Primenom evolucionih principa i metoda se uspešno rešavaju mnogi praktični problemi, od onih u medicini (sinteza novih lekova, antibiotska otpornost), industriji (sinteza industrijskih enzima), poljoprivredi (selekcioni programi, otpornost na fungicide, pesticide i insekticide), do menadžmenta u zaštiti biodiverziteta i potencijala adaptacije bioloških entiteta na klimatske promene.

**Ključne reči:** Darwinova teorija evolucije, evolucionna ideja, Sintetička teorija evolucije

Evolucionna biologija je integrativna biološka nauka koja se bazira na evolucionim činjenicama (dokumentovanim i potvrđenim podacima) i na Sintetičkoj ili Modernoj teoriji evolucije. Može se reći da je teorija evolucije najvažnija teorija u biologiji, jedinstvena u kombinaciji univerzalnih principa i primenljivosti. U biologiji, nauci o živom svetu, razumevanje i objašnjenje bilo kog fenomena i strukture se bazira upravo na saznanjima evolucionne biologije. Danas evolucionna biologija ne samo da omogućava razumevanje nastanka i održavanja biološkog diverziteta i adaptacija životnih entiteta, već je i ključni deo u primenjenim naučnim disciplinama. Zaista, primenom evolucionih principa i metoda se uspešno rešavaju mnogi praktični problemi, od onih u medicini (sinteza novih lekova, antibiotska otpornost), industriji (sinteza industrijskih enzima), poljoprivredi (selekcioni programi, otpornost na fungicide, pesticide i insekticide), do menadžmenta u zaštiti biodiverziteta i potencijala adaptacije bioloških entiteta na klimatske promene. Evolucionna biologija je nauka intenzivnog razvoja kojom se svakodnevno stiču nove činjenice i saznanja o čudesnom bogatstvu živog sveta na Zemlji i biološkoj evoluciji koja traje više od 3,5 milijardi godina. Novim saznanjima otvaraju se nova pitanja i novi aspekti sagledavanja živog sveta. Iako danas još uvek nemamo odgovore na mnoga pitanja, a svakako nemamo konačne odgovore na neka pitanja koja čovek postavlja vekovima, niko relevantan u nauci ne poriče evoluciju kao činjenicu.

Evolucionna istraživanja su zastupljena u svim biološkim oblastima – od ekologije, paleontologije, sistematike, do molekularne biologije i razvojne biologije. Poznata

krilatica Teodosijusa Dobžanskog (1973), jednog od vodećih evolucionih biologa XX veka, da „u biologiji ništa nema smisla osim onog u svetlu evolucije“ naglašava ključno mesto evolucije u modernoj biologiji. Iako je moguće istraživati biološke fenomene sa ili bez određenog fonda evolucionih saznanja, takva istraživanja ne mogu da se porede i ostaju nepovezana, a često predstavljaju samo skupove informacija. Evolucionarna biologija objedinjuje sve oblasti biologije, međusobno ih prožimajući i povezujući. Integrativni metodološki pristup u evolucionoj biologiji se zasniva na povezivanju laboratorijskog, teorijskog i terenskog istraživanja, čime se sintetišu tradicionalno razdvojena istraživanja u molekularnoj genetici i prirodnjačkim (terenskim) disciplinama. Predmet proučavanja u evolucionoj biologiji je širok dijapazon bioloških entiteta, od organskih molekula do etoloških karaktera i fosilnih ostataka.

Evolucija (*evolution* – razvoj, razviće) se može definisati kao promena, promene u obliku i ponašanju organizama između generacija (Ridley, 2004). Tokom evolucije se mogu u odnosu na pretke modifikovati i menjati strukture od DNK sekvenci, morfoloških i anatomskih, fizioloških i dr. komponenata organizma, kao i bihevioralni karakteri potomaka. Kada govorimo o evolucionim promenama treba imati u vidu da promene koje ne predstavljaju međugeneracijske promene u populacionoj strukturi nisu evolucionarne promene. Takođe, razvojne promene jednog organizma se ne mogu smatrati evolucionim. Znači, samo promene, modifikacije, koje se detektuju na određenom nivou biološke organizacije (DNK, molekuli, ćelije...) populacija različitih generacija se smatraju evolucionim. Naglašavamo, evolucija jesu „promene između generacija“. Prenos genetičkih informacija sa predačke populacije na potomačku je esencijalan. One biološke promene koje se dešavaju u liniji formiranoj od niza predačko-potomačkih populacija se nazivaju evolucijom. Evolucija je stoga promena između generacija u liniji populacija. Dva su ključna pojma u razumevanju evolucije – promene između generacija (genetička komponenta i proces nasleđivanja) i populacija kao jedinica tih promena. Međutim, evolucionarne promene nisu usmerene ka određenom cilju, one nisu određene nekim programom.

Čarls Darwin je evoluciju definisao kao „potomstvo sa modifikacijama“, ističući da se evolucionarne promene dešavaju u liniji populacija koje vode poreklo jedna od druge. Evolucija se može definisati i kao „promena tokom vremena preko potomstva sa modifikacijama“ (Harrison, 2001, prema Ridley, 2004). Prirodna selekcija kao mehanizam evolucionih promena je tesno povezana sa adaptacijama, karakteristikama koje omogućavaju organizmu da opstane i da se reprodukuje u datim uslovima životne sredine. Prirodnom selekcijom se naime oblikuje i menja učestalost postojećih genetičkih varijanti i fenotipova u populaciji. Vremenom organizmi bivaju modifikovani, promenjeni usled kumulativnog efekta prirodne selekcije. Evolucija se zasniva na promeni genskog fonda jedne populacije u dimenziji vremena. Imperativ za evoluciju je postojanje genetičke varijabilnosti, sirovog materijala za evoluciju na koji deluje prirodna selekcija. Biološka evolucija se može definisati i kao „proces progresivnih promena<sup>1</sup> u genetič-

---

1 Biološki progres (Ayala, 1974) je „ostvarena usmerena promena bioloških sistema koja predstavlja neko poboljšanje“ (Tucić i Cvetković, 2000).

kim sistemima<sup>2</sup> koje su primarno zasnovane na izmenjenim interakcijama populacija i životnih sredina“ (Tucić i Cvetković, 2000).

Bogatstvo i diverzitet organskog sveta je rezultat evolucije. Stoga je od primarne važnosti razumeti zakonitosti i mehanizme evolucionih promena. Razumevanje porekla i mehanizama promena u organskom svetu je i ključ objašnjenju bioloških fenomena.

## RAZVOJ EVOLUCIONE TEORIJE (MILANKOV, 2007)

Ideje bliske evolucionoj teoriji su postojale još od vremena starih Grka, iako tadašnji koncept nije bio definisan kao “evolucija”. Istorija evolucionne ideje je usko povezana sa razvojem nauke, otkrićima i novim saznanjima. Podaci istraživanja iz četiri naučne discipline – istorija Zemlje, istorija života, mehanizama evolucije, i razviće i genetika – čine neophodne elemente za razumevanje evolucionne teorije.

Tok razvoja evolucionih misli i teorije evolucije se može podeliti na tri faze – period do XVIII veka, tokom XVIII i XIX veka, i XX vek. Svaku fazu karakterišu određena otkrića i saznanja iz istorije Zemlje i života, kao i mehanizama evolucije i/ili razvića i genetike (Sl. 1).

### PERIOD DO XVIII VEKA

Još u drevnoj Grčkoj su filozofi formulisali koncept porekla, tvrdeći da je pramaterija svega bila voda, vazduh ili vatra. Druga tadašnja opšta ideja je bila da sve potiče iz jednog vladajućeg principa. Tako je još Aristotel (384-322 p.n.e.)<sup>3</sup> smatrao da postoji stalna potreba prelaska materije iz nižeg stanja u više, do konačnog nestanka. Znači, još davno je sugerisana povezanost neživog i živog sveta.

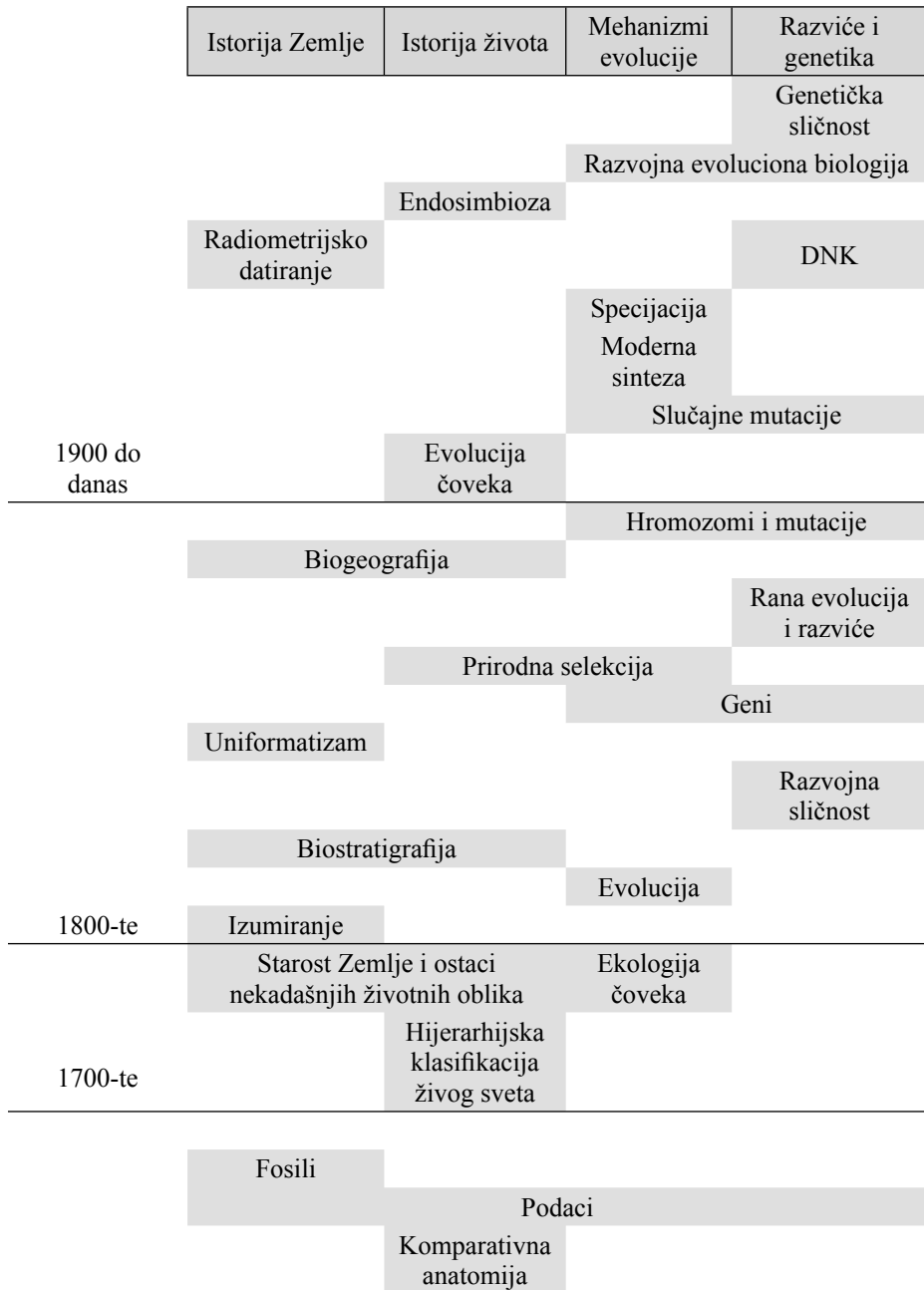
Tokom srednjeg veka ideja o evoluciji je bila u senci apsolutne dominacije hrišćanske teorije Specijalne kreacije. Ova ideja se bazira(la) na stanovištu da sva živa bića egzistiraju kao nepromenljive forme svojih predaka. Izneti stav je, naravno, bio u opoziciji konceptu evolucije. Srednjovekovni mislioci su tvrdili da se sva živa bića kompletno formiraju od neorganske materije. Tako bi crvi i larve nastajale od mesa koje se raspada, a žabe od sluzi. Teološki princip nastanka vrsta iz mrtvih formi je bio prisutan i kod srednjovekovnih filozofa. Ideja o spontanim generacijama je takođe bila karakteristika Srednjeg veka.

