

MIRJANA PAVLICA • JOSIP BALABANIĆ

# genetika

1

2

3

4

5

6

7

8

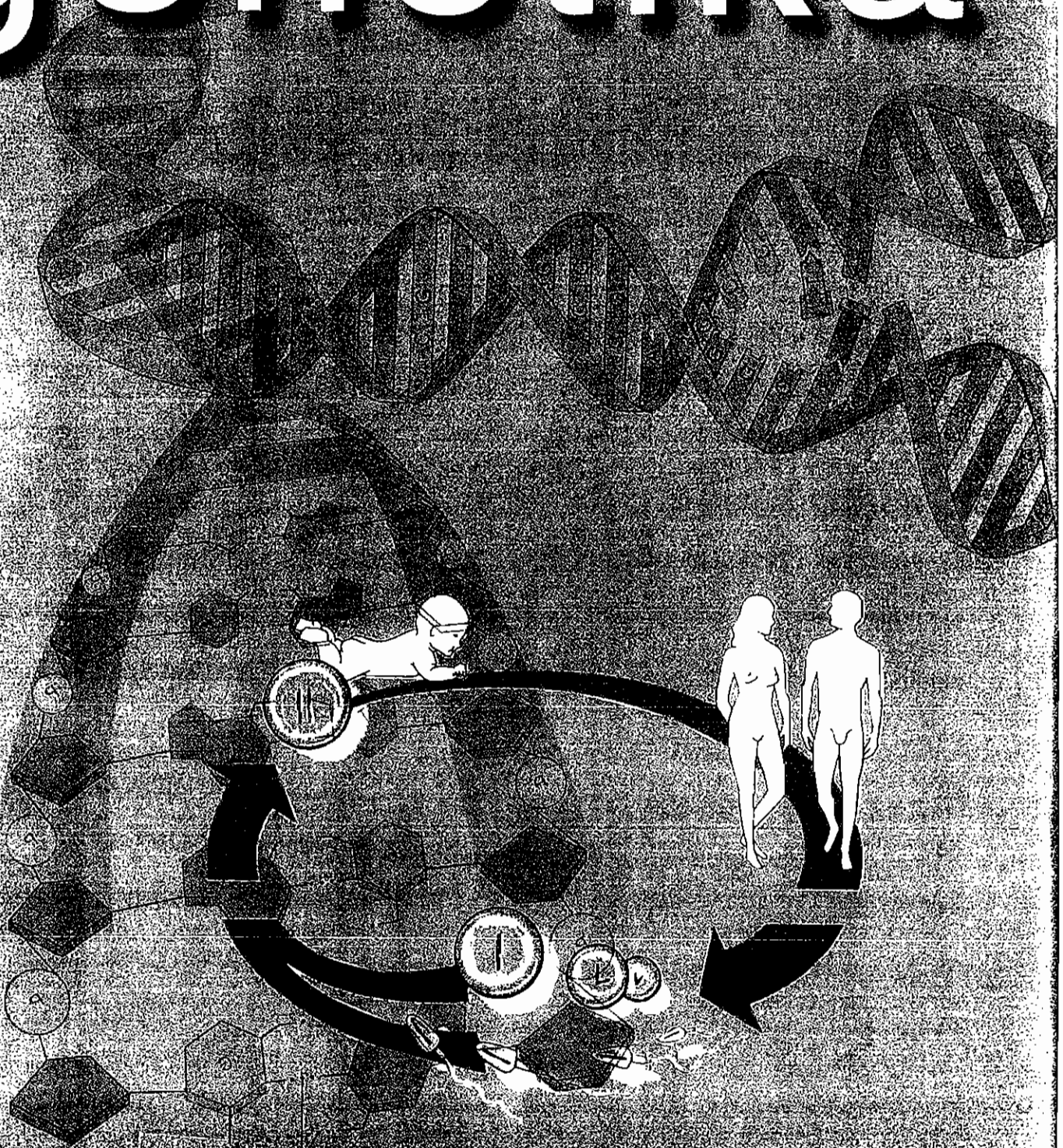
učebnik  
biologije  
za četvrti  
razred  
gimnazije

SK školska knjiga

# Sadržaj

|  |     |    |
|--|-----|----|
| 1. GENETIKA – ZNANOST O NASLJEĐIVANJU              | ✓   | 8  |
| 2. NESPOLNO I SPOLNO RAZMNOŽAVANJE                 | ✓   | 10 |
| 3. MOLEKULARNA OSNOVA NASLJEĐIVANJA                |     | 14 |
| 4. OD GENA DO BJELANČEVINA                         | ✓   | 18 |
| 5. REGULACIJA AKTIVNOSTI GENA                      | ✓   | 24 |
| 6. MENDEL I ZAKONI NASLJEĐIVANJA                   |     | 26 |
| 7. NEOVISNA SEGREGACIJA                            |     | 32 |
| 8. SPOLNI KROMOSOMI I NASLJEĐIVANJE VEZANO UZ SPOL | ✓   | 38 |
| 9. VEZANI GENI                                     | ✓ ✓ | 42 |
| 10. MUTACIJE GENA I KROMOSOMA                      | ✓   | 44 |
| 11. GENETIKA BAKTERIJA I VIRUSA                    |     | 50 |
| 12. GENETIKA ČOVJEKA                               | ✓   | 54 |
| 13. TUMOR  | ✓ ✓ | 60 |
| 14. KLONIRANJE                                     | ✓ ✓ | 62 |
| 15. GENETIČKO INŽENJERSTVO                         | ✓   | 66 |
| 16. CITOPLAZMATSKO NASLJEĐIVANJE                   | ✓   | 70 |
| 17. GENI U POPULACIJI                              | ✓ ✓ | 72 |
| 18. ČOVJEK I GENETIKA                              | ✓   | 74 |

# genetika



|            |   |            |
|------------|---|------------|
| <b>19.</b> | <b>UVOD: ZAŠTO OPET UČITE O EVOLUCIJI ŽIVOGA SVIJETA I ČOVJEKA?</b>                 | <b>78</b>  |
| <b>20.</b> | <b>CIJELI SVEMIR JE U RAZVOJU</b>   | <b>82</b>  |
| <b>21.</b> | <b>MISAO O PROMJENJIVOSTI ŽIVOGA SVIJETA PRIJE CHARLESA DARWINA (1809. – 1882.)</b> | <b>88</b>  |
| <b>22.</b> | <b>CHARLES DARWIN I NJEGOVA VARIJACIJSKA TEORIJA EVOLUCIJE</b>                      | <b>92</b>  |
| <b>23.</b> | <b>DOKAZI ZA EVOLUCIJU</b>  | <b>100</b> |
| <b>24.</b> | <b>GEOLOŠKA DOBA I RAZVOJ ŽIVOGA SVIJETA</b>  | <b>108</b> |
| <b>25.</b> | <b>EVOLUCIJA JE PROCES PRILAGODBE PROMJENAMA OKOLIŠA</b>                            | <b>114</b> |
| <b>26.</b> | <b>TIPOVI I POGlavITE SNAGE EVOLUCIJE</b>   | <b>118</b> |
| <b>27.</b> | <b>PODRIJETLO I RAZVOJ ČOVJEKOVIH PREDAKA</b>                                       | <b>122</b> |
| <b>28.</b> | <b>POSTANAK I EVOLUCIJA LJUDSKOG RODA</b>   | <b>128</b> |
|            | <b>POJMOVNIK</b>  | <b>136</b> |
|            | <b>RJEŠENJA ZADATAKA</b>  | <b>143</b> |

## PREDGOVOR

Genetika je znanost o nasljeđivanju koja objašnjava zakone nasljeđivanja na razini stanica, jedinki i populacija. Genetika također objašnjava molekularne mehanizme kojima geni kontroliraju rast i razvoj organizma. Ni jedno se područje u biologiji ne može potpuno razumjeti bez razumijevanja osnovnih genetičkih načela, jer geni kontroliraju složene stanične procese.

Udžbenik Genetike za četvrti razred gimnazije napisan je tako da obuhvaća osnovna znanja iz klasične, molekularne i populacijske (evolucijske) genetike. Učenici će uz pomoć ovog udžbenika upoznati osnovne Mendelove zakone nasljeđivanja te način prijenosa gena s roditelja na potomke spolnim razmnožavanjem. Upoznat će strukturu i funkciju gena, naučiti osnove prijenosa genetičke informacije te saznati na koji je način regulirana aktivnost gena. Upoznat će nasljeđivanje vezanih gena, saznati kako je određen spol organizma na genskoj razini te kako se nasljeđuju svojstva koja ovise o spolu. Posebna su poglavlja ovoga udžbenika namijenjena genetici bakterija. Ti su mikroorganizmi nezaobilazni objekti istraživanja u molekularnoj genetici. Vjerujem da će učenicima biti zanimljivo saznati zašto čovjek nije pogodan objekt za genetička istraživanja, te kako se razvijala genetika čovjeka. U udžbeniku će također biti riječi o nasljednim bo-

lestima i njihovu nasljeđivanju, te o kartiranju humanih gena u okviru Projekta humanoga genoma. Mutacije gena i kromosoma predmet su zasebnog poglavlja jer je dokazana njihova uloga u izazivanju teških i neizlječivih bolesti poput tumora. Bit će također riječi o modernim molekularnogenetičkim metodama pomoću kojih je moguće mijenjati nasljedni materijal žive stanice, pa i organizama, a učenici će saznati ponešto i o primjeni rekombinantne DNA tehnologije. Bit će riječi i o citoplazmatskom nasljeđivanju, analizi genetičke strukture populacije, što je predmet proučavanja populacijske genetike, te o tome kako je čovjek, križajući i odabirući biljne i životinjske vrste sebi na korist duboko zašao u zakonitosti prirode i poremetio ih. Svako poglavlje u udžbeniku završava sažetkom i zadacima za ponavljanje. U nekim su poglavljima zadaci za rješavanje koji će pridonijeti još boljem razumijevanju nastavne cjeline. Na kraju poglavlja navedene su i internetske adrese na kojima se može više saznati o nekom području, što će možda potaknuti učenike na samostalno istraživanje.

Nadam se, dragi učenici, da će vam udžbenik genetike biti zanimljivo štivo koje će vas potaknuti na razmišljanje o genetičkim aspektima složenih bioloških procesa te na proširivanje horizonta znanja.

Autorica

# 1 GENETIKA – ZNANOST O NASLJEĐIVANJU

Što misliš zašto potomci samo djelomično sliče svojim roditeljima? Zašto je svaka ljudska jedinka izgledom i osobnošću jedinstvena?

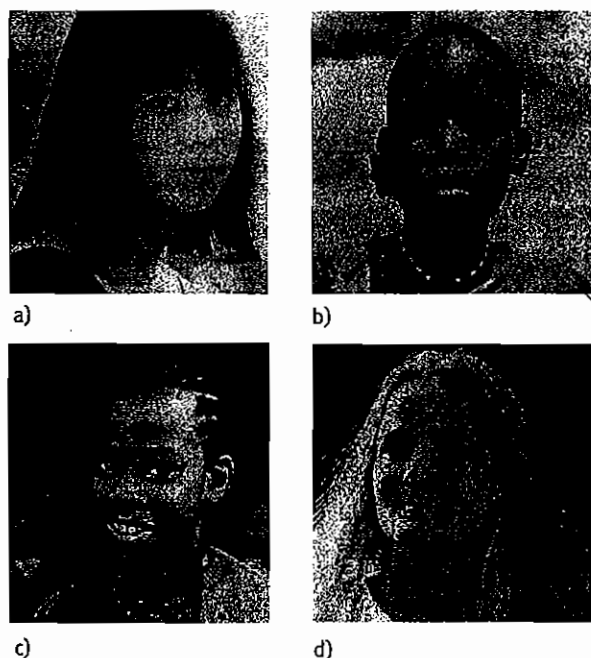
Čovjek već tisućama godina zna da se neka svojstva nasljeđuju, odnosno prenose s roditelja na potomke. Primjerice u Talmudu, židovskoj enciklopediji nastaloj između 2. i 6. stoljeća, zabranjuje se obrezivanje dječaka čije su majke imale bolest nekontroliranog krvarenja, hemofiliju, jer se ta bolest prenosi s majke na sinove. Ljudi su u davnoj prošlosti na temelju križanja i odabira brojnih biljnih i životinjskih vrsta uočavali da se neka svojstva nasljeđuju.

Moderna je genetika začeta sredinom 19. stoljeća u samostanskom vrtu u kojemu je Gregor Mendel križao vrtni grašak pokušavajući objasniti principe nasljeđivanja. Zbog tadašnjih oskudnih znanja o građi i funkciji stanice, Mendelov rad nije bio zadovoljavajuće prihvaćen sve dok na njegovu vrijednost nisu, neovisno jedan o drugom, upozorili botaničari De Vries [De Vries], Correns [Korens] i von Tschermak [fon Čermak]. Oni su uspjeli ponoviti i potvrditi Mendelove rezultate i na drugim vrstama biljaka.

Genetika se kao znanost počela značajnije razvijati tek početkom 20. stoljeća. Tada je znanstvena zajednica bila spremna prihvatiti Mendelova zapažanja zbog novih spoznaja o stanici i kromosomima. Naziv **GENETIKA** prvi je upotrijebio William Bateson [Vilijam Bejtson] 1907. godine.