U periodu sa početka XVI veka, evropskim naučnicima su bili na raspolaganju samo anatomski podaci o čoveku i životinjama. Medicina se tada izučavala samo na nekoliko

---

2 Elementi genetičkog sistema (više u Tucić i Cvetković, 2000) su način razmnožavanja, prisustvo ili odsustvo genetičkog polimorfizma, odnos polova kod vrsta sa seksualnim načinom razmnožavanja, uzrasna struktura populacije, veličina populacije itd.

3 Aristotel je smatrao da svaka vrsta ima jedinstvenu formu i da se može klasifikovati na osnovu nekih ključnih karakteristika. Klasifikovao je živi svet u vidu lestvice sa mineralima i biljkama pri dnu, životinjama u sredini i čovekom na vrhu.



**Slika 1.** Najvažnija saznanja u ključnim oblastima za razvoj Evolucije (<http://evolution.berkeley.edu/evolibrary>).

Univerziteta, od kojih su najpoznatije bile škole medicine u Bolonji i Parizu. I na ovim Univerzitetima su profesori koristili literaturu rimskog fizičara Galena. Naime, Galen je filozofska saznanja Aristotela i drugih filozofa stare Grčke kombinovao sa sopstvenim podacima koje je sticao disekcijama organizama. Tako je Galen želeo da odgovori na pitanje kako telo funkcioniše. Međutim, nakon pada starog Rima, Galenovi spisi su preneti u Arabiju, gde su prevedeni i u velikoj meri izmenjeni dodatnim interpretacijama i komentarima. Tek početkom XII veka su Evropljani preveli Galenove spise sa arapskog, pri čemu je izgubljen onaj najvažniji deo njegovog opusa – eksperimentalni podaci i odsustvo pozivanja na autoritet. Početkom XVI veka, flamanski anatom Andreas Vezalijus (Andreas Vesalius, 1514-1564) na početku svoje karijere je bio pobornik “galenizma”. Kasnije je svoj rad na Univerzitetu u Padovi bazirao na disekcijama organa, pri čemu je otkrivao anatomske detalje. Njegovi crteži anatomske struktura su bili od velikog značaja u razvoju anatomije.

Početkom XVII veka se proučavanje života definitivno promenilo. Nakon vekova verovanja u autoritete, evropski prirodnjaci su počeli novo poglavlje naučnih otkrića, bilo organima ljudskog tela ili saznanjima o funkcionisanju poznatih organa i sistema. Na primer, engleski lekar Vilijem Harvi (William Harvey, 1578-1657) je opovrgao tadašnje verovanje o funkciji krvi i u svom kapitalnom delu *An anatomical study of the motion of the heart and of the blood in animals* (1628) objasnio cirkulaciju krvi u zatvorenom sistemu pomoću srca kao snažne pumpe. Njegove publikacije (druga publikacija je bila *Essays on the generation of animals*) su bile osnova moderne embriologiji.

Nove strukture biljnih i životinjskih organizama su otkrivane i opisivane od strane novih generacija prirodnjaka zahvaljujući otkriću mikroskopa i novog svetlosnog sistema od strane engleskog pronalazača Roberta Huka (Robert Hooke, 1635-1703). Hukova knjiga *Micrographia* (1665), sa obiljem detalja mikrostruktura insekata, sundera, foraminifera i dr., je bila jedna od važnih odrednica u istoriji biologije. Precizan opis građe biljne ćelije (prvi je upotrebio reč ćelija, *cell*) i prva proučavanja fosila pomoću mikroskopa su neki od najvažnijih Hukovih doprinosa. Više od dva veka pre Darvina je Huk ukazao da fosilni podaci dokumentuju promene organizama na Zemlji, a da vrste i nastaju i iščezavaju tokom istorije života na Zemlji. Ovi problemi u vezi fosilnih podataka i verovatna izumiranja su dalje uticala na promenu u naučnim tokovima saznanja, od Edvarda Lojda (Edward Lwyd) i Džona Reja (John Ray) do Žan-Baptist Lamarka (Jean-Baptiste Lamarck) i Žorža Kivijea (Georges Cuvier).

Zasnovana na prethodnim otkrićima, karakteristika nove generacije biologa je bila shvatanje životnih formi u vidu mašine i implementacija nekih naučnih metoda iz fizike u saznavanje funkcionisanja života. Ovaj mehanički pristup životu se razvijao u atmosferi teološkog poimanja sveta. Naime, tada su biolozi bili istovremeno i teolozi, jer su verovali da je Bog kreirao celokupni svet, a da samo neke njegove delove mogu razumeti ljudi, kao racionalna bića. Tako su pitanja o strukturi i funkciji organa živih organizama bila i dalje u sferi religije.

Ključnom tačkom u razvoju paleontologije se smatra 1666. god., kada su ostaci ogromne ajkule, pronađene u Italiji, poslali Nikolasu Stenu (Nicholas Stensen ili Steno, 1638-1686), danskom anatomu. Tokom disekcije je Steno uočio neverovatnu sličnost između zuba ajkule i otisaka u stenama u obliku trougla, koji su bili poznati još u drev-

noj Grčkoj. Nasuprot tadašnjem mišljenju da su otisci u stenama bili samo neobični geometrijski oblici stvoreni prirodom ili da su pali sa neba, Steno je na zaprepašćenje tadašnje naučne javnosti tvrdio da su otisci u stvari ostaci ajkule koja je davno živela. Pošto su prirodnjaci verovali da se postojeća materija sastoji od različitih kombinacija sićušnih korpuskula (danas ih zovemo molekulima), Steno je smatrao da su korpuskule zuba ajkule bile postepeno zamenjene korpuskulama minerala. U ovom gradualnom procesu zubi su zadržali svoj opšti oblik. Sledeće pitanje koje je neminovno postavljeno je bilo kako su fosili dospeli u unutrašnjost stena. Nakon detaljnog proučavanja stena u Italiji, Steno je zaključio da su sve stene i minerali prvobitno bili u tečnom stanju, a da su potom postepeno prelazili iz okeana i formirali horizontalne slojeve. Stari slojevi su vremenom bivali prekriveni mlađim, a tokom samog procesa formiranja stena su ostaci životinja bivali fiksirani, a kasnije i pretvarani u fosile. Ovi horizontalni slojevi su u korelaciji sa vremenom nastanka, te se najstariji nalaze pri dnu, a najmlađi u vršnim delovima stena (ukoliko neki kasniji procesi nisu poremetili redosled). Ovakav redosled horizontalnih slojeva je poznat u vidu Stenovog zakona superpozicije, njegovog najpoznatijeg doprinosa geologiji. Osim Stena i drugi naučnici i mislioci (npr. Leonardo da Vinči i Robert Huk) su smatrali da fosili predstavljaju nekadašnje ostatke živih organizama. Doprinos Stena je bio u saznanju da se stene formiraju sporo, kao i da su fosili tragovi života iz različitih perioda istorije Zemlje. Upravo su ove tvrdnje bile osnova za razvoj paleontologije i geologije. Fosili su tako postali ključni dokaz nastanka i razvoja života na Zemlji koji traje oko četiri milijarde godina.

## EVOLUCIONA TEORIJA U XVIII I XIX VEKU

Nemački filozof Imanuel Kant (1724-1804) je bio na određen način preteča Darwinu i njegovom razmišljanju o životu. Naime, Kantov koncept porekla je bio blizak savremenom. Na osnovu sličnosti između organizama koje je uočio, Kant je pretpostavio da bi svi organizmi mogli da vode poreklo od jednog pretka.

Uporedo sa razvojem filozofske komponente evolucione teorije, razvijao se i biološki koncept evolucije. Švedski prirodnjak Karl Line (Carolus ili Carl Linné, 1707-1778) je rodonačelnik moderne taksonomije. Kao i drugi prirodnjaci iz perioda Renesanse, i Line je težio ka razumevanju plana i organizacije živog sveta. Iako su uveliko organizmi na osnovu sličnosti bili svrstani u određene grupe (lav, tigar i leopard su bili svrstani u rod „velikih mačaka“), klasifikacija organizama u šire kategorije je predstavljala veliki problem. Line je verovao u hrišćansku doktrinu Specijalne kreacije, tako da je smatrao da su vrste nepromenljive i fiksirane od strane Stvaraoca. Iako je eksperimentima hibridizacije biljaka dobijao nove vrste, Line je i dalje smatrao da je biljna hibridizacija samo deo božjeg plana. Nasuprot svom verovanju, Lineov ogroman doprinos je bio u hijerarhijskoj klasifikaciji živog sveta. Smatrajući da je moguće formirati veštački sistem, Line je 1735. god. publikovao svoje, sada čuveno, prvo izdanje *Systema Naturae*. U ovoj publikaciji je Line identifikovao sve vrste koje je tada poznavao prateći standardnu numenklaturu. Tada stvorena binominalna nomenklatura (prva reč je ime roda, a druga reč ime vrste) je zadržana kao ključna odrednica moderne taksonomije. Pored

svog izuzetnog doprinosa u identifikaciji živog sveta, Line je išao korak napred. Naime, on je potom grupisao rodove u višu hijerarhijsku grupu – familije, koje je klasifikovao u veće grupe – redove, a redove u carstva. Lineova hijerarhijska klasifikacija je bila važna sa više aspekata. Čovek je imenovan kao *Homo sapiens* i svrstan u rod *Homo*, zajedno sa orangutanom i šimpanzom. Rod *Homo* je svrstan u familiju Hominidae i red Primata. Tako je čovek, iako smatran specijalnom kreacijom Boga, klasifikovan u sistem drugih živih bića. Lineov princip klasifikacije živog sveta (primenio ga je i na neživi svet) je postao standard u organizaciji biološkog diverziteta.