**GENETIKA je znanost o nasljeđivanju.** Nasljeđivanje je prijenos svojstava iz jedne generacije u drugu (lat. *heres* = nasljednik), odnosno proces koji dovodi do sličnosti između roditelja i potomaka. Spolnim razmnožavanjem jedne vrste, bilo da je riječ o biljci, životinji ili čovjeku, nastaju uvijek potomci iste vrste. Iako su potomci iste vrste međusobno slični (roditelji i potomci, potomci međusobno), oni se razlikuju u mnogobrojnim detaljima, što ih čini neponovljivima i jedinstvenima (sl. 1.1). Različitost ili varijabilnost djelomično je rezultat unutarnjih staničnih čimbenika koji uzrokuju nasljednost, a dijelom vanjskih okolišnih čimbenika. U ljudi je vrlo jednostavno naći primjere

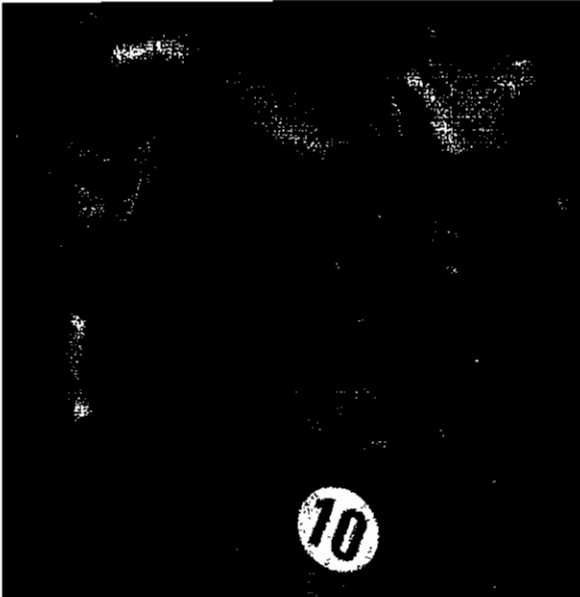
naslijedene varijabilnosti. Ako promatramo skupine ljudi u geografski odvojenim dijelovima svijeta (sl. 1.2.), uočiti ćemo da sve te osobe imaju fizičke osobine koje nam omogućuju da prepoznamo njihovu pripadnost određenoj skupini s obzirom na boju kože i kose, visinu, oblik glave, crte lica itd.



1.2. Nasljedne varijabilnosti u ljudi možemo opaziti promatrajući ljude iz različitih dijelova svijeta: a) Kineskinja iz Hong Konga, b) pripadnik plemena Masai iz Kenije, c) Indijka, d) Europljanka iz Švicarske

Ove su razlike najvećim dijelom rezultat nasljednosti jer se stoljećima prenose iz generacije u generaciju. Međutim, očito je da nisu sve razlike nasljedne. Neke varijabilnosti nastaju zbog načina i stupnja prehrane, druge kao rezultat intenzivne tjelesne aktivnosti (sl. 1.3.), a neke jednostavno nastaju slučajno ili su posljedica čitavog niza raznih okolišnih čimbenika. Katkad je nemoguće reći koja je osobina nasljedna, a koja je rezultat utjecaja okoliša. To posebice vrijedi kada su razlike među jedinkama vrlo male i kada je varijabilnost u populaciji stalna (npr. inteligencija u čovjeka).

Kada su te razlike velike (npr. više prstiju ili polidaktilija u čovjeka) tada je, zbog načina na koji se svojstvo prenosi unutar obitelji tijekom niza generacija, varijabilnost nasljedna.



1.3. Intenzivna tjelesna aktivnost uzrokuje prekomjerno razvijene mišiće, a to je stečena, a ne naslijeđena osobina

Predmeti proučavanja genetike jesu struktura, prienos i djelovanje (funkcija) nasljedne tvari u stanicima. Istraživanja u genetici provode se na svim razinama biološke organizacije, od molekula i pojedinačnih stanica do jedinki i skupina jedinki u populaciji.

Nasljednost i varijabilnost proizlaze iz nasljedne tvari koja se nalazi u jezgri eukariotske stanice, tj. kromosomima, ili u „nukleoidu“ prokariotske stanice. Osnovna su obilježja nasljedne tvari:

● Pohranjivanje informacija

Zivi su organizmi vrlo složene strukture i funkcije pa stoga jezgra oplodene jajne stanice, zigote, mora imati svu potrebnu informaciju za njihov rast i razvoj.



1.1. Sličnosti i razlike između roditelja i potomaka. Na slici su prikazane fotografije dviju obitelji, naravno rasporedene. Svaku obitelj čine roditelji i dvoje djece. Pokušaj „spojiti“ djecu s roditeljima!

○ Sposobnost udvostručivanja

Nasljedna tvar ima sposobnost udvostručivanja (replikiranja), pri čemu nastaju istovjetne kopije koje se prenose na nove generacije.

○ Stabilnost strukture

Da bi vrste zadržale postojanost tijekom evolucije, nužna je stabilnost strukture genetičke informacije.

○ Mogućnost promjene

Katkad je potrebno da se nasljedna tvar mijenja. Mutacijama nastaju novi oblici gena koji nadziru neka nova svojstva, što omogućuje vrstama da se bolje prilagode promijenjenim okolišnim uvjetima.

**S A Ž E T A K**

● Genetika je znanost o nasljeđivanju. Nasljeđivanje je prienos svojstava iz generacije u generaciju stanica ili organizama, odnosno proces koji dovodi do sličnosti između roditelja i potomaka.

● Predmeti proučavanja genetike jesu struktura, prienos i djelovanje nasljedne tvari u stanicima.

● Nasljednost i varijabilnost proizlaze iz nasljedne tvari čije su osnovne značajke: pohranjivanje informacije, sposobnost udvostručivanja, stabilnost strukture i mogućnost promjene.

**PROVJERI SVOJE ZNANJE**

Koji su predmeti proučavanja genetike?

Što omogućuje nasljednost i varijabilnost?

Koje su osnovne značajke nasljedne tvari?

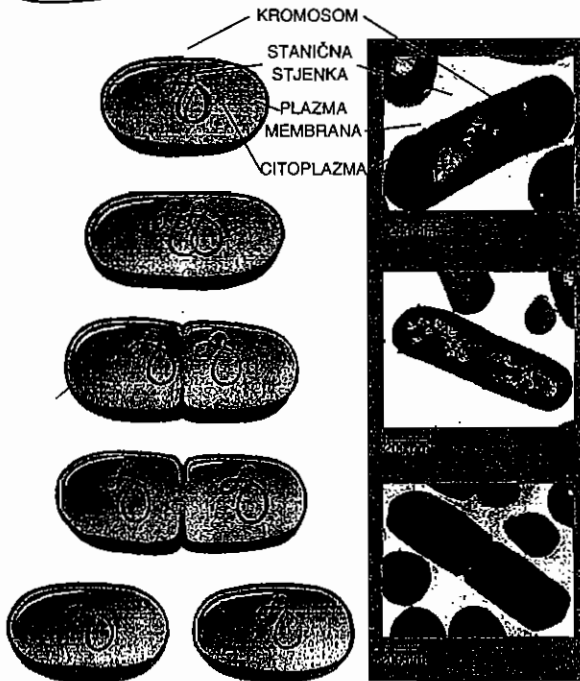
*nukleoidu*

*Genetika*

# NESPOLNO I SPOLNO RAZMNOŽAVANJE

Podsjeti se iz gradiva prvog razreda kako se mogu razmnožavati biljke. Može li čovjek sam razmnožavati neke vrste biljaka? Na koji način? Zašto su sve biljke nastale takvim načinom razmnožavanja potpuno iste?

Živi se organizmi mogu razmnožavati nespolnim i spolnim načinom. Nespolni način razmnožavanja imaju vrlo jednostavni organizmi poput prokariota i jednostaničnih eukariota (gljive, alge i praživotinje). Jedinke koje nastaju nespolnim razmnožavanjem genetički su istovjetne i predstavljaju klon.

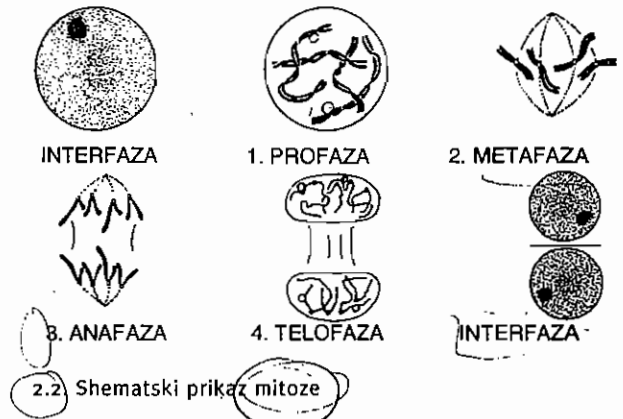


2.1. Binarnom diobom bakterijske stanice nastaju dvije genetički istovjetne bakterijske stanice (klon)

Podsjeti se s pomoću slike 2.1. što je to binarna dioba. Kakvi su potomci binarne diobe? Neki višestanični eukariotski organizmi poput biljaka mogu se također razmnožavati nespolnim ili vegetativnim načinom. Primjerice, ako otkinemo list afričke ljubice i stavimo ga u zemlju, iz njega će se razviti nova biljka koja je genetički istovjetna roditeljskoj biljci jer je nastala mitotskim diobama.

Mitoza je dioba tjelesnih ili somatskih stanica kojom iz jedne stanice majke nastaju dvije stanice kćeri s istim brojem kromosoma koje su genetički

istovjetne. S pomoću slike 2.2. podsjeti se na glavne događaje u mitozu! U staničnom ciklusu kromosomi se tijekom S-faze interfaze udvostručuju pa svaki kromosom ima dvije, genetički istovjetne, sestrinske kromatide. Udvostručivanje kromosoma tijekom S-faze rezultat je semikonzervativne replikacije DNA. Tijekom S-faze jednostruki kromosomi (sadrže jednu dvolančanu molekulu DNA) postaju dvostruki (dvije sestrinske kromatide, dvije dvolančane molekule DNA). U anafazi mitoze razdvajaju se sestrinske kromatide pa svaka stanica-kći dobiva jedan set jednostrukih kromosoma.



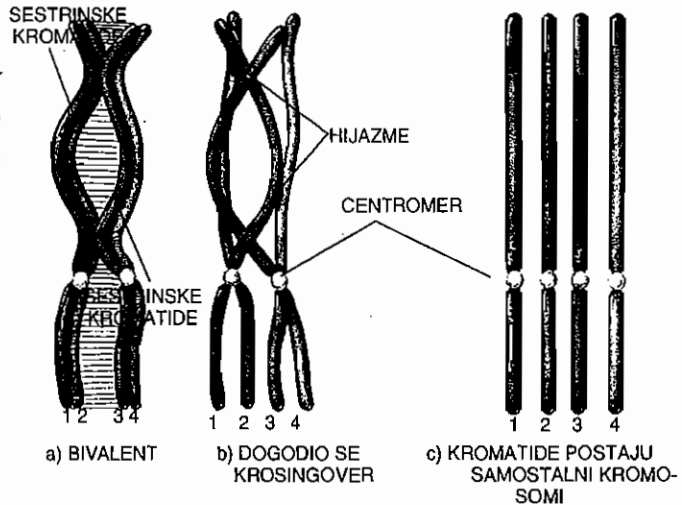
Spolno razmnožavanje uzrokuje varijabilnost. Naime, potomci nastali spolnim razmnožavanjem genetički se razlikuju od svoje braće i roditelja. Uzrok genetičke varijabilnosti jest „ponašanje” kromosoma tijekom spolnog ciklusa, odnosno tijekom gametogeneze!

Spolne stanice ili gamete nastaju mejozom, koju čine redukcijska ili prva mejotska dioba i ekvacijska ili druga mejotska dioba. Na slici 2.3. shematski je prikazan tijek mejoze. Opiši sliku! Rezultat su mejoze četiri stanice kćeri (gamete) s haploidnim brojem kromosoma ( $n$ , jedan set kromosoma) koje su međusobno genetički različite. Mejoza omogućuje nasljednost i varijabilnost. Svaka stanica-kći mejozom nasljeđuje jedan set kromosoma, odnosno gena, dok varijabilnost ima osnovu u miješanju očevog i majčinog genetičkog materijala tijekom mejoze. Naime, u profazi prve mejotske diobe sparuju se homologni kromosomi<sup>2</sup> (majčin i očev kromosom, sl. 2.4.) te nastaju bivalenti (sl. 2.5.a). U bivalentu dolazi do izmjene nesestrin-

*S diploidnim brojem kromosoma 2n*

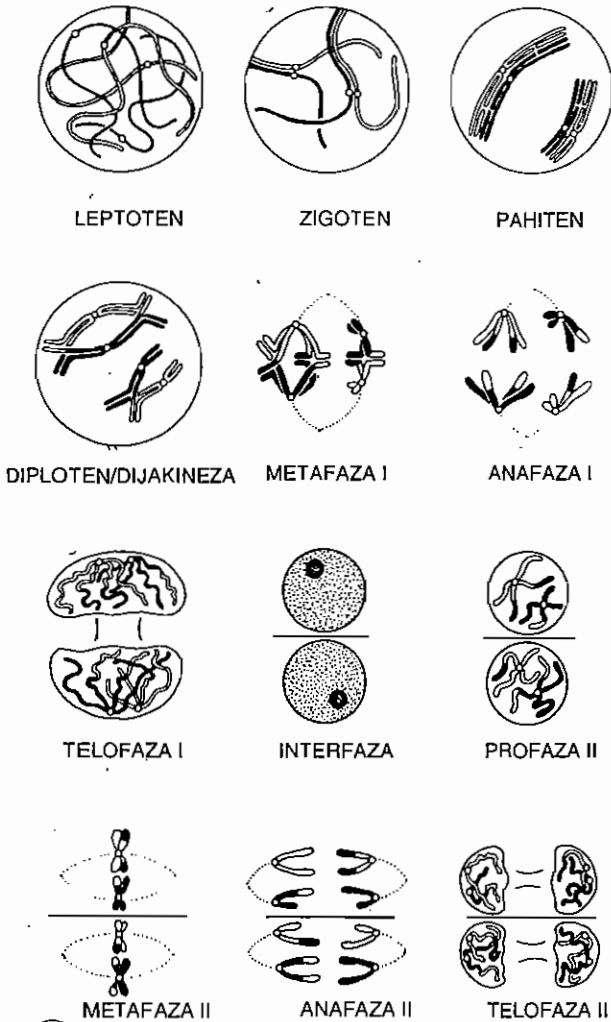


skih kromatida očevog i majčinog kromosoma, što nazivamo **krosingoverom** (engl. *crossing-over* = prekrizanje), (sl. 2.5.b). Pri tome nastaju nove kombinacije gena u gametama (sl. 2.5.c), odnosno nove kombinacije svojstava.

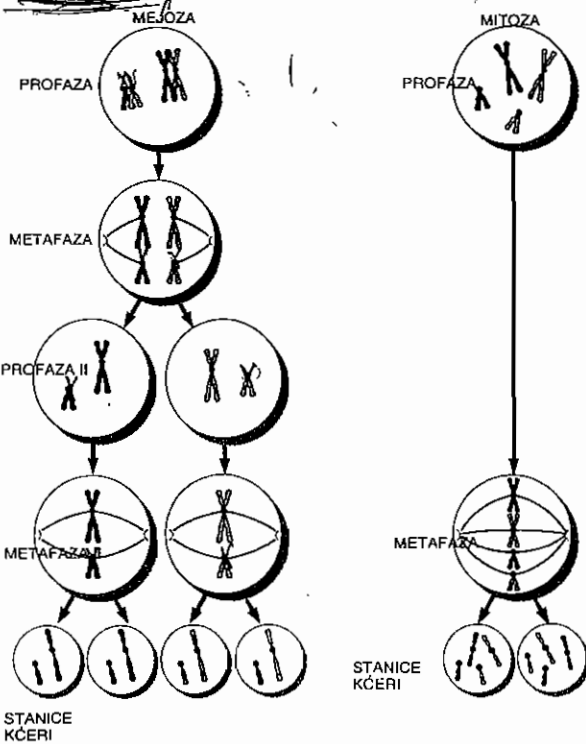


2.5. a) Bivalent nastaje sparivanjem homolognih kromosoma, b) Izmjena dijelova nesestrinskih kromatida (1,3), krosingover: mjesto izmjene nazivamo hijazmom, c) Nove kombinacije gena u gametama (1 i 3)

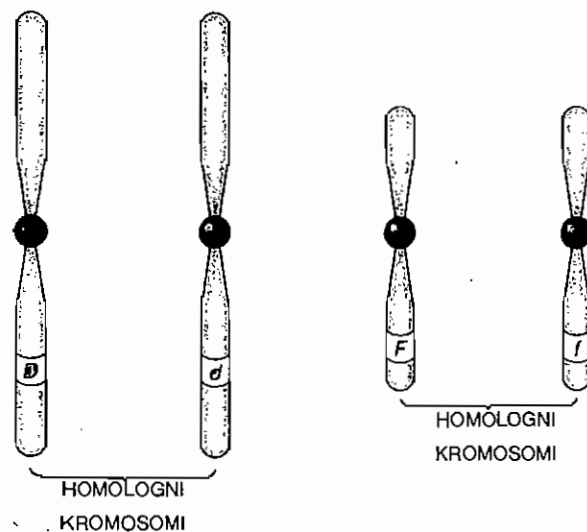
Mjesto prekrizanja možemo vidjeti s pomoću svjetlosnog mikroskopa, a nazivamo ga **hijazmom**. Mejoza osigurava kontinuitet u broju kromosoma neke vrste jer u anafazi prve mejoze reducira se broj kromosoma ( $2n \rightarrow n$ ). Ekvacijska je dioba istovjetna mitozu. Kada ne bi bilo redukcijske diobe, broj kromosoma nakon svake bi oplodnje bio dvostruko veći, što bi dovelo do ozbiljne genske neravnoteže.



2.3. Shematski prikaz mejoze



2.6. Usporedba mitoze i mejoze

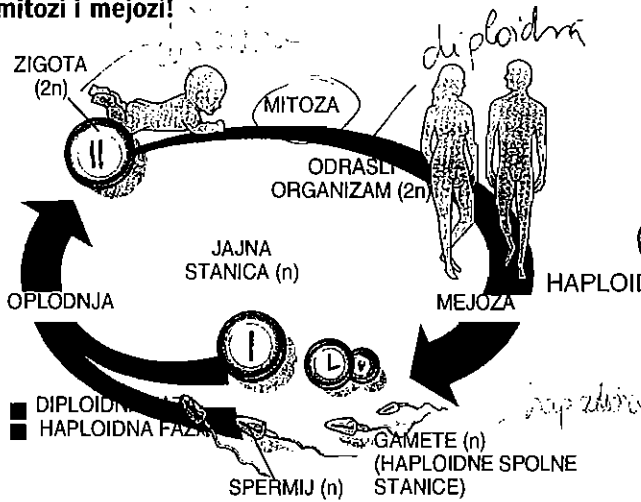


2.4. Homologni kromosomi nose gene za ista svojstva

## ŽIVOTNI CIKLUSI

Životni ciklus uključuje rast, razvoj i spolno razmnožavanje organizma zahvaljujući izmjeni diploi-

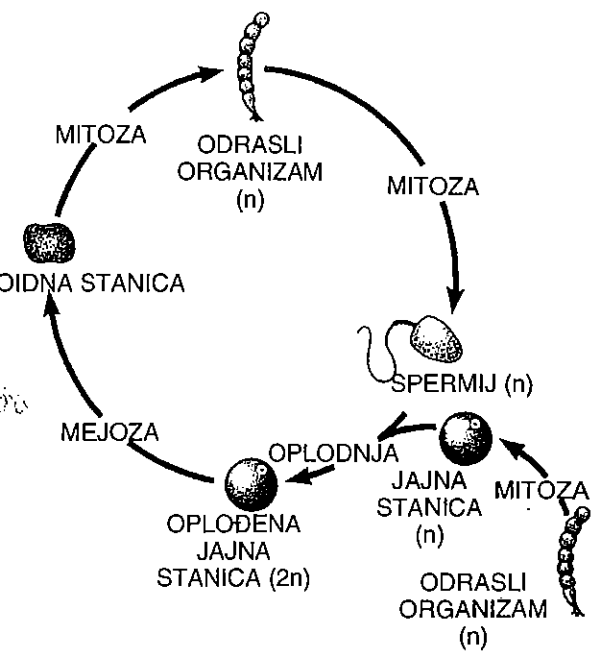
dne i haploidne faze, za što su odgovorne mitozom i mejoza. S pomoću slike 2.6. ponovi najvažnije o mitozom i mejozi!



2.7. Životni (spolni) ciklus čovjeka

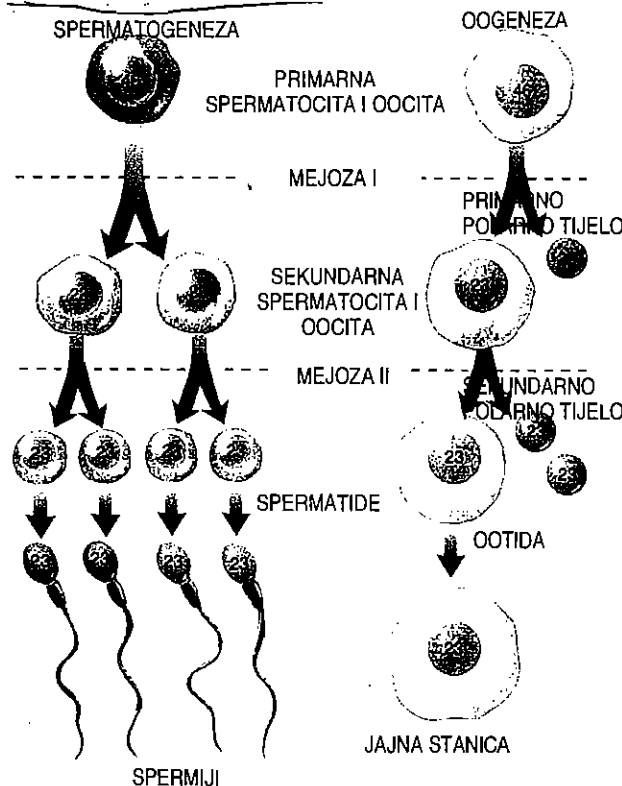
Mitoza je dioba kojom nastaju genetički istovjetni produkti, što omogućuje rast i razvoj organizma. Ona osigurava stalan broj kromosoma u svim tjelesnim ili somatskim stanicama nekog organizma, a mejozom nastaju spolne stanice ili gamete. Tijekom spolnog ciklusa izmjenjuju se diploidna ( $2n$ ) i haploidna faza ( $n$ ).

jer se haploidne gamete kombiniraju u diploidnu zigotu (sl. 2.7.).



2.9. Haploidni životni ciklus jednostaničnih organizama

Kroz opisani životni ciklus prolaze sisavci, ali i neki niži organizmi poput alga i gljiva. U čovjeka svaka tjelesna (somatska) stanica ima 46 kromosoma. Tjelesne su stanice diploidne ( $2n = 46$ ), što znači da imaju dvije garniture (dva seta) homolognih kromosoma. Spolne stanice koje nastaju spermatogenezom odnosno oogenezom u specijaliziranim tkivima (testisi, odnosno jajnici, sl. 2.8.) haploidne su jer imaju samo jednu garnituru; odnosno jedan set kromosoma ( $n = 23$ ). Spajanjem spolnih stanica (jaje i spermij), tj. oplodnjom, nastaje zigota koja je diploidna, a to znači da ima dva seta kromosoma (jedan set potječe od oca, a drugi od majke, sl. 2.7.). Iz zigote se mitotskim diobama razvije cijeli organizam.



2.8. Gametogeneza. Lijevo: spermatogeneza u testisima, desno: oogeneza u jajnicima

Mejozom iz diploidnih stanica nastaju haploidni produkti koji su genetički različiti. Spajanjem gameta, oplodnjom, ponovno nastaje diploidna faza

Jednostavniji organizmi poput jednostaničnih alga, gljiva i nekih praživotinja većim su dijelom životnog ciklusa haploidne. Spajanjem gameta nastaje zigota koja je diploidna, ali ona se ubrzo dijeli mejozom kojom nastaju haploidni produkti (sl. 2.9.). U biljaka životni ciklus čini izmjena diploidne i haploidne generacije. Haploidna je generacija gametofit na kojem haploidne gamete nastaju mitozom. Spajanjem gameta nastaje diploidna zigota iz koje se mitozama razvije diploidna generacija, sporofit. Na sporofitu mejozom nastaju haploidne spore iz kojih mitozama ponovno nastaje haploidni gametofit (sl. 2.10.).

## SAŽETAK

- ⇒ Živi organizmi mogu se razmnožavati nespolnim i spolnim načinom.
- ⇒ Jedinke nastale nespolnim načinom genetički su istovjetne i nazivamo ih klonom.
- ⇒ Spolno razmnožavanje izvor je genetičke varijabilnosti u prirodi.
- ⇒ Spolne stanice ili gamete nastaju mejozom koju čine redukcijska i ekvacijska dioba. Mejozom nastaju haploidni produkti koji su genetički različiti. Uzrok je tomu međusobna razmjena dijelova majčina i očeva kromosoma u profazi prve mejoze, krosingover. Pri tome nastaju nove i jedinstvene kombinacije gena.
- ⇒ Životni ciklus uključuje rast, razvoj i spolno razmnožavanje organizma zahvaljujući izmjeni diploidne i haploidne faze za što su odgovorne mitozu i mejozu.
- ⇒ Mitoza je dioba tjelesnih ili somatskih stanica kojom nastaju genetički istovjetni produkti.
- ⇒ Životne cikluse različitih vrsta organizama razlikujemo prema duljini trajanja haploidne i diploidne faze.

## Zadaci

1. Tjelesne stanice kućnog miša imaju 40 kromosoma. Koliko kromosoma miš nasljeđuje od oca, a koliko od majke?
2. Neka tjelesna stanica ima 16 kromosoma. Koliko će kromosoma imati stanice kćeri nastale mitozom? Ako ova stanica ulazi u mejozu, koliko će stanica nastati i koliko će kromosoma biti u svakoj stanici?