Velik doprinos proučavanju organskog sveta je dao Žorž Luis Leklerk Bifon (Georges-Louis Leclerc Comte de Buffon, 1707-1788). Tokom XVII veka je i dalje vladalo verovanje da je svet star nekoliko hiljada godina i da su vrste stvarane zasebno i potom organizovane u nepromenljivu hijerarhiju, sa pozicijom čoveka na vrhu. Sa ciljem prezentovanja svega poznatog u svetu prirode, Bifon je radio na svom kapitalnom projektu – enciklopediji *Histoire Naturelle* (publikovao je 36 od 50 planiranih volumena). U interpretaciji sveta, Bifon je pokušao da objasni njenu istoriju, nastanak i razvoj. Za razliku od vladajuće crkvene doktrine, Bifon je koristio nova saznanja Isaka Njutna iz fizike da bi objasnio nastanak Zemlje. Sugerisao je da je Zemlja, kao i ostale planete Sunčevog sistema, nastala nakon odvajanja delova Sunca usled udara kometa. U početku je Zemlja bila žitka, vrela masa koja se postepeno hladila sve do transformacije stena u zemlju i formiranja oblaka koji su padavinama obrazovali okeane. Ovaj proces je prema Bifonu trajao oko 70 000 godina. Osim toga, Bifon je tvrdio da život, baš kao i Zemlja ima svoju istoriju. Smatrao je da je život nastao spontano u određenim okolnostima, u toplom okeanu, od neorganske materije tokom rane istorije Zemlje. Vremenom, hlađenjem Zemlje su velike životinje migrirale u tropske predele (objašnjenje za pronađene fosile slonova u Sibiru i Severnoj Americi). Prema Bifonu je život već bio izdelfen u brojne različite tipove – „interne kalupe“ - koji su organizovali organske partikule, sastavne elemente jedinki. Tokom migracija se život menjao jer dolaskom vrsta u nove sredine, fond organskih partikula kojima se formiraju nove individue se takođe promenio i izmenjene partikule su mogle promeniti i „kalup vrste“. Tako je Bifon predložio neku vrstu proto-evolucije. Iako vizionarska, Bifonova ideja se zasnivala na nedovoljnom broju podataka tadašnjeg vremena. Iako njegove postavke o biološkim promenama nisu bile bazirane na koherentnom mehanizmu, ipak su činile prethodnicu kasnijim velikim otkrićima: Kivijerovom otkriću izumiranja, Lajelovim geološkim otkrićima i Darvinovoj teoriji evolucije.

U istoriji biologije značajno mesto ima i Tomas Maltus (Thomas Malthus, 1766-1834), iako je sebe smatrao političkim ekonomistom. Njegov najpoznatiji rad, publikovan 1798. god. (*An essay of principle of population as it affects the future improvement of society*) je u velikoj meri uticao na razmišljanje biologa. U radu je Maltus predvideo da će ljudska populacija u svom razvoju dostići kritičnu tačku za svoju egzistenciju. Pošto ljudska populacija raste geometrijskom progresijom (ne faktorom 3, 4, 5 itd., već faktorima 4, 8, 16 itd.), Maltus je predvideo da u jednom momentu resursi neće biti dovoljni za opstanak svih ljudi. Problem bi nastao jer resursi hrane mogu da se povećavaju aritmetički (3, 4, 5...), a ljudska populacija raste geometrijskom progresijom. Smatrao je da bolesti kao što su kolera, ubistva dece, siromaštvo i sklapanje braka u

srednjem životnom dobu samo delom smanjuju rapidan rast ljudske populacije. Takođe je Maltus tvrdio da populacioni rast poništava svaki dodatni napor u poboljšanju egzistencije siromašnih ljudi. Naime, dodatna finansijska sredstva će samo dodatno inicirati siromašne ljude da stvaraju veće porodice, a samim tim i povećati siromaštvo. Značaj Maltusovog rada je bio u pomeranju fokusa posmatranja sa jedinke na populaciju. Na taj način je populaciono mišljenje bazirano na zakonitostima koje utiču na pojedinačne jedinke primenjeno i na ljudsku populaciju. Tako su isti principi koje su ekolozi koristili u proučavanju populacija biljaka i životinja primenjeni i na ljude. Nadalje, Maltus je smatrao da isti mehanizmi koji utiču na fertilitet i mortalitet u ljudskoj populaciji utiču i na populacije ostalih živih organizama. Upravo je Darwin Maltusovu ideju o limitiranosti rasta populacija usled ograničenosti resursa hrane primenio u svojoj teoriji evolucije. Preciznije rečeno, Maltusova teorija populacionog rasta je i inspirisala Darvina u formulisanju ideje mehanizma prirodne selekcije.

Do XVIII veka, kao što nam je poznato, fosili su definitivno prihvaćeni kao deo živog sveta kao ostaci ili tragovi životinja i biljaka koji su egzistirali nekada u prošlosti. Na iznenađenje tadašnjih prirodnjaka ostaci slonova su nalaženi u Italiji i drugim delovima gde danas oni definitivno nisu prisutni. Krajem XVII veka su francuski biolozi izložili svoju, u ondašnje vreme, veoma čudnu i smelu hipotezu – neke vrste su iščezle sa Zemlje.

Vodeći anatom, Žorž Kivije (Georges Cuvier, 1769-1832) je pružio izuzetan doprinos u proučavanju i razumevanju fosilnih podataka. Vrsnom anatomu i mali deo kosti ekstremiteta je bio dovoljan u rekonstrukciji kompletnog skeleta do tada nepoznate vrste. Kao što smo već istakli i ranije, mali broj biologa (npr. Bifon) je smatrao da vrste mogu izumreti, ali je i dalje najveći broj prirodnjaka verovao u nepromenljivost prirode i plan kreatora. Kivije je proučavao fosile slonova pronađenih u blizini Pariza. On je utvrdio da se kosti nekadašnjih jedinki značajno razlikuju od recentnih oblika koji žive u Africi i Indiji, kao i da se razlikuju fosili pronađeni u Francuskoj i Sibiru. Na osnovu utvrđenih razlika je Kivije tvrdio da su fosilni oblici bili pripadnici različitih vrsta koje su izumrle. Kasnije je proučavajući fosilne ostatke drugih velikih životinja došao do zaključka da su se tokom istorije Zemlje periodično dešavale promene koje su uzrokovale nestanak velikog broja vrsta. Tada je Kivije uveo u nauku fenomen izumiranja. Iščežavanje je kasnije Darwin iskoristio u objašnjenju nestanka vrsta koje nisu bile adaptirane na promenljive uslove sredine ili su, pak, izumrle usled kompeticije sa drugim vrstama. Ipak, Darwin nije sve Kivijeove ideje izumiranja prihvatio. Baš kao i Čarls Lajel (videti kasnije) i Darwin nije verovao u katastrofična izumiranja, već je smatrao da vrste izumiru postepeno, kao što se i nove vrste stvaraju gradualno.

I zaista, danas se smatra da je verovatno 99% vrsta od svih koje su ikada postojale izumrlo, a da je velika većina iščezla na način koji je Darwin tvrdio kao jedini. U paleontologiji je postepeno izumiranje vrste definisano kao pozadinsko izumiranje (*background extinctions*). Međutim, sada znamo i da su tokom istorije Zemlje i života dešavala katastrofična iščežavanja ili masovna izumiranja, koja je prvobitno definisao Kivije, najmanje pet puta.

U XVIII veku su neki prirodnjaci smatrali da se vrste vremenom menjaju i transformišu u nove vrste. Bifon i drugi biolozi su ukazivali da život verovatno nije fiksiran



kreacijom. Kraj XVIII veka i početak XIX je značajan zbog definisanja prvog celovitog koncepta evolucije. U pitanju je bio francuski biolog Žan Baptist Lamarck (Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck, 1744-1829). Iako je svoju karijeru naučnika započeo kao botaničar, kasnije je radeći u Nacionalnom prirodnjačkom muzeju u Parizu postao stručnjak za invertebrate. Naučni opus je bazirao na klasifikaciji crva, pauka, mekušaca i drugih beskičmenjaka. Lamarck je bio zapanjen sličnošću koju je uočio kod mnogih životinja, kao i velikom broju fosila koji su krajem XVII veka bili otkriveni. Ovi podaci su za Lamarcka bili dokaz da život nije nepromenljiv<sup>4</sup>. Lamarck je došao do zaključka da u promenljivoj sredini i organizmi moraju da menjaju svoje ponašanje kako bi preživeli. Ukoliko bi jedinka koristila jedan organ više nego što je isti u prošlosti bio korišćen, organ će se povećati tokom ontogenije. Na primer, ukoliko žirafa isteže svoj vrat da bi dohvatila lišće na granama drveća, tada će ga „nervni fluid“ produžiti ulaskom u vrat. Potomstvo ovakve jedinke će naslediti duži vrat, koji će se u sledećim generacijama i dalje produžavati<sup>5</sup>. Prestankom upotrebe nekog organa, isti će se smanjivati. Ovaj tip evolucije je bio samo jedan od dva mehanizma koje je Lamarck predložio. Takođe je smatrao da ako se organizmi adaptiraju na svoje okruženje, priroda će neizostavno voditi ka povećanju kompleksnosti živih formi. Kao i Bifon, i Lamarck je verovao da je život započeo spontanitim generacijama. Osim toga, smatrao je da primitivni oblici tokom istorije života nestaju, a da su mikroorganizmi „nova deca u boksu“. Dva su osnovna principa u Lamarkovoj teoriji. Prvi je princip promenljivosti organa pod uticajem spoljašnje sredine, a drugi je princip nasleđivanja ovako stečenih osobina. Problem u prihvatanju Lamarkovog koncepta je bio što je tada većina naučnika (i biologa) imala teološko viđenje života. Lamarck je tvrdio da su recentne životne forme proizvod prirodnih procesa, a ne stvorene natprirodnim intervencijama ili prema dizajnu Boga. Iako je Lamarck odbačen od naučne javnosti umro u siromaštvu, njegova ideja evolucije nije nestala. Kao značajna ličnost je ostao u istoriji biologije upravo zbog prve ideje o evolucionim promenama.