## POVIJERI SVOJE ZNANJE

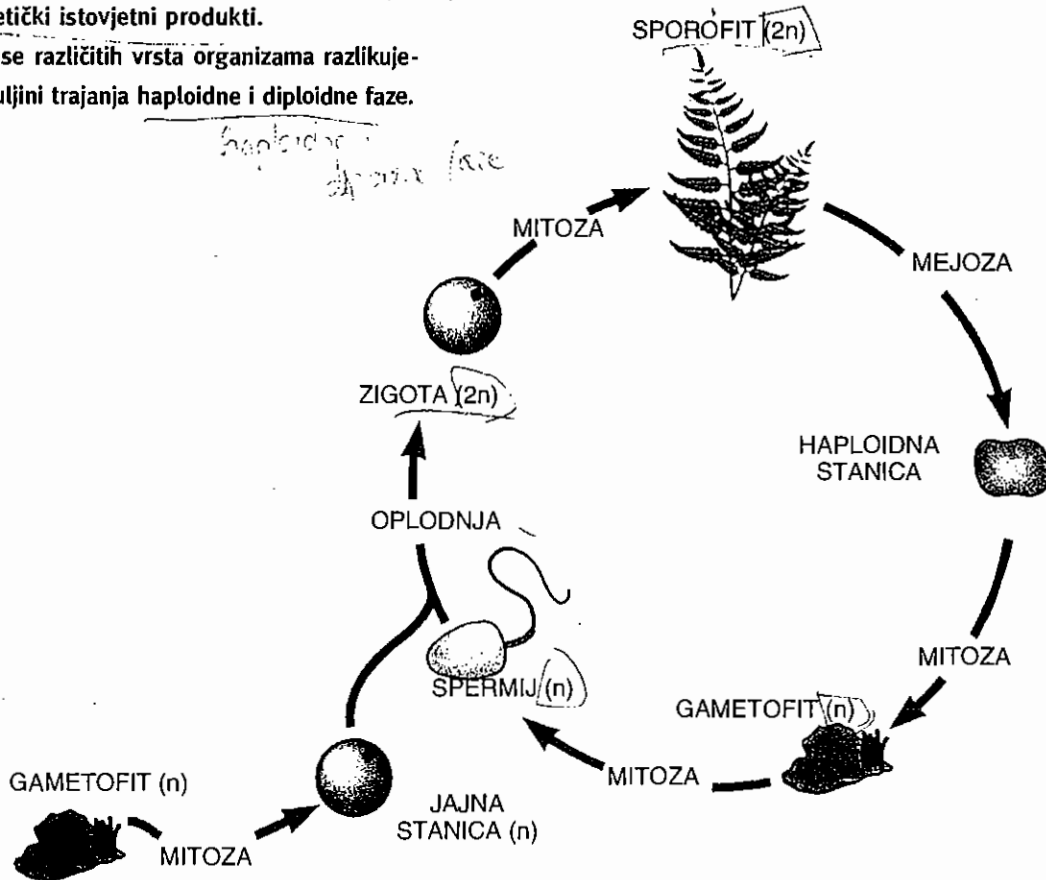
Navedi sličnosti i razlike između mitoze i mejoze!

Opiši životni ciklus čovjeka!

Koje je biološko značenje mitoze, a koje mejoze?

Što je uzrok varijabilnosti?

16 → 32



2.10. Životni ciklus paprati (izmjena generacija)

<sup>1</sup> Gametogeneza = proces nastajanja gameta koji uključuje mejozu.

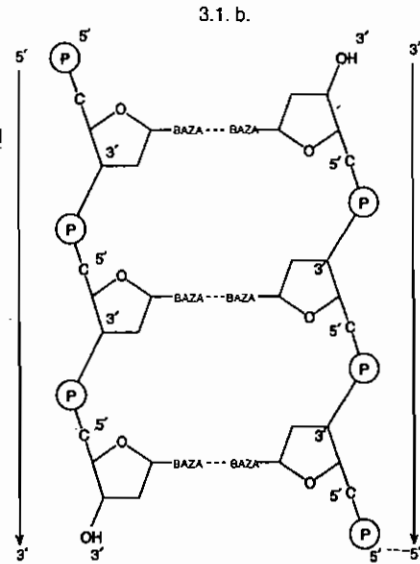
<sup>2</sup> Homologni kromosomi nose gene za ista svojstva.

# MOLEKULARNA OSNOVA NASLJEĐIVANJA

DNA

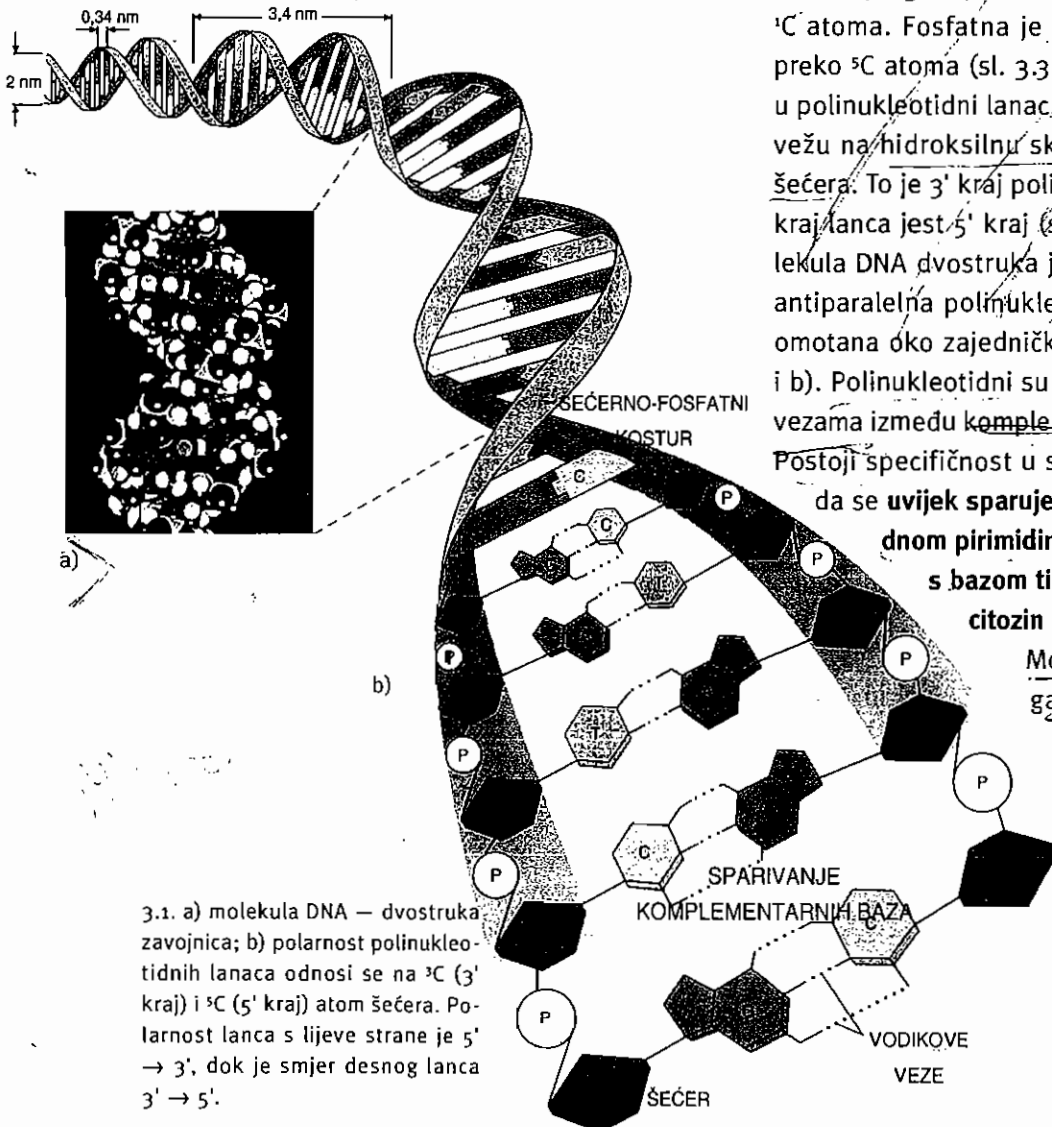
Ponovi građu nukleinskih kiselina! Otkriće trodimenzionalne strukture molekule DNA jedno je od najvažnijih otkrića prošloga stoljeća. Što misliš zašto?

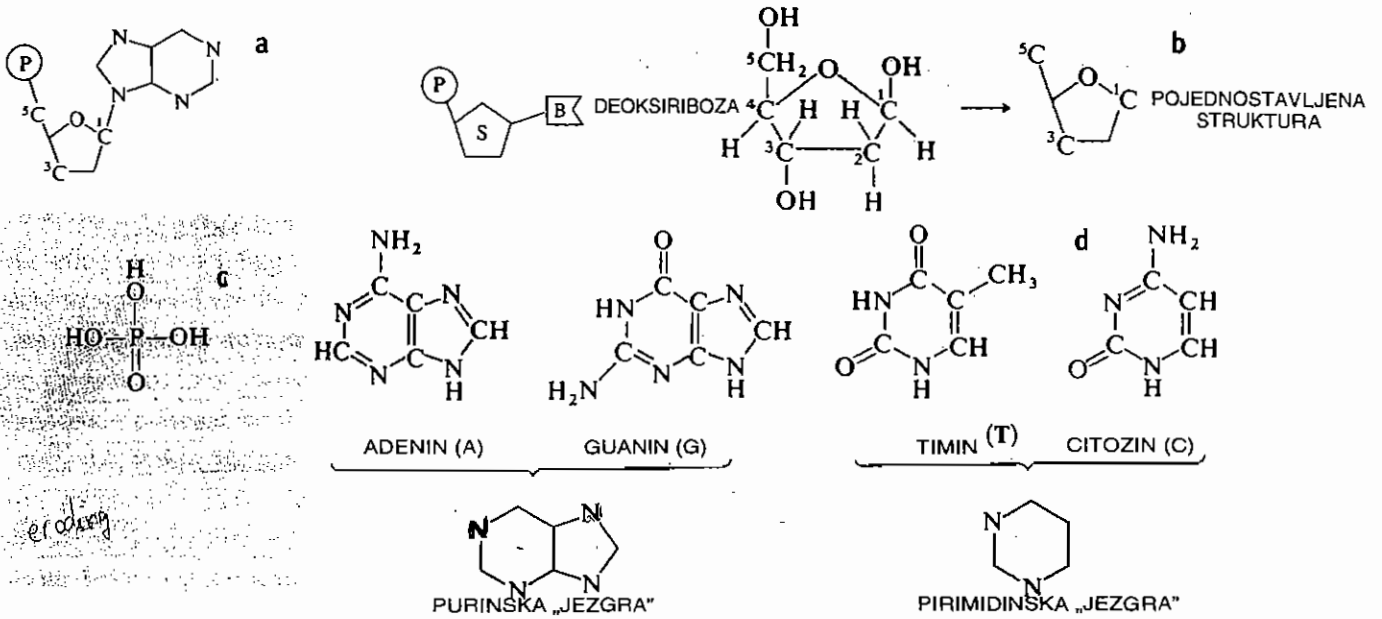
Potomci nasljeđuju od roditelja kodiranu informaciju u obliku nasljednih jedinica koje nazivamo genima. Prema najnovijim istraživanjima, humani genom<sup>3</sup> čini oko 30 000 gena koje smo naslijedili od oca i majke. Geni su građeni od molekule deoksiribonukleinske kiseline, DNA, koju čine dva polinukleotidna lanca omotana oko zamišljene oši u dvostrančanu zavojnicu (sl. 3.1.a). Osnovna jedinica strukture molekule DNA jest nukleotid (sl. 3.2.a). Svaki nukleotid čine tri molekule: šećer, fosfatna skupina (sl. 3.2.c) i dušikova baza. Šećer je pen-



toza deoksiriboza (sl. 3.2.b). Purinske dušikove baze jesu adenin i gvanin, a pirimidinske citozin i timin (sl. 3.2.d). Baza je vezana na šećer preko 'C atoma. Fosfatna je skupina vežana na šećer preko 5C atoma (sl. 3.3.). Nukleotidi se povezuju u polinukleotidni lanac. Novi se nukleotidi uvijek vežu na hidroksilnu skupinu (-OH) na 3C atomu šećera. To je 3' kraj polinukleotidnog lanca. Drugi kraj lanca jest 5' kraj (sl. 3.3.). Prema tome, molekula DNA dvostruka je zavojnica koju čine dva antiparalelna polinukleotidna lanca međusobno omotana oko zajedničke zamišljene oši (sl. 3.1.a i b). Polinukleotidni su lanci povezani vodikovim vezama između komplementarnih dušikovih baza. Postoji specifičnost u sparivanju baza, što znači da se uvijek sparuje jedna purinska baza s jednom pirimidinskom bazom; baza adenin s bazom timin; baza gvanin s bazom citozin (sl. 3.4.).

Molekulu DNA prvi je iz jezgara bijelih krvnih stanica i spermija lososa izolirao Fridrih Miescher. [Fridrih Mišer] 1870. go.





3.2. Osnovna strukturalna jedinica DNA, nukleotid (a) građen je od: b) šećera deoksiriboze, c) fosfatne skupine i d) dušikove baze

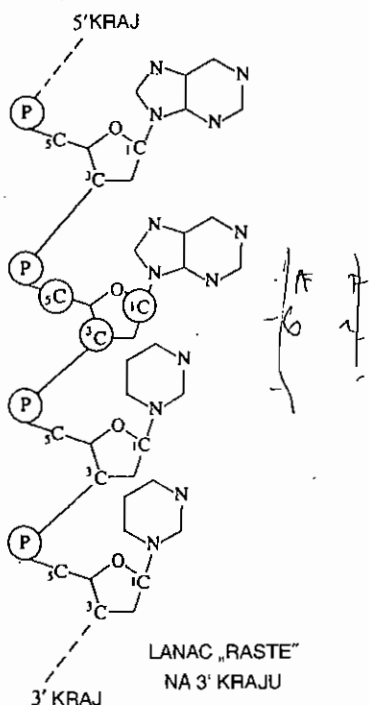
Francis Crick 1953.

dine. On je tu makromolekulu nazvao „nukleinom”. Feulgen [Folgen] je 1937. godine posebnom tehnikom bojenja pokazao da se većina molekule DNA nalazi u staničnoj jezgri. Prve dokaze o tome da je molekula DNA nositeljica genetičke informacije dali su Griffith 1928. g. (Podsjeti se pokusa transformacije!), a zatim 1944. godine Avery, MacLeod i McCarty. U otkrivanju strukture molekule DNA sudjelovalo je mnogo znanstvenika 50-tih godina 20. stoljeća: Linus Pauling (Kalifornija) SAD, Maurice Wilkins i Rosalind Franklin (London, Velika Britanija), James Watson [Votson] i Francis Crick [Krik] (Cambridge, Velika Britanija) i mnogi drugi. **Strukturu DNA otkrili su istraživači James**

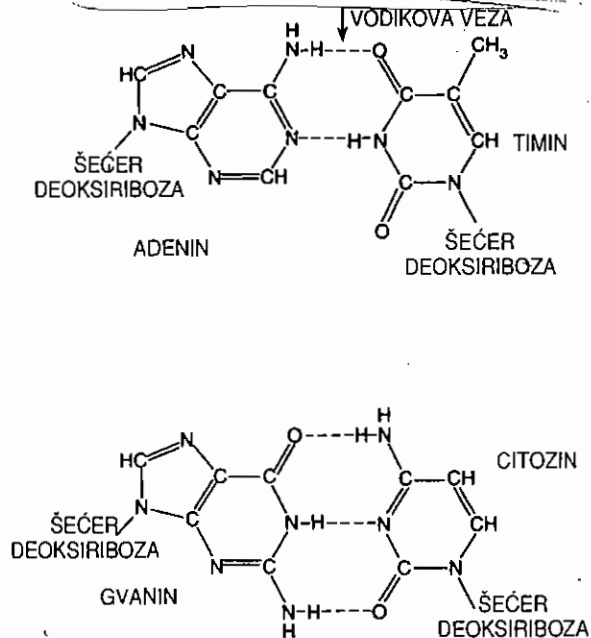
**Watson i Francis Crick 1953. godine.** Watson i Crick zajedno su s M. Wilkinsonom dobili 1962. godine Nobelovu nagradu za medicinu za istraživanja strukture DNA.