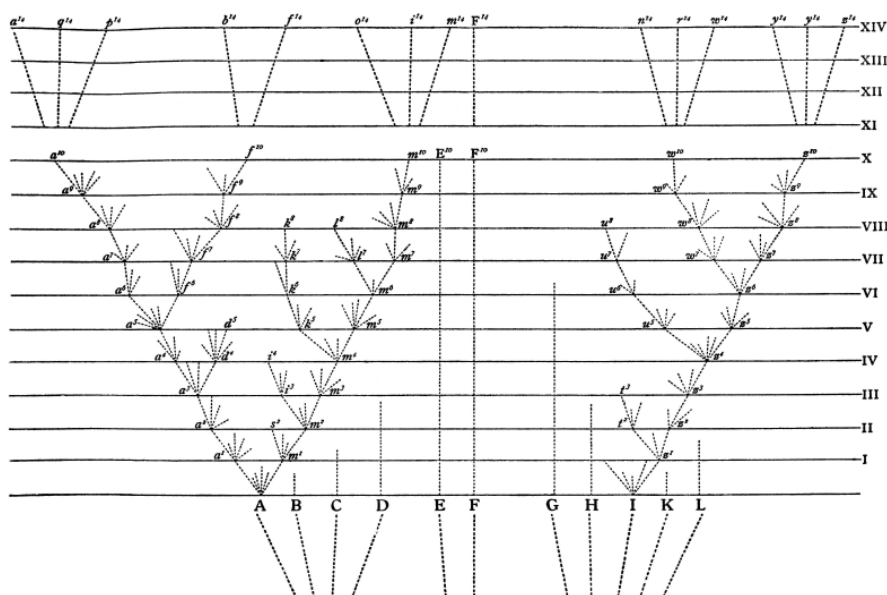
Sredinom XVIII veka naučnici su u pronalaženju odgovora o nastanku života počeli da koriste mikroskop. Posmatrajući embrione su otkrivene mnoge, do tada, nepoznate strukture. Tako je zapaženo da pile i riba imaju veoma slične embrionalne strukture kao što je razviće iz samo jedne ćelije u jedno telo nalik tubi. Tada su prvenstveno nemački prirodnjaci smatrali da je uočena sličnost pokazatelj da je život formiran u vidu serija od jednostavnih oblika do samog čoveka i da embrion čoveka prolazeći kroz date serije rekapitulira razvoj života. Tako, mi počinjemo život u formi crva, potom ribe, gmizavaca itd. Zbog toga su neki biolozi tvrdili da je rekapitulacija dokaz da se život menjao tokom svoje istorije ka sve višim formama. Ipak, estonski embriolog Karl Ernest von Ber (Karl Ernst von Baer, 1792-1876) je već tada ukazao na neopravdanost hipoteze o rekapitulaciji. On je uočio da svi kičmenjaci u ranoj fazi razvića imaju neke zajedničke anatomske karakteristike koje nisu prisutne kod beskičmenjaka kao što su insekti ili crvi. Znači, barem za kičmenjake je rekapitulacija morala biti odbačena. Takođe, tokom

---

4 Najznačajnije Lamarkovo delo je bilo *Philosophie Zoologique*, publikovano 1809. god.

5 Nasleđivanje stečenih karaktera se danas pogrešno tumači kao Lamarkovo nasleđivanje. Ovu ideju je davno imao grčki filozof Platon.

razvoja embriona čoveka se nikada ne formiraju krila ili kopito, već, naprotiv, u početku svi (čovek, ptice, konji) imaju embrionalni pupoljak ekstremiteta od kog potom nastaju i divergiraju ekstremiteti adulta kičmenjaka. Ber nije bio pristalica Darwinove teorije evolucije, već je smatrao da vrste nasleđuju svoj razvojni program od svojih predaka i zbog toga dve srodne vrste imaju sličan embrion. Tokom vremena, kako je smatrao, kako linije divergiraju, prirodna selekcija modifikuje njihove embrione u različite forme, ali neki rudimentirani delovi ostaju. Zbog toga postoje određene sličnosti između ranog stadijuma embriona čoveka i embriona ribe. Kao što ćemo videti kasnije, Darwin se nije slagao da život nastaje i da se razvija u vidu linearnih serija od nižih ka višim oblicima. Umesto toga, Darwin je posmatrao život kao razgranato drvo (grane ukazuju na pojavu nove vrste) (Sl. 2).



**Slika 2.** Darwinov princip filogenetskog grananja i divergencije vrsta (Darwin, 1948).

Otkrića i nova saznanja u geologiji su imala velik uticaj na razvoj evolucione teorije. Nakon Stenovog otkrića fenomena horizontalne superpozicije i dalje je bilo teško rekonstruisati poredak slojeva u postojećim stenama. Radom britanskog istraživača Viliijema Smita (William Smith, 1769-1839) otvoreno je novo poglavlje u geologiji. Radeći na istraživanju kanala u Engleskoj, Smit je bio u prilici da svoje veliko znanje o stenama primeni u praksi. Naime, istražujući terene koji bi bili pogodni za izgradnju kanala, Smit je uočio da se pronađeni fosili u sekcijama sedimentnih stena uvek nalaze u određenom redosledu od dna ka vrhu sekcije. On je otkrio isti raspored sekvenci fosila u stratumima stena, tako da je svaki tip fosilnih životinja egzistirao u određenom rasponu vremena. Ovakvu pravilnost u pojavi fosila je Smit zapazio i u drugim stratumima stena širom Enlgeske. Na osnovu uočene pravilnosti je Smit definisao „princip

sukcesije faune“. Princip definiše fenomen stratuma sedimentnih stena da sadrže fosile u određenom redosledu. Zbog toga je moguće porediti stratume stena koje se nalaze bilo gde u svetu. Iako nije bio prvi koji je crtao geološke mape, Smit je prvi u tome koristio fosilne podatke za lociranje stena u njihovom stratigrafskom redosledu, a koje nije bilo obavezno korelisano sa kompozicijom istih. Pre Smita su geolozi u izrađivanju mapa koristili sastav stena kao indikator njihove pozicije u stratigrafskoj koloni. Osim što je kreirao prvu kompletnu geološku mapu Engleske i Velsa, Smit je bio i prvi koji je koristio fosilne podatke u stratigrafiji. Tako je nastala posebna disciplina – biostratigrafija. Nadalje, na osnovu mapa je Smit podelio istoriju života u serije, od Kambrijuma sa jednostavnim i pomalo bizarnim invertebratama, do dinosaurusu iz doba Jure i do sisara, predstavnika recentnog perioda. Život u svakoj fazi istorije Zemlje karakteriše jedinstven skup vrsta. Ipak, tada su postojala različita tumačenja za sukcesiju faune. Na primer, vodeći geolog krajem XVIII veka, Adam Sedžvik<sup>6</sup> (Adam Sedgwick, 1785-1873) je tvrdio da Bog na neki način donosi nove forme života na početku svakog geološkog perioda. Vodeći engleski anatom, Ričard Oven (Richard Owen, 1804-1892) je pak smatrao da Bog vremenom kreira nove vrste modifikujući neku osnovnu anatomsku ideju ili „arhetip“. Konačno je Darwin prepoznao fosilne podatke kao dokaz evolucije i izumiranja životnih oblika, kao i prirodnu selekciju i druge prirodne faktore koji vremenom menjaju vrste.

Sintetišući rezultate francuskih i nemačkih anatoma, Ričard Oven je formulisao i jedan od mnogih pojmova - *homologiju* - danas veoma zastupljen u evolucionoj biologiji i anatomiji. Oven je definisao homologiju kao „isti organ u različitim varijacijama i funkcijama prisutan kod različitih životinja“. Strukture kao što su krila slepog miša, peraja foke, noge mačke i čoveka su školski primer homolognih organa – sa istim planom struktura, sa identičnom ili sličnom organizacijom kostiju i mišića. Zasnivajući na homologiji, Oven je izložio svoj stav da postoji zajednički strukturni plan svih vertebrata, kao i svake klase kičmenjaka. Ovaj plan je nazvao „arhetipom“, koji nije predstavljao zajedničkog pretka već ideju i plan kreatora.

Zahvaljujući pionirskom radu Viliijema Smita, geolozi su početkom XIX veka mogli da organizuju formacije stena u istoriju Zemlje. Tada je već bilo jasno da su se tokom istorije postojanja Zemlje dešavale razne katastrofične promene koje su uzrokovale dramatične promene, kao što je nastanak planina i izumiranje i nestanak velikog broja vrsta. Bilo je poznato da su tropske biljke nekada davno (u doba Karbona) živele u severnoj Evropi. Znači, utvrđeno je da se istorija Zemlje ne poklapa sa Biblijskim verovanjima. I ranije su neki prirodnjaci (npr. Bifon) na osnovu geoloških otkrića smatrali da je Zemlja na samom početku svog postojanja bila jedna žitka, vrela lopta koja se vremenom hladila, a da je period hlađenja bivao prekidan nekim naglim i snažnim događajima kojima su se formirale planine i nastajale vulkanske erupcije. Sam fenomen „katastrofizma“ se vezuje za britanskog geologa Čarlsa Lajela (Charles Lyell, 1797-

---

6 Na osnovu jedinstvenih fosilnih ostataka koje je pronašao u stenama u Devonširu (Devonshire), Engleska, Sedžvik je predložio novi geološki period – Devon. Sedžvik i geolog Roderik Marčison (Roderick Impey Murchison) na osnovu detektovanih brojnih različitih tipova trilobita, brahiopoda i dr. u stenama u Velsu su definisali geološke periode Silur (po starom Keltskom plemenu Silures) i Kambrijum (Cambria je latinsko ime za Vels).

1875). Početkom XIX veka se katastrofizam povezivao sa Biblijom i verovanjem da je poslednji takav događaj bio potop i spasavanje živog sveta u Nojevoj barci. Lajel je nasuprot tadašnjem verovanju bazirao svoje nezavisne stavove na naučnim podacima. Ideju škotskog geologa Džejmisa Hjutona (James Hutton, 1726-1797), staru 40 godina, je Lajel prihvatio i dalje razradio. Naime, Hjuton je smatrao da se Zemlja menja ne katastrofičnim događajima, već izuzetno sporim promenama, a da se mnoge od njih mogu i danas zapaziti. Na primer, kiše erodiraju planine, a lavama se formiraju nove. Sedimenti stena se formiraju u vidu slojeva, od kojih neki mogu biti preplavljeni morima, naknadno ponovo biti izdignuti iznad nivoa mora i ponovo izloženi eroziji. Ove promene su skoro nevidljive, male i spore, ali vremenom uzrokuju velike promene. Hjuton je takođe smatrao da bi zbog ovih sporih promena Zemlja morala biti stara i da je prolazila kroz regularne cikluse destrukcije i ponovnog stvaranja. Lajel je na svojim brojnim putovanjima širom Evrope pronalazio dokaze postepenih promena u prošlosti, istih onih koje se dešavaju i danas. Podaci o transgresiji i regresiji mora, gigantski vulkani locirani na još starijim stenama i procesi kao što su zemljotresi i erupcije vulkana su ukazivali da su bili dovoljno snažni da stvore planinske masive. Takođe, Lajel je utvrdio da doline i nizije nisu nastale usled velikih poplava, već su rezultat sporih delovanja vetra i vode. Lajelovi stavovi u geologiji su poznati kao „uniformizam“ jer je sam geolog naglašavao da su procesi kojima se menja Zemlja uniformni tokom njene istorije. Kao i Hjuton, i Lajel je istoriju Zemlje video kao izuzetno dugu i usmerenu, direkcionu. Lajelova otkrića i stavovi su imali snažan i može se reći presudan uticaj na Darvina. Naime, pod uticajem Lajela je Darwin evoluciju posmatrao kao jedan vid biološkog uniformizma, jer se veoma spore i neprimetne promene dešavaju iz generacije u generaciju. Danas znamo za mehanizam promena na Zemlji (tektonske ploče) za koji Lajel nije znao, kao i da neki faktori koji su bili odgovorni za promene na Zemlji u određenim periodima njene istorije danas nisu prisutni, i obratno (npr. tektonske ploče nisu postojale prve 2 milijarde godina postojanja Zemlje).

Tokom XIX veka je nasleđivanje bilo za naučnike prava enigma. Objašnjenje za pojavu varijabilnosti i naslednosti je bilo od esencijalne važnosti jer je varijabilnost sirov materijal za delovanje prirodne selekcije, a kontinuitet održavanja varijacija postoji i omogućava da prirodna selekcija ima dugoročni efekat. Darwin je, recimo, smatrao da svaka ćelija u životinjskom organizmu sadrži sićušne partikule koje dospevaju do seksualnih organa gde se kombinuju sa jajnom ćelijom ili spermatozoidom. Ovaj proces je poznat kao teorija „pangeneze“. Međutim, na žalost, Darwin nije bio upoznat sa pionirskim radom Gregora Mendela (Gregor Mendel, 1822-1884). Mendel je kao sveštenik u manastiru u Češkoj istraživao proces nasleđivanja. Zahvaljujući odličnom poznavanju matematike, pažljivo dizajniranom eksperimentu i analizi podataka, Mendel je polovinom XIX veka kreirao eksperiment sa graškom. Mendel je želeo da odgovori na pitanje koji su to mehanizmi odgovorni za održavanje varijacija i različitosti, kao i za stvaranje novih kombinacija. Tokom svog opita, Mendel je izvršio selekciju 22 različita varijeteta graška koje je potom ukrstio, pri čemu je pratio sedam različitih karakteristika, kao što je npr. tekstura ploda. Na kraju je uočio da kada se ukrste biljke sa glatkim i naboranim zrnom se u sledećoj generaciji stvaraju jedinke koje imaju samo glatke plodove. Potom, kada je ukrstio ove hibridne jedinke u F<sub>2</sub> generaciji je dobio ¼ potomstva sa naboranim

znom. Mendel je pretpostavio da se dva posmatrana karaktera – glatko i naborano zrno nisu kombinovali i da je svaka hibridna jedinka  $F_1$  generacije nasledila oba karaktera, ali je samo prvi karakter (glatko zrno) bio vidljiv. U sledećoj generaciji su oba karaktera takođe bila nasledena, a  $\frac{1}{4}$  hibrida je sada nasledila oba „glatka“ karaktera koja su i determinisala glatko zrno graška. Mendel je tako opisao pojmove koje su kasnije naučnici definisali kao dominantan i recesivan alel. Međutim, Mendelovi rezultati nasleđivanja su ostali neprimećeni bilo zato što tada botaničari nisu razumeli značaj ovog istraživanja i nisu razumeli statističku analizu podataka, bilo zato što je ponovljeni eksperiment samog Mendela na jagorčevini propao (sada znamo da je mehanizam nasleđivanja kod jagorčevine specifičan). Samo 15 godina nakon Mendelove smrti su naučnici shvatili izuzetan značaj Mendelovih pravila nezavisnog kombinovanja i razdvajanja.

## DARVINOVA TEORIJA EVOLUCIJE

Publikovanjem prvog izdanja knjige *Postanak vrsta (Origin of species)* Čarlsa Darvina (Charles Darwin, 1809-1882) definisan je evolucionni mehanizam – prirodna selekcija. Smatra se da je krucijalan period u formiranju i razvoju teorije evolucije za Darvina bio njegovo petogodišnje putovanje oko sveta brodom *Bigl* (1832-1837). Kao što smo u dosadašnjem izlaganju videli, osnovni elementi za Darwinovu teoriju su već bili poznati decenijama. Geolozi i paleontolozi su ukazivali na dugu istoriju živog sveta, na pojavu novih vrsta, kao i na njihovo iščezavanje. Embriolozi i drugi prirodnjaci su obezbedili veliki broj podataka i dokaza o sličnosti živih formi i evoluciji vrsta od zajedničkog pretka. Definisane su teorije evolucije (npr. Lamarkova) kojima se po pravilu ukazivalo na dugoročni trend promena (recimo od jednoćelijskih oblika ka stalnom povećanju kompleksnosti građe i strukture). Ipak, svi predloženi mehanizmi promena su bili diskutabilni i po mnogo čemu podložni i tada kritici. Konačno, Čarls Darwin i Alfred Volas (Alfred Russel Wallace, 1823-1913) su nezavisno jedan od drugog definisali prirodni mehanizam promena u živom svetu. Ovaj mehanizam je Darwin nazvao prirodna selekcija. Oba naučnika su inspiraciju svom otkriću pronašli u ekonomiji, u radovima Tomasa Maltusa. Utvrdili su da mehanizmi kojima se limitira rast ljudske populacije postoje i deluju i na populacije drugih organizama. Ovaj stalni pritisak na populacije onemogućava da se ijedna vrsta reprodukuje do sopstvenog punog potencijala jer mnoge jedinke uginu i pre dostizanja adultnog stadijuma. Vrste su osetljive na sušu, hladnoću, resurse hrane i druge abiotičke faktore sredine. Zbog toga se jedinke bore za ograničene resurse sredine. U ovoj borbi, preživljavanje i reprodukcija nisu slučajni. Oba naučnika su shvatila da ako jedinka poseduje određene osobine koje joj pospešuju opstanak u datoj životnoj sredini i reprodukciju, tada će u proseku ostaviti više potomstva u odnosu na druge jedinke iste populacije. Kao rezultat uspešnog preživljavanja i ukrštanja u sledećoj generaciji će procentualno biti više jedinki koje poseduju „selekcionisane“ osobine, karakteristike koje bolje (u odnosu na druge) odgovaraju datim uslovima sredine. Nadalje, Darwin i Volas su tvrdili da u dužim vremenskim razmacima prirodna selekcija može da produkuje nove tipove delova tela.

Osim strukturne homologije<sup>7</sup>, Darwin je uočio i geografsku varijabilnost vrsta. Naime, tokom svog petogodišnjeg putovanja, Darwin je naročito bio impresioniran raznolikošću životnih formi. Recimo, poznati primer galapagoskih zeba i prisustvo specifičnih i jedinstvenih oblika na pojedinim ostrvima arhipelaga. Darwin je zapazio da svako ostrvo poseduje jedinstvenu populaciju zeba. Zebe sa različitih ostrva su bile slične u boji, veličini i obliku, što je sve ukazivalo na njihovu blisku srodnost. Ipak, one su imale specifične kombinacije osobina koje su bile indikator evolucione jedinstvenosti i reproduktivne izolacije. Ista šema varijabilnosti je utvrđena i kod kornjača: različita ostrva su staništa različitim, ali blisko srodnim vrstama. Kao i u slučaju strukturne homologije, radijacija srodnih oblika duž ostrvskog gradijenta je ukazivala na prisustvo modifikacija potomaka. Obe šeme ili vida radijacije su bile u suprotnosti sa tadašnjim shvatanjem specijalne kreacije koja je predviđala da su organizmi kreirani nezavisno, te da ne postoji morfološka ili geografska srodnost, ili neki odnosi srodstva između organizama. Daleko od naučne javnosti je Darwin razvijao teoriju dvadesetak godina, jer je želeo da je potkrepi što većim brojem podataka i dokaza. U međuvremenu je vodio i prepisku sa Volasom koji je istraživao divlji svet Južne Amerike i Azije. Na kraju je Volas svoj rukopis o teoriji evolucije poslao Darwinu 1858. god. Na ogromno Darwinovo iznenađenje, teorija je bila jednostavno rečeno replika Darwinove teorije evolucije. Na predlog Čarlsa Lajela i Daltona Hukera (Dalton Hooker) oba rada su prezentovana na sastanku Kraljevskog naučnog društva (*Royal Society of London*). Ipak, ideja evolucije i prirodne selekcije se vezuje prvenstveno za Darvina jer je Darwin u svom delu *Postanak vrsta* pružio, uz izuzetno veliki broj činjenica i dokaza, celovito objašnjenje uzroka promenljivosti vrsta.

Darvinova teorija evolucije – iako jedna od najvećih ideja u intelektualnom stvaralaštvu, koja je imala uticaj na razvoj biologije kao što su Njutnovi zakoni imali na fiziku, Kopernikova teorija na astronomiju i Teorija tektonskih ploča na geologiju – nije bila prihvaćena od strane većine biologa sedamdeset godina nakon nastanka. Razlozi zašto teorija nije bila odmah prihvaćena su što Darwin nije znao za mutacije, te nije ni znao kako se stvara, generiše genetička varijabilnost u populaciji i što nije znao mehanizam prenosa varijabilnosti sa roditelja na potomstvo i Mendelova pravila razdvajanja i nezavisnog kombinovanja.

I pre naučnog rada Čarlsa Darvina, kao što smo saznali, ideja evolucije je postojala ili barem “lebdela u vazduhu”. Iako su i pre objavljivanja Darwinove knjige *Postanak vrsta* mnoge evolucione ideje postojale, razvoj evolucione biologije počinje 1859. god. Jednostavno, veliki broj podataka o homologiji, izumiranju taksona i zakonu sukcesije su ukazivali na neminovnost procesa promenljivosti. Objašnjenje **kako** su se populacije organizama menjale tokom vremena nije dato. Znači, razmevanje mehanizama koji obezbeđuju datu promenljivost nije postojalo. Darwinova teorija evolucije putem prirodne selekcije se zasnivala na sledećim postulatima:

---

7 Darwin je smatrao da je veza između potomaka i zajedničkog pretka najlogičnije objašnjenje za nastanak homolognih organa. Iz toga proizilazi da su ekstremiteti kičmenjaka slični jer svi kičmenjaci vode poreklo od zajedničkog pretka.

1. Individualna varijabilnost.

2. Nasledna varijabilnost.

3. U svakoj generaciji se stvori veći broj potomaka od broja koji preživi i koji se reprodukuje. Reproductivni potencijal populacije (vrste) je mnogo veći od postojeće brojnosti populacije. Znači, vrste imaju reproduktivnu moć da ostave mnogo više potomaka u odnosu na postojeće resurse životne sredine i na broj jedinki koji je realno prisutan i koji doživi polnu zrelost i učestvuje u formiranju sledeće generacije. Veliki broj jedinki ugine pre nego što dostigne polnu zrelost i ostavi potomstvo (najčešće u ranim stadijumima života), a samo mali broj opstane i reprodukuje se.

4. Preživljavanje i reprodukcija nisu slučajni procesi: individue koje prežive i koje se reprodukuju ili one koje se najviše reprodukuju poseduju najpovoljnije osobine, tj. varijante postojećih osobina. One su prirodno selekcionisane.

Mehanizam prirodne selekcije se zasniva na logičkim principima: ako postoji varijabilnost između jedinki date populacije, a koja se prenosi na potomstvo, i ako postoji diferencijalni uspeh u preživljavanju i reprodukciji, tada date karakteristike populacije omogućavaju opstanak i reprodukciju jedinki ili su jedinke koje ih poseduju uspešnije u odnosu na druge jedinke koje ove varijante ne poseduju. Za ograničene resurse sredine, jedinke određene populacije se takmiče, bore. U toj kompeticiji, jedinke koje opstanu (pobede) i čiji potomci čine veći procenat sledeće generacije su bolje prilagođene, adaptirane. Kao meru za prilagođenost Darwin je koristio englesku reč *fit*, *fitness*, ili adaptivna vrednost. Veoma važan aspekt darvinovske prilagođenosti je njena relativna vrednost, a što označava koliko su jedinke prilagođene i koliko se reprodukuju **u odnosu na druge jedinke date vrste**. Termin adaptacija se koristi kao karakteristika organizma koja povećava prilagođenost date jedinke u odnosu na njeno odsustvo.