### UDVOSTRUČAVANJE ILI REPLIKACIJA DNA

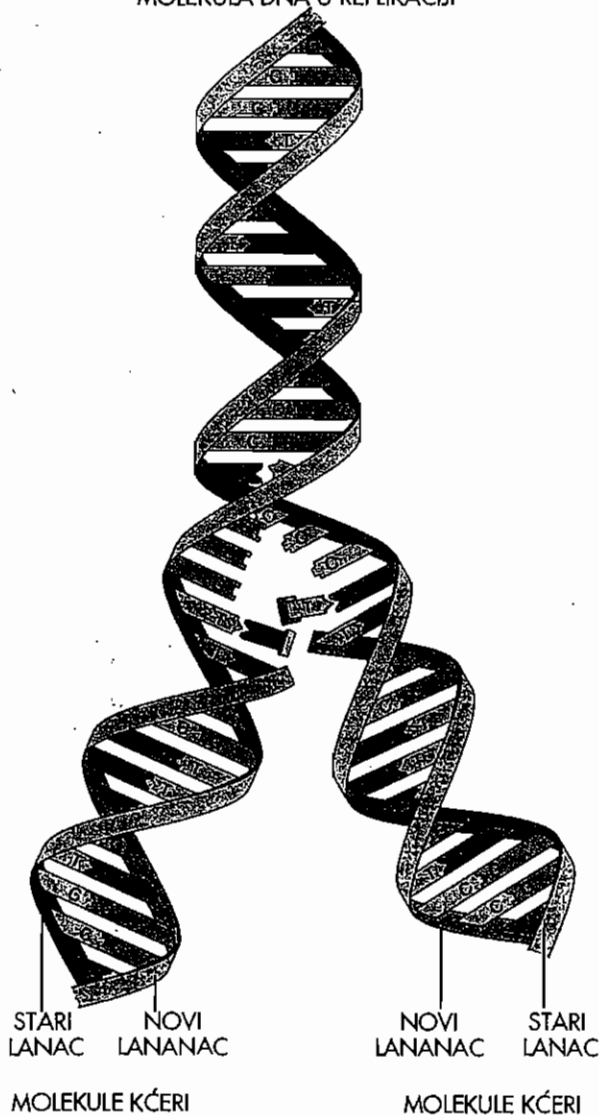
Nasljeđivanje svojstava ima kemijsku osnovu u **semikonzervativnoj replikaciji DNA** (sl. 3.5.) pri čemu nastaju kopije gena koje se prenose s roditelja na potomka. Replikacija ili udvostručavanje DNA događa se tijekom S-faze interfaze, a obavlja se s pomoću različitih enzima od kojih je najvažniji



3.3. Shematski prikaz polinukleotidnog lanca na kojem se vidi kako su nukleotidi međusobno povezani



3.4. Sparivanje komplementarnih dušikovih baza. Adenin je s timinom povezan dvostrukom vodikovom vezom, a citozin s gvaninom trostrukom vodikovom vezom.



3.5. Semikonzervativna replikacija DNA

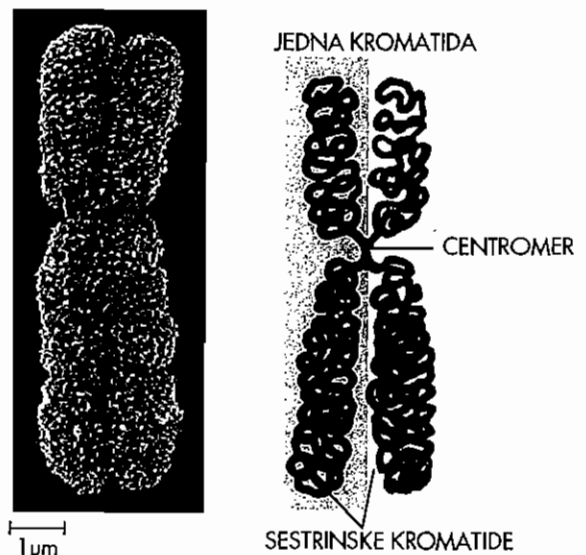
DNA polimeraza. Prema modelu replikacije DNA koji su predložili Watson i Crick, replikacija započinje odvajanjem polinukleotidnih lanaca zbog pucanja vodikovih veza između komplementarnih dušikovih baza. Svaki polinukleotidni lanac služi kao kalup za sintezu novoga komplementarnog lanca. Rezultat replikacije dvije su istovjetne molekule kćeri, kopije originalne dvostruke zavojnice. To je **semikonzervativna replikacija** zbog toga što se svaka novonastala molekula sastoji od originalnoga roditeljskog lanca i novosintetiziranog lanca (sl. 3.5.).

### ■ GRADA KROMOSOMA

Podsjeti se kako se iz DNA i bjelančevina oblikuje kromosom!

Molekula DNA dio je strukture koju nazivamo **kromosomom**<sup>4</sup>. S obzirom na staničnu organizaciju razlikujemo prokariotski i eukariotski kromosom (sl.

3.6.). Prokariotski je kromosom kružna dvolančana molekula DNA. Takve kromosome imaju virusi, bakterije i organeli eukariotske stanice poput plastida i mitohondrija. DNA eukariotske stanice podijeljena je i pakirana u kromosome s pomoću bazičnih bjelančevina (proteina) histona i drugih kiselih i neutralnih nehistonskih bjelančevina (sl. 3.7.). Kompleks DNA i bjelančevina zovemo **kromatin**<sup>5</sup> ili **nukleoprotein**. Nakon replikacije DNA svaki se kromosom sastoji od dviju sestrinskih kromatida međusobno povezanih centromerom, a svaka kromatida sadrži jednu molekulu dvolančane DNA (sl. 3.6.b). Kromosomi postaju vidljivi u mikroskopu tek kada započinje stanična dioba. Do tada ih ne možemo vidjeti pojedinačno jer su despiralizirani. Kada započinje dioba, kromosomi se počinju spiralizirati odnosno jače pakirati s pomoću bjelančevina. Osnovna jedinica kromatina jest **nukleosom**, a čini ga dvolančana molekula DNA omotana oko 8 molekula histona (sl. 3.7.e). Nukleosomi su međusobno povezani golom DNA i čine **nukleosomsko vlakno**. Nukleosomsko vlakno može se vidjeti s pomoću elektronskog mikroskopa, a nukleosomi izgledaju poput perlica na ogrlici (sl. 3.7.e). Nukleosomsko se vlakno s pomoću drugih histona pakira u kromatinsko ili solenoidno vlakno (interfazna jezgra, sl. 3.7.d), a zatim je, tijekom diobe, pakiranje sve jače. To pakiranje nazivamo **spiralizacijom**. Kromosomi su maksimalno spiralizirani u metafazi (sl. 3.7.a) i tada najbolje možemo proučavati njihovu strukturu. Broj je kromosoma stalan i karakterističan za pojedinu vrstu, npr. vinska mušica ima 8 kromosoma, grašak 14, miš 40, čovjek 46, golub 80,



3.6. Eukariotski kromosom: elektronskomikroskopska snimka — lijevo; svaka sestrinska kromatida kromosoma sadrži jednu molekulu dvolančane DNA — desno

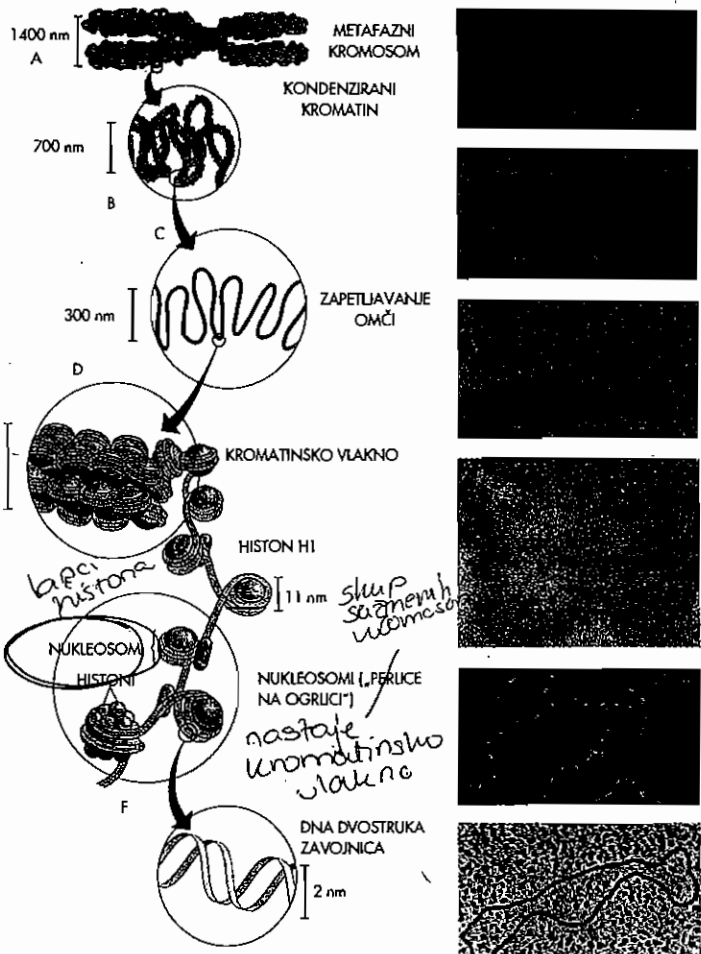
a indijska paprat čak 1 260. Tijekom spolnog razmnožavanja potomci nasljeđuju od roditelja kromosome koji nose gene za određena svojstva. Gen je dio molekule DNA ili redosljed nukleotidnih parova duž molekule DNA koji nosi informaciju za bjelančevinu (protein) ili molekulu RNA. Geni prokariotske stanice razlikuju se od eukariotskih gena. Naime, dijelovi eukariotskog gena koji nose informaciju za neki produkt, **eksoni**, isprekidani su dijelovima koji ne nose nikakvu informaciju, **intronima** (sl. 3.8.). U prokariota takvih intronskih dijelova gena nema.

### SAŽETAK

- Nasljedna tvar jest molekula DNA, a njezini su dijelovi nasljedne jedinice ili geni.
- DNA molekula je dvostruka zavojnica koju čine dva polinukleotidna lanca međusobno omotana oko zamišljene osi. Osnovna jedinica polinukleotidnog lanca jest nukleotid građen od šećera deoksiriboze, fosfatne skupine i dušične baze: purinske ili pirimidinske.
- Polinukleotidni lanci vezani su vodikovim vezama između komplementarnih baza. Purinska baza uvijek se sparuje s pirimidinskom bazom: adenin se sparuje s timinom, a gvanin s citozinom.
- Zbog specifičnoga sparivanja baza redosljed nukleotida u jednom lancu određuje redosljed nukleotida u drugom lancu. Stoga su dva polinukleotidna lanca međusobno komplementarna.
- Molekula DNA se udvostručuje semikonzervativnom replikacijom.
- Gen je dio molekule DNA ili redosljed nukleotidnih parova baza koji nosi informaciju za bjelančevinu ili molekulu RNA.

### PROVJERI SVOJE ZNANJE

- Opiši strukturu molekule DNA!  
 Koja je razlika između prokariotskog i eukariotskog kromosoma?  
 Kada se i kako udvostručuje molekula DNA?  
 Što je kromatin i po čemu se razlikuje od kromosoma?  
 Izradite pojednostavnjeni model dvolančane uzvojnice koristeći se jednostavnim materijalom poput žice, komadića spužve i sl. Više o modelima molekule DNA saznajte na internet adresi: <http://www.ncbe.reading.ac.uk/DNA50/models.html>  
 Više o Watsonovu i Crickovu otkriću saznajte na Internet adresama:  
<http://www.chemheritage.org/EducationalServices/chemach/ppb/cwwf.html>;  
<http://www.dna50.org/main.htm>



3.7. Stupnjevi spiralizacije kromatina: od gole DNA (F) do metafaznoga kromosoma (A)

EKSON INTRON EKSON INTRON EKSON

3.8. Građa eukariotskog gena. Kodirajuće regije eksoni prekidane su nekodirajućim regijama intronima.

### ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

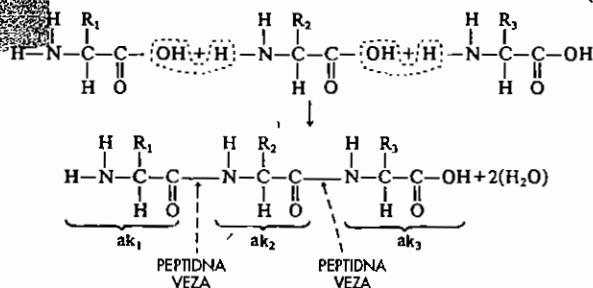
Svake godine u prosincu u Švedskoj se dodjeljuje Nobelova nagrada. Predaje ju švedski kralj istaknutim znanstvenicima u području medicine i fiziologije, fizike, kemije te osobama koje su se posebno istaknule na području književnosti, ekonomije i mira. Naime, 10. prosinca godišnjica je smrti Alfreda Nobela, bogatoga švedskog industrijalca i izumitelja. Nobel je, među ostalim, izumio detonator i proces detonacije nitroglicerina. Nakon njegove smrti osnovana je zaklada iz koje se financira dodjela nagrada istaknutim znanstvenicima, književnicima i političarima. Nobelova se nagrada dodjeljuje od 1901. godine, a sastoji se od diplome, medalje i novčanih sredstava (1997. godine to je bila vrijednost od 1 milijuna dolara).