Jedan od važnih aspekata Darwin-Volasove teorije je taj što se svaki od navedenih postulata može analizirati zasebno i nezavisno, te i logički objasniti. Za razliku od Darvina koji je nastavio na radu svog dela (prvu verziju svog rada je Darwin napisao još 1842. god. ali ju je publikovao tek 1859. god.), Volas se u daljim istraživanjima fokusirao na biogeografiji, koristeći evolucionu teoriju u objašnjenju distribucije vrsta na Zemlji. Zahvaljujući svojim brojnim putovanjima je Volas definisao šest biogeografskih regiona na Zemlji, a čuvenom Volasovom linijom su razdvojeni Orientalni i Australijski regioni. Tek kasnije (1915. god.) je nemački geolog Alfred Wegener (Alfred Wegener, 1880-1930) pronašao identične fosile biljaka i životinja na suprotnim stranama Atlantskog okeana. Pošto je bilo jasno da je postojeća razdaljina između kontinentalnih vrsta bila nepremostiva za njihovu migraciju, Wegener je pretpostavio da su kontinenti nekada bili spojeni. Znatno kasnije, šezdesetih godina XX veka, nakon mapiranja okeanskog dna su spoznati mehanizmi pomeranja kontinenata – tektonske ploče. Danas znamo da je istorija kretanja tektonskih ploča, pomeranja kontinenata i njihovog spajanja i razdvajanja neraskidivo povezana sa istorijom vrsta – razdvajanjem njihovih areala, migracijama i sekundarnim kontaktima.

## POSTDARVINISTIČKI PERIOD

Nakon publikovanja Darwinove knjige *Postanak vrsta*, mnogi su naučnici postavili pitanje o povezanosti embrionalnog razvića i evolucione istorije vrste. Poslednjih decada XIX veka evoluciona istraživanja embrionalnog razvića su dostigla svoj vrhunac zahvaljujući radu Ernsta Hekela (Ernst Haeckel, 1834-1919). Iako je podržavao Darwinovu ideju evolucije, Hekel je prihvatio i stav iz pred-darvinovskog vremena da se život formira u vidu sukcesivnih serija ka većoj kompleksnosti, tako da embrioni viših formi rekapituliraju (ponavljaju) predačke, niže oblike. Hekel je verovao da se vremenom evolucijom u stvaranju novih formi dodaju novi stupnjevi. Tako embrionalno razviće predstavlja zapis (podatak) evolucione istorije. Jedna ćelija odgovara amebi sličnom pretku, potom embrion prolazi kroz fazu ribe itd. Hekel je svoj stav pretočio u Biogenetski zakon koji ukratko glasi: Ontogenija je kratka rekapitulacija filogenije<sup>8</sup>. Međutim, danas znamo da razvoj embriona ne odgovara striktno progresu u koji je Hekel verovao. Kao što je nešto kasnije otkriveno, geni kontrolišu stopu i smer embrionalnog razvoja, a pojedinačni geni mogu mutacijama da uzrokuju različite promene – dodajući nove stupnjeve u bilo kom momentu razvoja ili otklanjajući pojedine, te na taj način ubrzavajući ili usporavajući samo razviće. Osim toga, različiti delovi istog embriona mogu da se različitim stopom razvijaju u različitim smerovima.

Poreklo čoveka je bilo intrigantno vekovima. I sam je Darwin u jednom od pisama upućenih Volasu rekao da je postanak čoveka najinteresantniji i najvažniji problem za biologe. Međutim, primeniti teoriju evolucije na genuzu čoveka bez fosilnih podataka je bilo veoma rizično. Prvi fosilni delovi čoveka su otkriveni 1857. godine, u nemačkom rudniku u blizini naselja Neandertal. U pitanju je bila lobanja koja je bila vrlo slična ljudskoj, a opet različita od nje. Tada se smatralo da je u pitanju bio ekstremni primer nekog varvarina, člana jednog od plemena o kojima su pisali starorimski istoričari. Ipak, ubrzo nakon objavljivanja Darwinove knjige *Postanak vrsta*, Darwinov istomišljenik Tomas Haksli (Thomas Henry Huxley, 1825-1895) je analizirao lobanju iz Neandertala. Na osnovu komparacije parametara lobanje Evropljana i australijskih Aboridžina (lobanja sa nižim profilom i širokim obrvama), Haksli je tvrdio da Neandertalac zauzima evoluciono nižu poziciju unutar linije *Homo sapiens*. Darwin se ipak odlučio na tada veoma odvažan korak – publikaciju svog viđenja postanka čoveka. U svojoj knjizi (*The descent of man and selection in relation to sex*, 1871.) Darwin je tvrdio da svi raspoloživi podaci ukazuju da čovek i veliki bezrepi majmuni imaju zajedničko poreklo (pretka). On je pretpostavio da je Afrika mesto postanka čoveka i da su se tokom evolucije neprekidno dešavale promene. Takođe je sugerisao da prirodna selekcija usmerena ka radu nije bila jedini mehanizam, već je naglašavao značaj seksualne selekcije i preferenciju jedinki ženskog pola ka određenim osobinama muškog pola. Kasnije, 1886. godine, fosilni ostaci Neandertalca (vilica i drugi delovi skeleta) su po drugi put pronađeni, ali u Belgiji i u drevnim stenama, potvrđujući da Neandertalci nisu bili neko varvarsko pleme koje je postojalo nekoliko vekova ranije. Na bazi ovog otkrića, anatom, antropolog, paleontolog i lekar Jugen Dubo (Eugen Dubois, 1858-

---

8 Hekel je formulisao i pojmove filum, filogenija i ekologija.



1940) je radeći u Indoneziji istraživao i fosilne ostatke. Tako je otkrio „kariku koja je nedostajala“ – evolucionu vezu između čovekolikih majmuna i čoveka. U pitanju je bio „uspravan čovek“ ili *Pithecanthropus erectus* (sada *Homo erectus*), fosilni ostatak pronađen na ostrvu Java. Iako sada znamo da ime nije u potpunosti odgovarajuće jer *Homo erectus* nije prvi predstavnik u liniji razvoja modernog čoveka koji se dvonožno kretao<sup>9</sup>, ovaj fosilni podatak je od krucijalnog značaja jer je bio prvi materijalni dokaz evolucije čoveka. Do danas je identifikovano 20 vrsta hominida.

Genetička istraživanja su početkom XX veka dala izuzetno brojne i značajne informacije i otkrića. Biolozi su još u XIX veku otkrili da biljne i životinjske ćelije sadrže centralni deo poznat kao nukleus ili jedro, a da svako jedro sadrži grupu končastih struktura u momentu kada se ćelija deli, tako da se nova grupa struktura formira u svakoj ćerki ćeliji. Ove strukture su nazvane hromozomi, strukture koje sadrže informacije neophodne za razviće jedinke. Nasleđem se ove informacije za različite osobine prenose sa generacije na generaciju. Delovi hromozoma koji sadrže informacije za određene osobine su nazvani genima. Holandski botaničar Hugo de Vris (Hugo de Vries, 1848-1935) i nekoliko drugih naučnika su krajem XIX veka eksperimentima ukrštanja ponovo opisali Mendelov 3:1 odnos nasleđivanja. Za razliku od Mendela, nova generacija biologa je znala i objašnjenje ovog odnosa, tj. postojanje dve kopije istog gena (od oba roditelja), kao i dominaciju jednog gena nad drugim, recesivnim genom. Nadalje, naučnici su pretpostavljali da se evolucija dešava promenama gena. De Vris je tvrdio da se geni menjaju, tj. da mutiraju, i da takve promene kreiraju nove vrste. Ipak, šta su tačno mutacije nije se znalo sve do otkrića Tomasa Morgana (Thomas Hunt Morgan, 1866-1945). Tokom eksperimentalnog ukrštanja voćnih mušica, Morgan i njegov tim istraživača su pokušavali da stvore mutante izlažući muve X zracima, kiselinama i drugim toksičnim sredstvima. Kasnije je otkriveno da način nasleđivanja može biti drugačiji od dominantno-recesivnog. Tako je stvorena genetika. Sve do 1953. godine nije bila poznata molekularna struktura gena (DNK), sinteza proteina itd.

## SINTETIČKA TEORIJA EVOLUCIJE

Za sedamdeset godina nakon objavljivanja Darwinove knjige *Postanak vrsta*, tada vladajuća, Lamarkova teorija evolucije je zauvek pomerena u senku Darwinove teorije. Sa jedne strane, većina biologa prihvata realnost evolucije – promene vrsta i njihovo zajedničko poreklo. Međutim, prirodna selekcija kao mehanizam evolucije je i dalje ostala kontroverzna, jer je velik broj biologa smatrao da postoji neka „direkciona“ ili usmeravajuća snaga koja implicira povećanje varijabilnosti iz generacije u generaciju. Ovo „usmerenje“ bi „guralo“ linije ka sadašnjem stanju. Problem je bio što je Darwin naglašavao uticaj selekcije na pojavu malih, postepenih promena, ali je već Mendel pronašao velike razlike između osobina, determinisane alelima (glatko-naborano zrno).

Razumevanje varijabilnosti, nasleđivanja i pojma vremena je bilo veoma teško, naročito prvih sedamdeset godina nakon objavljivanja Darwinovog najznačajnijeg dela.

---

<sup>9</sup> O antropogenezi se na našem jeziku može pročitati u N. Tucić: *Evolucija, čovek i društvo* (1999).

Kao što nam je poznato, u periodu između 1932. i 1953. godine objavljene su serije radova i knjiga iz sistematike, botanike, populacione genetike i paleontologije koje su uspešno integrisale genetičke podatke sa četiri Darvinova postulata. Redefinisana teorija evolucije, poznata kao Moderna sinteza – Sintetička teorija evolucije – Neo-Darvinizam<sup>10</sup> se zasniva na činjenicama sa kojima su saglasni svi biolozi. Prva je da je postepena evolucija rezultat malih genetičkih promena na koje je delovala prirodna selekcija. Druga je da se postanak vrsta i viših takona mogu objasniti u svetlu delovanja prirodne selekcije na jedinke.

Evolucionarna sinteza je, kao što ćemo videti u narednim pasusima, već polovinom XX veka postala sastavni element svih bioloških disciplina. Sintetička teorija evolucije se zajedno sa četiri Darvinova postulata može sažeti i predstaviti u četiri tačke:

1. Rezultat mutacija i kreiranja novih alela, njihovog razdvajanja i nezavisnog kombinovanja je individualna varijabilnost skoro svih osobina, karaktera.
2. Jedinke prenose svoje gene na potomstvo procesom reprodukcije. Geni se prenose kao takvi sa roditelja na potomstvo i nezavisno od drugih gena (ili barem u određenom procentu nezavisno).
3. U većini generacija se više potomaka stvara nego što ih opstane i postane polno zrelo.
4. Jedinke koje prežive i postanu reproduktivno sposobne ili one koje se najviše reprodukuju, su nosioci alela i njihovih kombinacija koje su najbolje adaptirane okruženju. Reprodukciom jedinki, nosilaca određenih gena i osobina, se povećava frekvencija alela u sledećoj generaciji, gena koji su povezani sa najvećim adaptivnim vrednostima.

Početak XX veka, dvadesetih godina, su genetičari otkrili da su osobine obično determinisane većim brojem gena (a ne samo jednim genom), tako da mutacije bilo kog gena mogu da uzrokuju male promene datog karaktera. Radom trojice naučnika, Ronalda Fišera (Sir Ronald Alymer Fisher, 1890-1962), Džona Holdejna (John Burdon Scott Haldane, 1892-1964) i Sjuala Rajta (Sewall Green Wright, 1889-1988) u velikoj meri je razjašnjeno delovanje prirodne selekcije u mendelovskom „okruženju“. Prelomna tačka u njihovim istraživanjima je bila primena matematičkih operacija u analizi podataka i sofisticiranih modela evolucije. Tako je nastala Populaciona genetika i u evolucionu biologiju uveden populacioni način razmišljanja. Naučnici su utvrdili da je evolucija bazirana na malim promenama – mutacijama, a da su velike po pravilu štetne. Rajt je uveo pojam „adaptivni pejzaž“ koji se često koristi u populacionoj genetici. Populaciona genetika je postala jedna od ključnih elemenata u Sintetičkoj teoriji evolucije. Osnovni uspeh istraživanja u populacionoj genetici je bio dokaz da prirodna selekcija može da produkuje evolucionarne promene bez pomoći imaginarnog Lamarkovog snage. Danas je upotreba matematičkih modela koje su formulisali Fišer, Holdejn i Rajt u merenju evolucionih promena sasvim uobičajen i neophodan element u evolucionim istraživanjima.

---

<sup>10</sup> Naziv je nastao nakon objavljivanja knjige Hakslija *Evolution: the modern synthesis* (1942).

Novo poglavlje u evolucionoj biologiji je otvoreno istraživanjima T. Dobžanskog (Theodosius Dobzhansky, 1900-1975), jednog od najvećih evolucionista XX veka. Genetička istraživanja i populacioni način mišljenja je Dobžanski primenio u kvantifikovanju razlika između populacija i vrsta. Naime, u prvoj polovini XX veka biolozi su smatrali da članovi jedne vrste imaju identične gene. Dobžanski je iz laboratorijskog okruženja proučavanja mutacija (istraživao je mutacije u Morganovoj laboratoriji do 1928. god.) prešao na terenski rad. Genetička istraživanja prirodnih populacija je Dobžanski radio sakupljajući prvobitno jedinke vrste *Drosophila pseudoobscura* iz različitih regiona Severne i Južne Amerike. Proučavanjem inverzija politenih hromozoma pljuvačnih žlezda su dobijeni prvi podaci o geografskoj distribuciji hromozomskih varijacija, rekonstruisano je filogenetsko drvo koje je na osnovu hromozomskih intra- i interspecijskih aranžmana reflektovalo odnos predak –potomstvo. Dobžanski je sa svojim kolegama, istražujući decenijama genetičku varijabilnost u prirodnim populacijama voćnih mušica, postavio osnove primene filogenije u filogeografiji (hromozomski polimorfizam je karakterističan i različit u populacijama sa udaljenih geografskih lokaliteta), kao i razumevanje ekološkog diverziteta i genetičkog polimorfizma. Publikovanjem knjige *Genetics and the origin of species* (1937.) je Dobžanski dao sveobuhvatno objašnjenje nastanka vrste, uloge mutacija u stvaranju sirovog materijala – varijabilnost – za evolucionu promenu, ključnoj ulozi reprodukcije u održavanju vrste i stvaranju izolacionih mehanizama. Dobžanski je upravo kombinovanjem genetike i prirodne istorije inicirao veliki broj istraživanja, što je rezultovalo stvaranjem Moderne sinteze. Sintetički pristup proučavanju evolucionih promena je predstavljao početak budućih istraživanja.

Knjiga *Genetika i postanak vrsta* Dobžanskog je podstakla i motivisala velik broj istraživača. Tako je ornitolog Ernst Majer (Ernst Mayr, 1904-2005), čitajući knjigu u planinama Nove Gvineje gde se bavio taksonomijom i distribucijom rajskih ptica, primenio sintetički pristup Dobžanskog u boljem razumevanju postanka vrsta. Do tada je postojala enigma u taksonomskoj hijerarhiji (odnos vrsta/podvrsta), a radovima Majera, jednog od vodećih evolucionih biologa XX veka, je još više Mendelova teorija nasleđivanja integrisana sa Darwinovom teorijom evolucije. Majerova knjiga *Systematics and the origin of species* (1942.) je postala i još uvek je vodeći udžbenik evolucionu biologije. Biološki koncept vrste, koji je Majer formulisao, je bio prvo, i dugo vremena jedino, objašnjenje nastanka i održavanja vrsta kao zasebnih genskih fondova. Najveći pobornik alopatričke ili geografske specijacije, Majer je pružio impozantnu količinu dokaza evolucionu promenljivosti prirodnih populacija.

Iako je Mendel krajem XIX veka otkrio regularnost u nasleđivanju, tek skoro vek kasnije su definisane jedinice nasleđa. Geni su i pored ranih istraživanja mutacija bili i dalje misterija. Otkriće DNK (Dezoksiribo Nukleinske Kiseline) predstavlja jedno od najvećih otkrića u evolucionoj biologiji, a sama DNK je jedan od najpoznatijih molekula. Moderna sinteza je uveliko bila prihvaćena kod ogromne većine biologa, a genetičari širom sveta su intenzivnim istraživanjima tražili molekul koji sadrži genetičke informacije. Znalo se da ćelije između ostalih molekula sadrže i nukleinske kiseline i proteine, ali je bilo nepoznato koja struktura se prenosi na potomstvo i koja nosi genetičke informacije. Eksperimentima je utvrđeno da bi nukleinske kiseline mogle imati

uticaja na nasledne osobine. U grozničavoj trci velikog broja genetičara iz različitih laboratorija saznavani su delovi mozaika o strukturi DNK. Dvojica naučnika, Votson (James Watson, 1928- ) i Krik (Francis Crick, 1916- ) su uspešno sklopili mozaik i 1953. god. predstavili model helikalne dvostruke strukture DNK. Otkriće strukture i funkcije DNK je bilo revolucionarno u razvoju Evolucionarne biologije i sada raspoložemo velikom količinom podataka koja omogućava poređenje genetičkih kodova različitih taksona, kao i sagledavanje evolucionog drvetva života.

U prethodnom izlaganju smo pokazali da su geolozi u XIX veku utvrdili da se stene formiraju sporo. Međutim, tada geolozi nisu mogli da utvrde starost sedimenata, kao ni starost fosilnih ostataka koji su pronalazeni u njima. Iako su i biolozi ukazivali da je istorija života veoma duga, nisu postojali podaci koji bi potvrdili hipotezu. Naprotiv, tadašnji vodeći fizičar Lord Kelvin je tvrdio da je Zemlja relativno mlada, ne starija od 20 miliona godina<sup>11</sup>. Naravno, vreme od 20 miliona godina je svakako bilo prekratko da bi objasnilo postepene promene koje dovode do značajnih vidljivih razlika u živom svetu. Međutim, otkriće radioaktivnih izotopa početkom XX veka je promenilo tadašnje shvaćanje mehanizma promene temperature na Zemlji, i ne samo na Zemlji. Revolucionarno otkriće u fizici je bila nestabilnost atoma – atomi fuzijom mogu obrazovati nove elemente, kao što se fisijom mogu elementi izdvojiti iz atoma. Nestabilni elementi su nazvani izotopima. Izotopi su varijeteti istog elementa, koji imaju identičan atomski broj (broj protona u jedru atoma) i iste hemijske osobine, a različit maseni broj, ili zbir protona i neutrona (jer imaju različit broj neutrona u jedru atoma). Prirodnu radioaktivnost (definisao je Bekerel) imaju izotopi koji prelaze u stabilno stanje otpuštajući protone (pozitivno naelektrisane čestice) ili elektrone (negativno naelektrisane čestice). Princip radioaktivnosti se zasniva na nestabilnosti nekih prirodnih elemenata, izotopa, što znači da se neki izotopi tokom tačno određenog vremena pretvaraju u druge elemente ili izotope sve do postizanja stabilnog stanja. Poluživot izotopa predstavlja vreme ili period u kome se 50% roditeljskog izotopa transformiše u ćerku izotopa. Mnogi radioizotopi do dostizanja stabilnog stanja ćerke izotopa prolaze kroz niz međustanja. Merjenjem odnosa roditeljskog i ćerke izotopa u određenoj steni se dobijaju podaci o starosti same stene. Stopa ili nivo transformacije izotopa zavisi samo od prisutne količine radioaktivnih atoma. Na transformaciju radioizotopa ne utiče ni temperatura, ni vlažnost ili neki drugi sredinski faktor. Tako, radioaktivni izotopi funkcionišu kao prirodni sat.

Proučavanje starosti stena na osnovu radioaktivnih izotopa je omogućilo apsolutno datiranje njihove starosti. Poredeći odnos izotopa  $^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$  u stenama Zemlje i odnos istih izotopa u ostacima meteora koji su prinađeni u kanjonu Diablo, američki je geolog Paterson (Clair Cameron Patterson, 1922-1955) odredio starost Zemlje od  $4,55 \pm 0,07$  milijardi godina. Tako je konačno potvrđena za evoluciju dovoljno duga istorija

---

<sup>11</sup> Lord Kelvin je na osnovu merjenja sunčeve temperature i trenutne temperature na Zemlji izračunao da je Zemlja stara 15-20 miliona godina. Krajem XIX veka se kao za izvor toplote znalo samo za vatru, te se Sunce posmatralo kao ogromna lampa uglja, koja postepeno sagoreva, odašiljući progresivno manje toplote u svakom milenijumu. Slično tome se i Zemlja progresivno hladi odašiljući toplotu u atmosferu, te se iz prvobitnog stanja užarene mase postepeno hladila. Navedeno shvaćanje je bilo potkrepljeno merjenjem temperature -od površine ka dubljim slojevima (kao što su rudarska okna). Na osnovu svih tih podataka je Kelvin izračunao stopu hlađenja i konačno starost Zemlje.