<sup>3</sup> Genom = svi geni haploidnog seta kromosoma  
<sup>4</sup> Kromosom = intaktna genetička jedinica nekog organizma  
<sup>5</sup> Razlika između kromatina i kromosoma je u stupnju spiralizacije.

# OD GENA DO BJELANČEVINA

*sinteza proteina*

Prisjeti se kako se ostvaruje nasljedna uputa?  
Od kojih su monomernih jedinica građene bjelancevine?

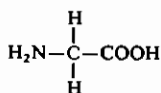


4.1. Povezivanje aminokiselina. Karboksilna skupina jedne aminokiseline veže se za amino-skupinu druge aminokiseline, te uz oslobađanje jedne molekule vode nastaje peptidna veza.

Geni određuju strukturu bjelancevina, odnosno poredak aminokiselina u polipeptidnom lancu. Bjelancevine su organske molekule građene od aminokiselina međusobno povezanih peptidnom vezom (sl. 4.1.). U bjelancevinama nalazimo 20 različitih esencijalnih aminokiselina<sup>6</sup> (sl. 4.2.).

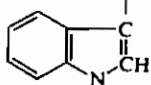
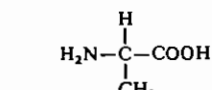
## AMINOKISELINE I SKRAĆENICE

|                   |     |
|-------------------|-----|
| ALANIN            | ALA |
| ARGININ           | ARG |
| ASPARAGIN         | ASN |
| ASPARAGINSKA KIS. | ASP |
| CISTEIN           | CYS |
| GLUTAMIN          | GLN |
| GLUTAMINSKA KIS.  | GLU |
| GUCIN             | GLY |
| HISTIDIN          | HIS |
| IZOLEUCIN         | ILE |
| LEUCIN            | LEU |
| UZIN              | LYS |
| METIONIN          | MET |
| FENILALANIN       | PHE |
| PROLIN            | PRO |
| SERIN             | SER |
| TREONIN           | THR |
| TRIPTOFAN         | TRP |
| TIROZIN           | TYR |
| VALIN             | VAL |

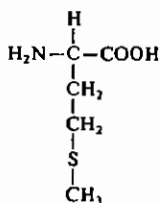


PRIMJERI STRUKTURE AMINOKISELINA

GUCIN JE NAJEDNOSTAVNIJA AMINOKISELINA



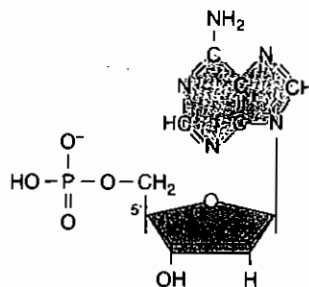
TRIPTOFAN JE AROMATSKA AMINOKISELINA



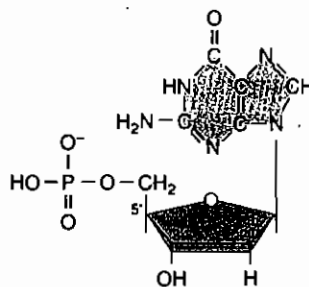
METIONIN SADRŽI SUMPOR

4.2. Dvadeset različitih aminokiselina izgrađuje bjelancevine

Ako znamo da je gen određeni slijed (sekvenca) nukleotida u molekuli DNA, to znači da je upravo u tom nizu nukleotida sadržana informacija o redoslijedu aminokiselina, dakle, o strukturi bjelancevina. U molekuli DNA razlikujemo četiri nukleotida (sl. 4.3.), prema dušikovim bazama adeninu, gva-

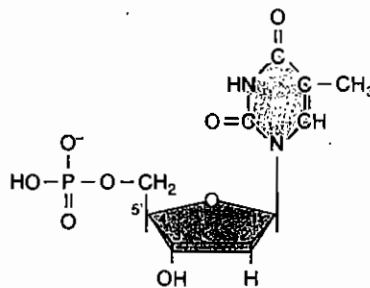


ADENIN (A)

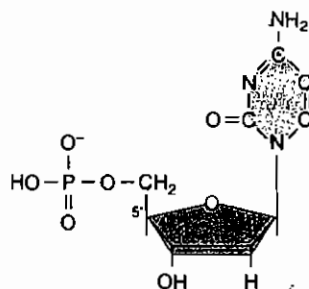


GVANIN (G)

a) PURINSKI NUKLEOTIDI



TIMIN (T)



CITIZIN (C)

b) PIRIMIDINSKI NUKLEOTIDI

4.3. Nukleotidi s purinskim i pirimidinskim bazama

ninu, citozinu i timinu, što je sasvim dovoljno za određivanje 20 esencijalnih aminokiselina. Kada bi jedan nukleotid određivao jednu aminokiselinu tada bi bjelancevine imale samo četiri aminokiseline ( $4^1=4$ ). Kombinacija od dvaju nukleotida za jednu aminokiselinu,  $4^2=16$ , znači da bi bjelancevine imale najviše 16 aminokiselina. Kombinacija od triju nukleotida ( $4^3=64$ ) ili triplet nukleotidnih baza je najmanja jedinica koja nosi informaciju, odnosno kodira za jednu aminokiselinu. Prema tome, genetička poruka za polipeptidni lanac za-



četvrtak 12.10.

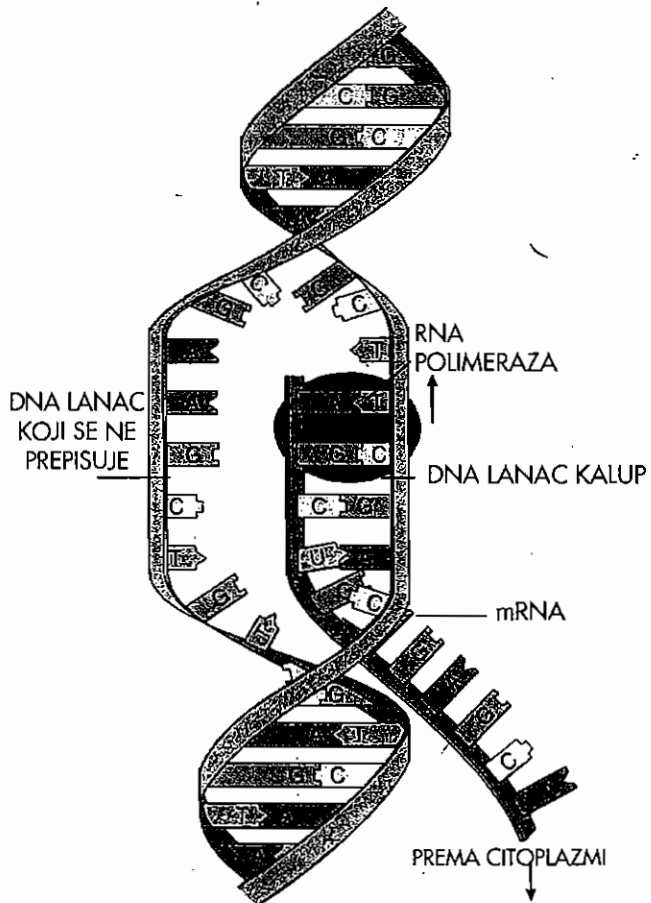
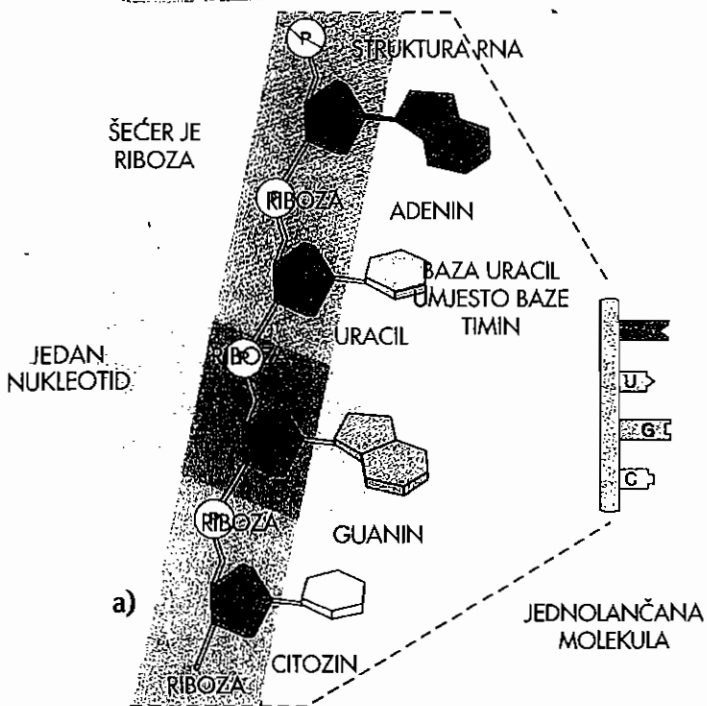
pisana je u molekuli DNA kao niz od triju nukleotida (tripleti) koje nazivamo **genetičkim kodom** (sl. 4.4. str. 22). Genetički je kod univerzalan i jednak je u svih živućih organizama (od bakterija do čovjeka). Budući da u **genetičkom kodu** ima 64 tripleta ( $4^3$ ), to je i više nego dovoljno informacija za 20-esencijalnih aminokiselina, pa više kodova određuje istu aminokiselinu.

64 gati i namatati u složene oblike gdje se mogu naći i dvolančana područja (sl. 4.5.a)

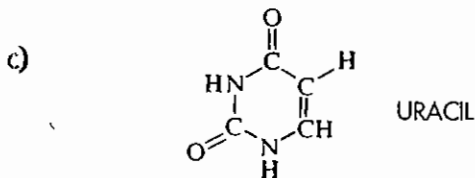
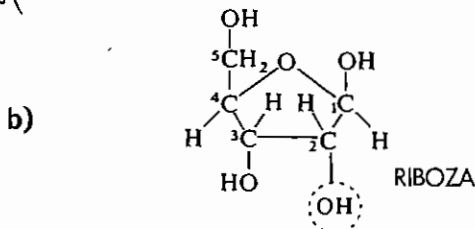
2. Šećer u RNA jest riboza, na 2' C atomu ima hidroksilnu skupinu (sl. 4.5.b)

3. Umjesto baze timin dolazi baza uracil (sl. 4.5.c)

U stanici se nalaze tri različite vrste RNA prijeko potrebne za biosintezu bjelančevina: mRNA (glasnička ili „messenger“), tRNA (prijenosna ili transportna) i rRNA (ribosomska).



Mony



4.5. a) struktura molekule RNA, b) struktura šećera riboze, c) struktura baze uracila

Uputu za sintezu različitih bjelančevina geni nose na posredan način. Most koji povezuje genetičku informaciju, koja se nalazi u DNA, i sintezu bjelančevina jest molekula **ribonukleinske kiseline, RNA** (sl. 4.5.a-c). Struktura molekule RNA slična je strukturi DNA. Razlikuju se u ovom:

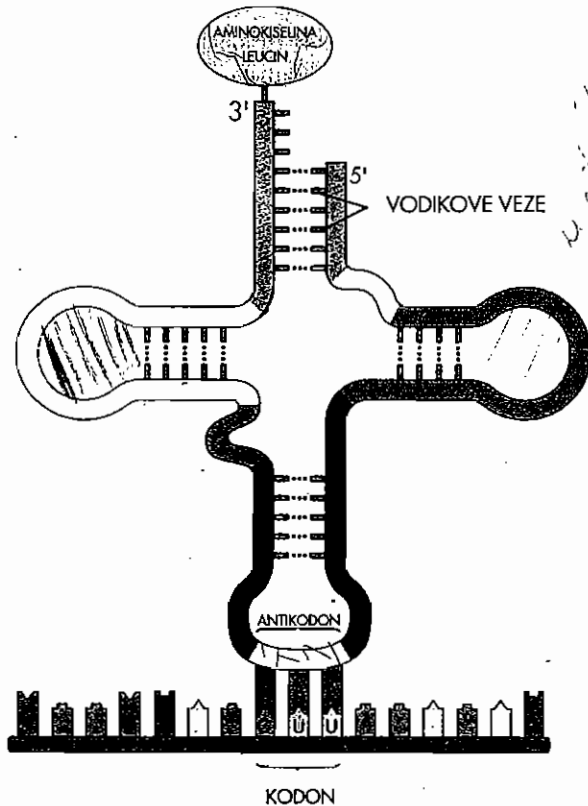
1. RNA je jednolančana molekula, premda se može sla-

4.6. Prepisivanje (transkripcija) zbiva se na jednom lancu DNA (kalup) s pomoću enzima RNA polimeraze. Na lancu kalupu sintetizira se mRNA na temelju sparivanja komplementarnih baza. U molekuli mRNA umjesto baze timin nalazi se baza uracil.