Zemlje i života na njoj. Naravno, postavlja se pitanje koji radioizotopi i koje stene su odgovarajuće za određivanje starosti Zemlje. Zbog svog dugog poluživota Jod-Argon (J-Ar) (1,3 milijardi god. poluživot) sistem su izotopi koji se koriste u datiranju starosti Zemlje. Međutim, problem nastaje pronalaženjem odgovarajuće formacije koja je postojala i u vremenu stvaranja Zemlje. Ali, Zemlja u svojoj ranoj istoriji je bila žitka, vrela masa bez bilo kakve čvrste formacije. Ako pretpostavimo da su sve komponente našeg solarnog sistema nastale istovremeno, možemo naći odgovarajuće kandidate za istraživanje među stenama sa Meseca i meteora. Apollo misijom su stene sa Meseca postale dostupne istraživačima. Takođe, analizom meteorskih stena metodom radioaktivnog datiranja J-Ar i Uranijum-Olovo (4,5 milijardi god. poluživot) izotopima je utvrđeno da je starost stena sa Meseca oko 4,53 milijardi godina, a starost meteorskih formacija na Zemlji oko 4,6 milijardi godina. Stoga se smatra da je Zemlja stara oko 4,6 milijardi godina.

Drevna istorija života počela je da se razotkriva datiranjem baziranom na radioaktivnom satu. Danas znamo da je život nastao pre oko 3,5 milijardi godina<sup>12</sup> i da su do pre oko 600 miliona godina planetom dominirali mikroorganizmi. Radioaktivnim datiranjem je utvrđeno da se tempo evolucije pre oko 535 miliona godina dramatično promenio. Pojava velikog broja glavnih linija životinja tokom samo nekoliko miliona godina je predstavljala prekretnicu u istoriji života i naziva se Kambrijumska eksplozija, koja označava i početak vidljivog eona ili Fanerozoika.

Radioaktivno određivanje starosti stena je potvrdilo tačnost tehnike relativnog datiranja koju su geolozi koristili polovinom XIX veka. Tehnika relativnog datiranja se zasnivala na nekoliko geoloških principa: princip superpozicije (mlađe stene se talože na vrhu starijih stena), princip horizontalnog poretka (lava i sedimenti su se prvobitno taložili u horizontalnoj poziciji, a tektonskim promenama su se priključenja – depozicije desile kasnije), princip lateralnog kontinuiteta (taloženje jednog sloja iznad drugog se vrši kontinuirano u svim pravcima sve do pojave barijera kada neki od slojeva može biti naglo prekinut ili mogu neki slojevi nedostajati), princip poprečno-isprekidanih odnosa (lateralni kontinuitet može biti narušen usled tektonskih promena, pri čemu nastaju pukotine i prekidi, tako da su stene koje se naknadno ubacuju u pukotine stene domaćina mlađe), princip inkluzije ili priključenja (šljunak, kameni obluci i drugi fragmenti pronađeni u stenama su stariji od stene domaćina), i princip sukcesije faune (stariji fosili su jednostavnije građe od mlađih oblika, a mlađi fosili su sličniji recentnim oblicima) (Levin, 2006). Na osnovu navedenih principa, geolozi su kreirali hronologiju poznatu kao geološka vremenska skala (Sl. 3).

Polovinom prošlog veka je Sintetička evolucionarna teorija uveliko bila prihvaćena, kao i teza da prirodna selekcija delujući na mutacije može da generiše nove adaptacije i nove vrste. Nova pitanja i problemi su otvarani saznanjima i otkrićima. Jedna od nesuglasica koja je među evolucionim biologima postojala bila je nastanak novih linija i adaptacija. Sa jedne strane je grupa naučnika tvrdila da se nove filogenetske linije i

---

12 Najstariji do sada otkriveni fosilni ostaci su pronađeni u zapadnoj Australiji 1993. god. i u pitanju su oblici slični bakterijskim ćelijama, starosti oko 3,5 milijardi god. Najstariji podatak hemijske organizacije je utvrđen na Grenlandu i datira od pre oko 3,8 milijardi god.

Eon	Era	Period	Epoha	Vreme (mil. god.)	Životni oblici	
Fanerozoik	Kenozoik	Kvartar	Holocen	1,8 5,2 23,5 33,5 55,6 65 98,9 144 160 180 206 228 251 290 353,7 408,5 439 495 543 2500 3600 4600	Rani <i>Homo</i>  Prvi majmuni  Prvi kitovi Prvi konji Izumiranje dinosaurus Prvi placentalni sisari  Prve cvetnice  Prve ptice  Prvi sisari Prvi dinosaurusi	
			Pleistocen			
		Tercijar	Neogen			Pliocen
			Paleogen			Miocen
		Oligocen				
		Paleocen				
		Mezozoik	Kreda			
	Rani					
	Jura			Kasni		
				Srednji		
				Rani		
	Trijas			Kasni		
				Srednji		
				Scitijski		
	Paleozoik		Perm			
					Karbon	Pensilvanijski
						Misisipijski
		Devon				
		Silur				
		Ordovik				
		Kambrijum				
	Proterozoik					
	Arheozoik					
	Hadean					

**Slika 3.** Geološka vremenska skala (Levin, 2006).

adaptacije formiraju *jedino* u okviru starih ili grananjem predačkih linija i da se geni nasleđuju iz starih linija. Druga grupa naučnika je tvrdila da se pojava novih linija ne mora obavezno događati na taj način. Evolucionista Lin Margulius (Lynn Margulius) je smatrala i utvrdila da se glavni događaji u istoriji života mogu bazirati na spajanju – simbiozi dve ili više linija. Kasnih šezdesetih godina XX veka je Margulius ukazala i

potvrdila da je simbioza bila ključni događaj u evoluciji ćelija, te da su mitohondrije i hloroplasti bakterijskog porekla. Kasnije je analizom gena lociranih u ćelijskim organelama i jedarnim hromozomima većeg broja vrsta utvrđeno da su mitohondrije nastale od simbiotske purpurne bakterije, a hloroplasti od cijanobakterija. Tako se spoznalo da je simbioza imala značajan uticaj na organizaciju i kompleksnost eukariota.

Od vremena kada je Hekelov Biogenetski zakon odbačen od strane velikog broja biologa, mali broj istraživanja se u komparativnoj oblasti embriologije i evolucije sprovodio. Zbog toga je vladala velika konfuzija u razumevanju različitih tipova evolucionih promena i njihovih pojmova, kao što je pedomorfoza. Sve do istraživanja znamenitog evolucionog biologa Gulda (Stephen Jay Gould, 1941-2002) evolucione implikacije u razviću embriona nisu bile proučavane. Guld je u svom delu *Ontogeny and phylogeny* (1977) organizovao na jednostavnim principima promene koje se dešavaju tokom embrionalnog razvića (heterohronija – promene u vremenu pojave i nastanka određenih karakteristika) i evolucione implikacije istih. Tako je nastalo novo poglavlje u evolucionoj biologiji, nazvano Evoluciona razvojna biologija ili „*evo-devo*“. Izuzetan je bio i Guldov doprinos u razvoju evolucione biologije pri formulisanju evolucione teorije „Isprekidane ravnoteže“. U saradnji sa paleontologom Eldridžom (Niles Eldridge, 1943 -) Guld je ukazao da dugi periodi evolucione stabilnosti bivaju prekidani naglim i kratkim periodima evolucionih promena. Ovi prekidi mogu biti izazvani nekim eksternim događajima, kao što su klimatske promene, pad komete na Zemlju itd.

Istraživanje srodnosti i evolucionih odnosa između taksona različitih hijerarhijskih nivoa je do primene genetičkih metoda analize proteina i sekvenci DNK bilo uglavnom bazirano na sličnosti/različitosti pojedinih morfoloških i anatomskih struktura. Geni su se samo preko svojih produkata – proteina – na posredan način proučavali. Analiza evolucionih odnosa bazirana na stepenu sličnosti specifičnih proteina imunološkog sistema (antitela) se u velikoj meri koristila u prvoj polovini XX veka. Najznačajnije otkriće zasnovano na razlici proteinskih sekvenci je bilo utvrđivanje bliskog srodstva čoveka i čovekolikih majmuna. Naime, zasnovano na pretpostavci da manji broj proteinskih razlika korespondira kraćem vremenu divergencije, Sarič (Vincent Sarich, 1934 - ) i Vilson (Allan Wilson, 1934-1991) su utvrdili da su čovek, šimpanza i gorila imali pre samo 5 miliona godina zajedničkog pretka. Znači, vreme razdvojene evolucije čoveka i čovekolikih majmuna od 5 miliona godina je bilo znatno kraće nego što se do tada pretpostavljalo. Tako su Vilson i Sarič upotrebom molekularnih podataka u određivanju biohemijske sličnosti i srodnosti između organizama definisali Hipotezu molekularnog sata (*Molecular clock hypothesis*) i Mitohondrijalne Eve (*Mitochondrial Eve theory* ili *Out of Africa*).

Pioniri u upotrebi DNK kinetike metodom DNK-DNK hibridizacije u proučavanju evolucionih odnosa i filogenije su bili Sibli (Charles Sibley, 1917-1998) i Alkvist (Jon Ahlqvist). Danas su istraživanja evolucione istorije i filogenetskih odnosa prvenstveno bazirana na metodi DNK sekvenciranja koja su, iako započeta sedamdesetih godina prošlog veka, počela sa širokom primenom kasnih osamdesetih godina.

## LITERATURA

- Ayala, F.J. (1974) Introduction. In: Ayala, F.J. and Dobzhansky, T. (Eds.), *Studies in the Philosophy of Biology. Reduction and Related Problems*. Berkley.
- Darvin, Č. (1948) *Postanak vrsta*. Prosveta, Beograd.
- Dobzhansky, Th. (1973) Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher* 35: 125-129.
- Gould, S.J. (1977) *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard Univ. Press, Cambridge MA.
- Huxley, J.S. (1942) *Evolution: the modern synthesis*. Allen & Unwin, London.
- Levin, H. (2006) *The Earth through time*. 8<sup>th</sup> ed. Wiley & Sons, New York.
- Mayr, E. (1942) *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Milankov, V. (2007) *Biološka evolucija*. PMF, Univerzitet u Novom Sadu, Novi Sad.
- Ridley, M. (2004) *Evolution*. 3<sup>rd</sup> ed. Blackwell Science, Oxford.
- Tucić, N., Cvetković, D. (2000) *Evoluciona biologija*. IP NNK, Beograd.

VESNA MILANKOV  
Faculty of Sciences, Novi Sad

### THE HISTORY OF EVOLUTIONARY THOUGHT

**Abstract:** Theory of evolution is by far the most important theory in biology. Evolution's integral role in science is well known – it is the milestone of modern biology. Dobzhansky's famous dictum that “nothing in biology makes sense except in the light of evolution“ is even more true today than it was half a century ago. The concepts and principles of evolution are fundamental in many fields in the biological science. Evolutionary explanations pervade all fields of biology and bring them together under one theoretical umbrella. A general knowledge of evolutionary mechanisms of biochemical adaptation is essential. Evolutionary biology has had implications to a new century of medicine, agriculture, biotechnology, and even law. Some of the most promising areas for the future use of evolutionary biology lie in drug development and the biotechnology industry. Thus, evolution, especially microevolution, has been fundamental to certain social improvements of this century, and it promises to be profoundly important to biomedical technology. There are many applications of evolutionary theory: from treatment of human disease, to forensics and software engineering. Finally, understanding the evolutionary history helps us conserve endangered species.

**Keywords:** Darwin's Theory of Evolution, Idea of Evolution, The Modern Synthesis – The Evolutionary Synthesis