Glasnička ili mRNA prenosi genetičku informaciju iz jezgre u citoplazmu. Proces sinteze mRNA na jednom polinukleotidnom lancu kalupu DNA naziva se **prepisivanjem ili transkripcijom** (sl. 4.6.), a započinje nakon razdvajanja polinukleotidnih lanaca. Pri tome se, na temelju specifičnog sparivanja komplementarnih baza, sintetizira molekula mRNA s pomoću enzima **RNA polimeraze**. Molekula mRNA, komplementarna lancu kalupu DNA na kojem nastaje, nosi informaciju u obliku tripleta baza koje nazivamo **kodonima**. Kodoni u molekuli mRNA komplementarni su **kodovima** u molekuli

mRNA mRNA nosi informacije u obliku tripleta

DNA. Nakon što je transkripcija završena, mRNA prolazi kroz pore na jezgrinoj ovojnici i dolazi u citoplazmu do ribosoma gdje se sintetiziraju bjelančevine.



4.7. Struktura prijenosne ili tRNA molekule. Na jednom kraju molekule nalazi se triplet baza, antikodon, koji je komplementaran kodonu u mRNA. Na drugom je kraju mjesto vezanja aminokiseline.

**Prijenosna ili tRNA** nalazi se u citoplazmi. Njezina je uloga prijenos aminokiseline do ribosoma, mjesta biosinteze bjelančevina. Postoji najmanje 20 različitih tRNA molekula, po jedna za svaku aminokiselinu, a sve su slične u osnovnoj strukturi. Molekula tRNA je jednolančana, a spajanjem pojedinih komplementarnih dijelova nastaju dvolančane regije, pri čemu nastaje struktura slična listu djeteline (sl. 4.7.). Jedan jednolančani kraj molekule tRNA sadrži triplet nukleotida koji nazivamo **antikodonom**, a on je komplementaran

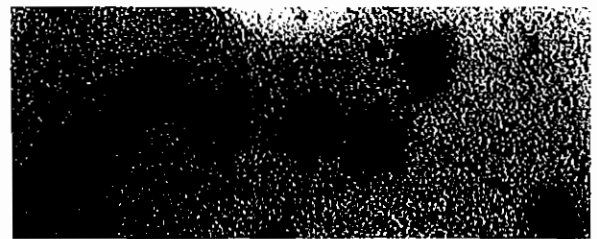
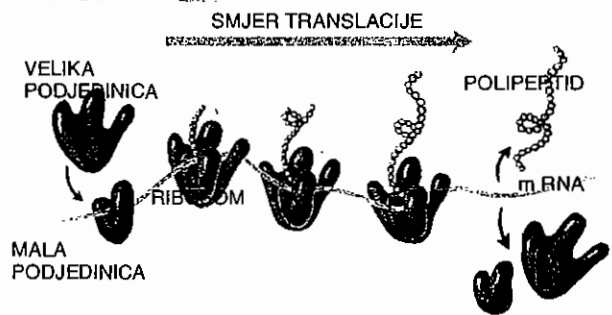


4.8. Ribosom čine mala i velika podjedinica s dva mjesta za vezanje tRNA molekula (P i A mjesto) i jednim mjestom za vezanje mRNA

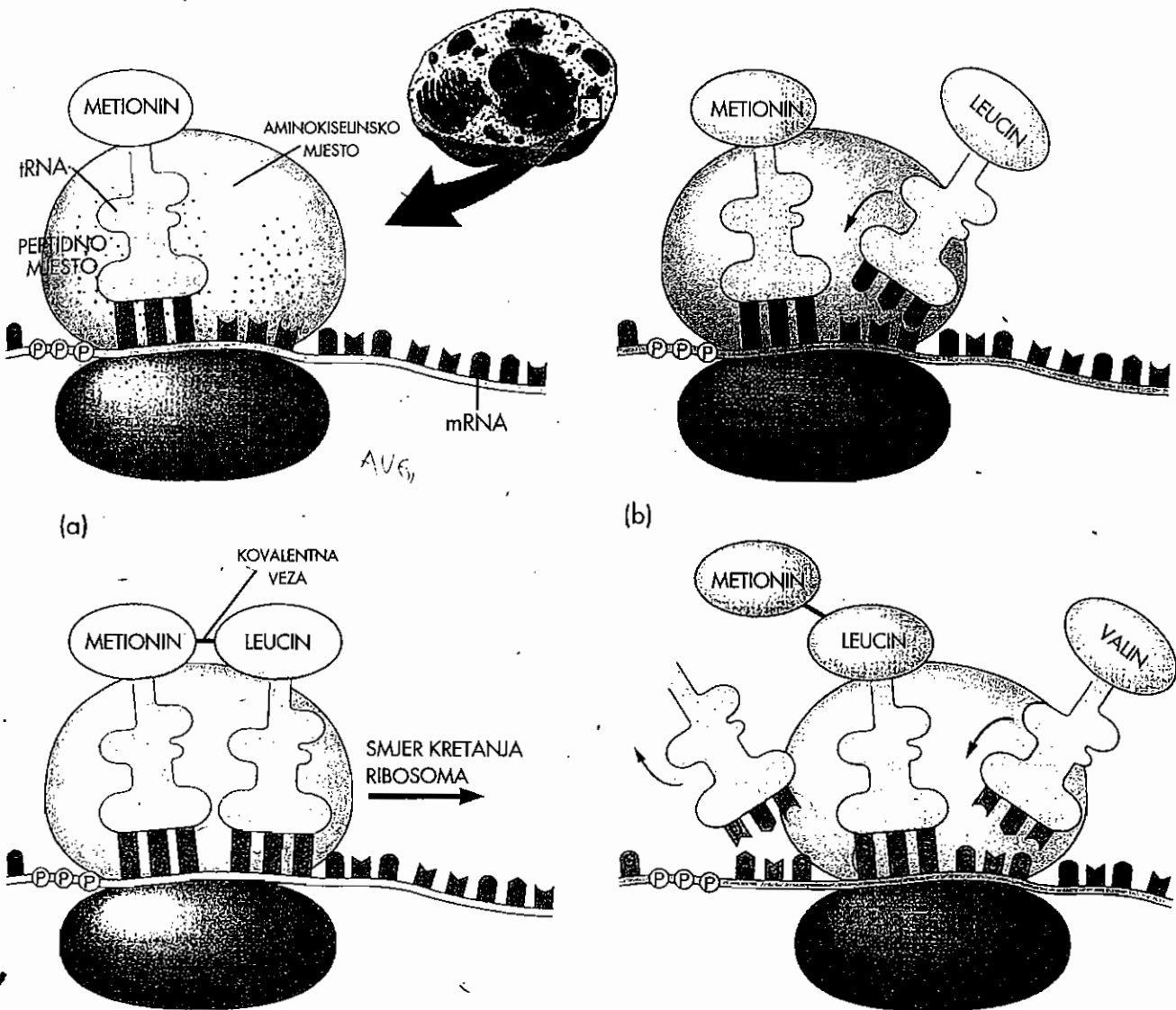
jednom ili više kodona u molekuli mRNA. Drugi jednolančani kraj molekule tRNA nosi mjesto za prihvaćanje određene aminokiseline.

Ribosomska RNA ili rRNA sastavlja dio ribosoma. Ribosomi su stanične strukture s pomoću kojih se obavlja biosinteza bjelančevina (sl. 4.8.). Čine ih mala i velika podjedinica, koje su građene od bjelančevina i molekule rRNA.

Nakon prepisivanja genetičke informacije u jezgri, u citoplazmi dolazi do biosinteze bjelančevina, translacije. **Prevođenje ili translacija zbiva se na ribosomu s pomoću mRNA (sl. 4.9.).** Ribosom se kreće duž molekule mRNA te čita po tri slova jednog kodona i prevodi tu poruku u odgovarajuću aminokiselinu. Svaki ribosom ima dva mjesta za vezanje odgovarajućih molekula tRNA koje se svojim antikodonom vežu za komplementarni kodon u mRNA. Prvi kodon koji ribosom prevodi jest **start kodon AUG** koji nosi informaciju za aminokiselinu metionin. Nakon vezanja tRNA s aminokiselinom metioninom, na drugo se mjesto veže druga tRNA, ovisno o informaciji koju nosi kodon. Tijekom translacije između aminokiseline stvara se peptidna veza te se one oslobađaju od ribosoma, kao i njihove tRNA, osim posljednje aminokiseline u polipeptidnom lancu koja je vezana na tRNA (vidi sl. 4.9.). Translacija završava kada ribosom dođe do tzv. **stop kodona** u mRNA (UAA, UAG, UGA). Ti kodoni ne nose informaciju ni za jednu aminokiselinu te se biosinteza bjelančevina prekida. Jedna molekula mRNA služi za istodobnu



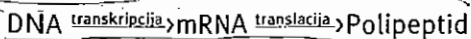
4.10. Poliribosomi (polisomi) — istu poruku u molekuli mRNA istodobno čita i prevodi u polipeptidni lanac više ribosoma



4.9. Biosinteza bjelančevina ili translacija zbiva se na ribosomima s pomoću mRNA. Ribosom se kreće duž molekule mRNA čitajući po tri slova jednoga kodona i prevodeći tu poruku u odgovarajuću aminokiselinu koju do ribosoma prenosi molekula tRNA.

sintezu više kopija bjelančevine, jer nekoliko ribosoma u isto vrijeme „čitaju” i prevode poruku. Takve nakupine ribosoma jesu poliribosomi ili polisomi, a mogu se vidjeti s pomoću elektronskog mikroskopa (sl. 4.10.).

U biologiji se opisani prijenos informacije izražava ovako:



Protok informacija u prokariota i eukariota zbiva se u osnovi na isti način, ali postoje određene razlike. U prokariota su transkripcija i translacija povezani, jer se zbivaju u istom staničnom prostoru. Translacija započinje i prije nego što je transkripcija potpuno završila.

U eukariota su procesi transkripcije i translacije odvojeni prostorno i vremenski. Transkripcija se zbiva u jezgri, a translacija u citoplazmi koju od jezgre dijeli jezgrina ovojnica. Molekula se mRNA prije izlaska iz jezgre modificira, pa kažemo da se RNA obrađuje (engl. processing = obrada, sl. 4.11.). Naime, eukariotski geni i njihovi prijepisi na RNA (transkripti) sadrže duge nekodirajuće nizove nukleotida, introne, raspršene između kodirajućih nizova, eksona. Prigodom procesiranja izrezuju se intronske regije, a eksoni se povezuju. Također dolazi do zaštite krajeva molekule mRNA kako, nakon izlaska iz jezgre, enzimi u citoplazmi ne bi razgradili molekulu.

DRUGA BAZA

| PRVA BAZA | DRUGA BAZA |         |          |          | TREĆA BAZA |
|-----------|------------|---------|----------|----------|------------|
|           | U          | C       | A        | G        |            |
| U         | UUU Phe    | UCU Ser | UAU Tyr  | UGU Cys  | U          |
| U         | UUC Phe    | UCC Ser | UAC Tyr  | UGC Cys  | C          |
| U         | UUA Leu    | UCA Ser | UAA Stop | UGA Stop | A          |
| U         | UUG Leu    | UCG Ser | UAG Stop | UGG Trp  | G          |
| C         | CUU Leu    | CCU Pro | CAU His  | CGU Arg  | C          |
| C         | CCU Leu    | CCC Pro | CAC His  | CCG Arg  | C          |
| C         | CUA Leu    | CCA Pro | GAA Glu  | CGA Arg  | A          |
| C         | CCG Leu    | CCG Pro | GAG Glu  | CGC Arg  | G          |
| A         | AUU Ile    | ACU Thr | AAU Asn  | AGU Ser  | A          |
| A         | AUC Ile    | ACC Thr | AAG Asn  | AGC Ser  | C          |
| A         | AUA Ile    | ACA Thr | AAA Lys  | AGA Arg  | A          |
| A         | AUG Start  | ACG Thr | AAG Lys  | AGG Arg  | G          |
| G         | GUU Val    | GCU Ala | GAU Asp  | GGU Gly  | G          |
| G         | GUC Val    | GCC Ala | GAC Asp  | GGC Gly  | C          |
| G         | GUA Val    | GCA Ala | GAA Glu  | GGA Gly  | A          |
| G         | GUG Val    | GCG Ala | GAG Glu  | GGG Gly  | G          |

4.4. Genetički kod prikazan kao mRNA kodoni. Od 64 kodona jedan je početni ili start kodon (AUG), a tri su stop kodona (UAA, UAG, UGA)

SAŽETAK

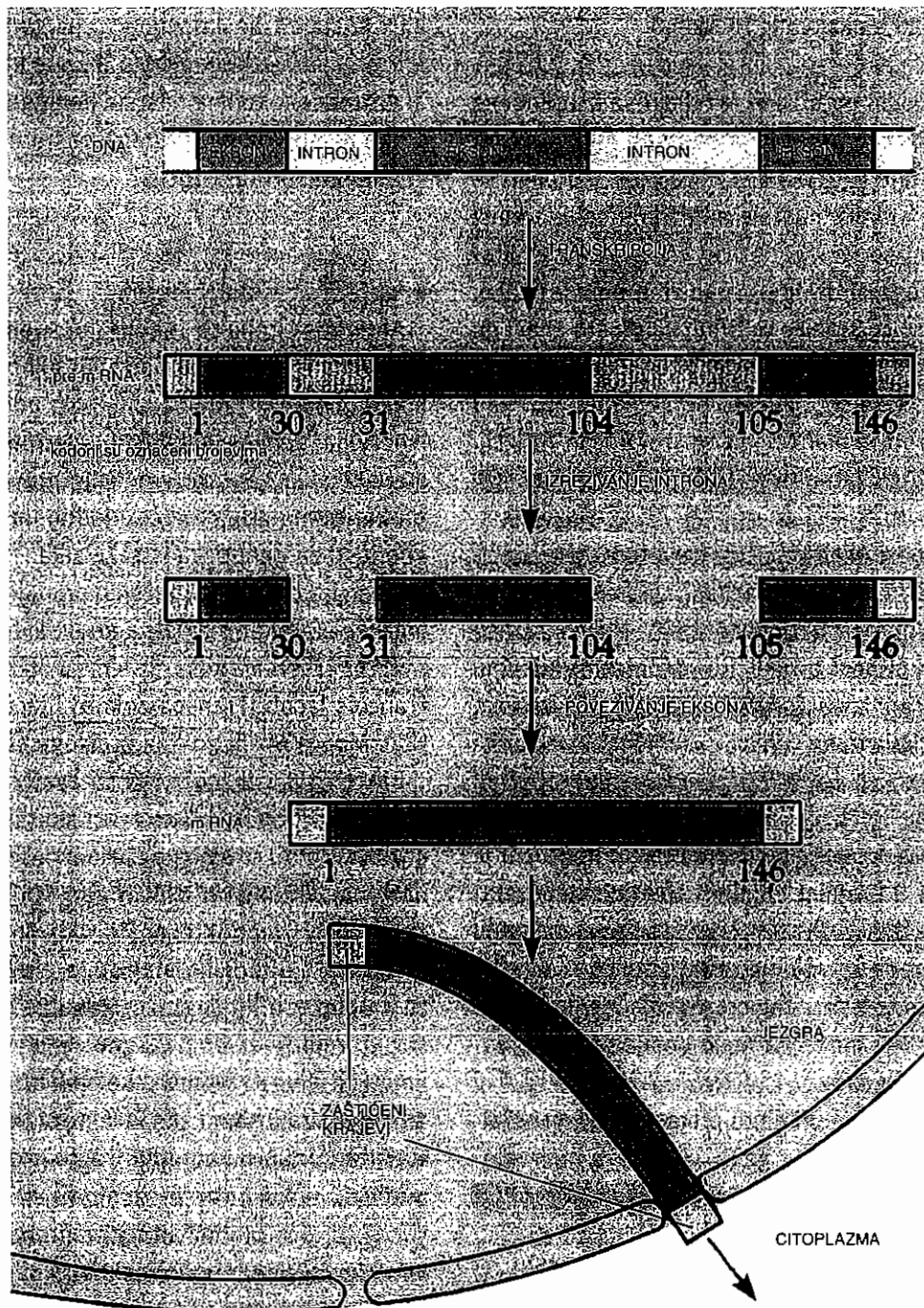
- ⇒ Geni određuju redoslijed aminokiselina u polipeptidnom lancu, a o tome ovisi struktura bjelančevina.
- ⇒ Triplet nukleotidnih baza u molekuli DNA sadrži informaciju za jednu aminokiselinu, a nazivamo ga genetičkim kodom.
- ⇒ Prepisivanje genetičke poruke obavlja se samo s jednog polinukleotidnog lanca DNA koji služi kao kalup za sintezu odgovarajuće mRNA. Ovaj korak nazivamo prepisivanjem ili transkripcijom.
- ⇒ Tripleti baza u mRNA, komplementarni kodovima u DNA, jesu kodoni.
- ⇒ Sintezu bjelančevina, tj. prevođenje kodona u aminokiseline nazivamo translacijom. U translaciji, osim ribosoma i mRNA, sudjeluju i molekule tRNA koje do ribosoma prenose aminokiseline, a na osnovi komplementarnosti antikodona (tRNA) i kodona (mRNA).
- ⇒ U prokariota se transkripcija i translacija zbivaju u istom staničnom prostoru. Translacija započinje i prije nego što je transkripcija potpuno završila
- ⇒ U eukariota se transkripcija zbiva u staničnoj jezgri, a translacija u citoplazmi. Molekula mRNA prije izlaska iz jezgre obrađuje se tako da se iz nje izrezuju nekodirajući dijelovi gena, introni.

Zadaci

1. Na prikazanom lancu DNA konstruiraj komplementarni lanac DNA:  
3' .....TACCGAGTAC..... 5'
2. Pretpostavimo da je redoslijed nukleotida u molekuli DNA ovakav:  
3' .....TACCGGAATTGC..... 5'  
Kako bi izgledao polipeptid za koji je ovaj odsječak DNA odgovoran (prepiši i prevedi poruku!)?

PROVJERI SVOJE ZNANJE

- Što je genetički kod?
- Čemu je komplementaran antikodon, a čemu kodon i kojih su molekula oni dijelovi?
- Po čemu se razlikuju molekule DNA i RNA?
- Koliko vrsta RNA poznaješ i koja im je funkcija u stani?



4.11. Obrađivanje (procesiranje) molekule mRNA. Nakon transkripcije eukariotskog gena iz molekule mRNA uzrezuju se intronski dijelovi, zatim se povezuju eksoni te zaštićuju krajevi mRNA prije izlaska iz jezgre u citoplazmu.

<sup>6</sup> Esencijalne aminokiseline jesu one aminokiseline koje organizam ne može sam sintetizirati, nego ih mora unositi hranom

# REGULACIJA AKTIVNOSTI GENA

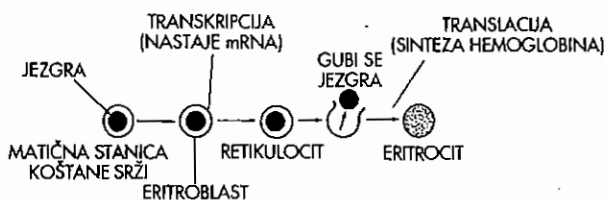
grada kromosoma

Stanice jednoga složenog organizma visoko su specijalizirane za funkcije tkiva koje izgrađuju. Sve te, toliko različite, stanice porijeklom su od jedne stanice, zigote. Nastale su serijom mitotskih dioba. Podsjeti se kakva je to dioba!

Višestanični organizmi razvijaju se iz oplodene jajne stanice, zigote, koja se dijeli mitozom, pri čemu nastaju istovjetne stanice kćeri. Podsjeti se zašto sve stanice nastale mitozom imaju jednaki broj kromosoma i genetički su istovjetne. Stanice jednoga složenog organizma nisu jednake. Kažemo da su stanice diferencirane, što znači da su specijalizirane za određene funkcije tkiva koje izgrađuju. One se razlikuju po sadržaju enzima i ostalih vrsta bjelančevina te stoga i po funkciji koju obavljaju (stanice jetre, mišićne stanice, stanice kože itd.).

Proces nastajanja različitih staničnih tipova iz zigote nazivamo **diferencijacijom**. Diferencijacija nastaje **selektivnom aktivnošću gena**. Naime, različiti su aktivni geni u različitim stanicama tijekom razvoja organizma. **Jezgre diferenciranih stanica**, iako specijalizirane funkcije, **zadržavaju embriogeni potencijal**. To znači da **sadrže svu potrebnu informaciju za razvoj novog organizma**. To svojstvo nazivamo **totipotentnošću**. Totipotentnost je dokazana u brojnim biljnim i životinjskim vrstama, što je dokaz da **somatske stanice zadržavaju čitav set gena za vrijeme razvoja i diferencijacije**. Iako su sve tjelesne stanice genetički jednake one se razlikuju u funkciji koja je posljedica aktivnosti različitih gena.

Na sljedećem je primjeru prikazana diferencijalna aktivnost ljudskog gena za sintezu hemoglobina (sl. 5.1.). Sve stanice čovjeka imaju gene za



5.1. Iako sve ljudske stanice sadrže gen za hemoglobin, taj je gen aktivan samo u stanicama iz kojih se diferenciraju eritrociti

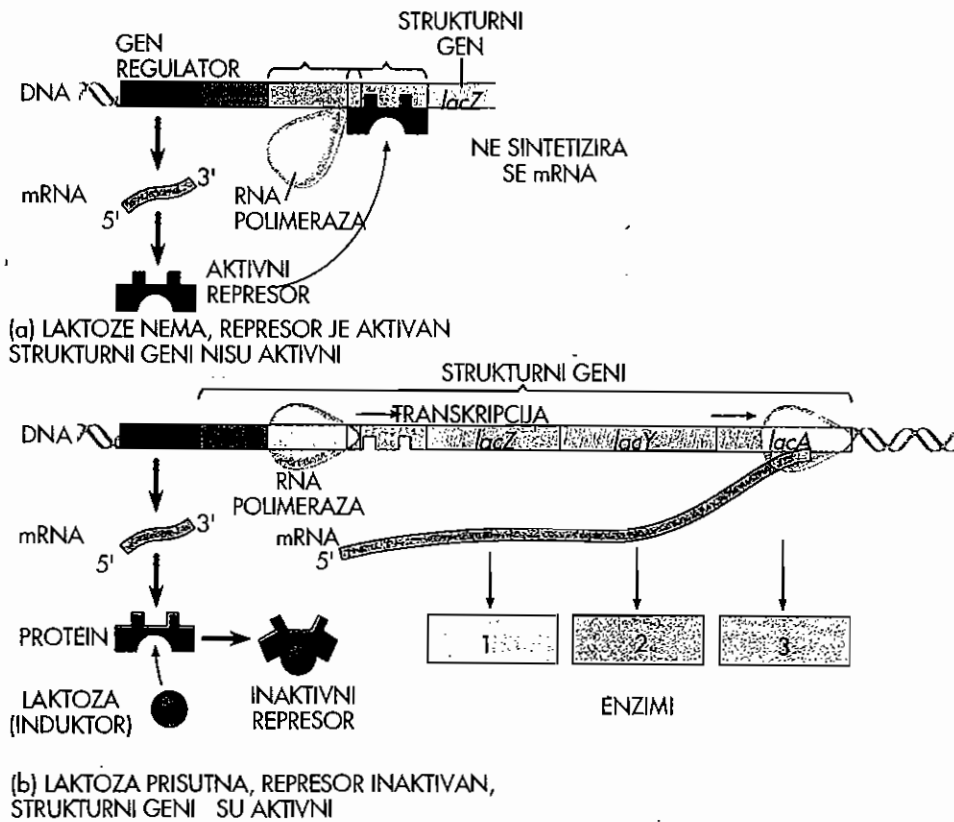
sintezu hemoglobina, no oni su aktivni samo u eritroblastima, stanicama koje nastaju iz matičnih stanica koštane srži. Međutim u eritroblastima ne nastaje hemoglobin, nego samo molekula mRNA koja nastaje transkripcijom gena za hemoglobin. Eritroblasti se diferenciraju u zrele krvne stanice ili eritrocite u kojima nastaje hemoglobin. Koja je uloga hemoglobina? Razmisli zašto u eritrocitima nije moguća transkripcija?

## GENSKA REGULACIJA

Aktivnost gena je regulirana. Geni su aktivni u tkivima u kojima su potrebni njihovi produkti, a ako nema potrebe za sintezom određenih bjelančevina, geni se inaktiviraju. Većina istraživanja mehanizama genske regulacije provedena je na prokariotima zbog njihove jednostavnosti i pogodnosti za genetička istraživanja.

Jedan od najbolje proučenih primjera genske regulacije u prokariota nalazimo u bakteriji *Escherichia coli* [Eserihija koli]. Sistem su otkrili istraživači Francois Jacob [Fransoa Žakob] i Jacques Monod [Žak Mono] 60-ih godina prošloga stoljeća.

Bakterija *E. coli* može iskorištavati šećer laktozu iz hranjive podloge kao izvor energije s pomoću enzima. Uputu za sintezu enzima nose tri **strukturna gena** bakterijske DNA. Ti geni kodiraju enzime za metabolizam laktoze, što uključuje transport laktoze u bakterijsku stanicu te cijepanje laktoze na glukozu i galaktozu. Regulaciju aktivnosti strukturalnih gena obavlja **gen regulator** koji nosi uputu za sintezu **represorske bjelančevine**. Enzimi se sintetiziraju samo ako je laktoza, koja je njihov supstrat, prisutna u podlozi. Ako laktoze nema u podlozi, nema potrebe za sintezom enzima (sl. 5.2.a). U tom se slučaju **represorska bjelančevina veže za DNA te tako inaktivira sve strukturalne gene** što znači da nema prepisivanja informacije ni sinteze enzima. Ako je laktoza prisutna u podlozi, vezat će se za **represorsku bjelančevinu**. Vezanjem represora za laktozu dolazi do njegove inaktivacije. Stoga enzim RNA polimeraza započinje prepisivanje strukturalnih gena, što rezultira sintezom enzima za metabolizam laktoze (sl. 5.2.b).



5.2. Regulacija aktivnosti gena u bakteriji *Escherichia coli*:  
 a) ako nema laktoze u podlozi, represorska se bjelančevina veže za DNA te inaktivira sve strukturne gene. Ne sintetiziraju se enzimi za metabolizam laktoze; b) ako je laktoza prisutna veže se za represorsku bjelančevinu i inaktivira je. Enzim RNA polimeraza započinje transkripciju strukturnih gena. Sintetiziraju se enzimi potrebni za metabolizam laktoze.

*laktoza*

Nekoliko je značajnih razlika u organizaciji prokariotskog i eukariotskog genoma, što utječe na način na koji se informacija prepisuje i prevodi. Premda su eukariotski geni srodne funkcije grupirani, kontrola njihove aktivnosti (ekspresije) može zahvaćati nekoliko različitih grupa gena ili čak gene na drugim kromosomima. Genom eukariota je mnogo veći i sadrži ponavljajuće sljedove DNA čija funkcija još nije u potpunosti objašnjena. Eukariotski geni mogu biti prekinuti nukleotidnim sekvencama koje ne nose nikakvu informaciju, intronima. Osim toga DNA eukariota nije gola molekula, nego je povezana s različitim bjelančevinama (histonske i nehistske bjelančevine). Regulacija aktivnosti gena u eukariota zbiva se na različitim razinama prijenosa nasljedne tvari: u jezgri na razini transkripcije, u citoplazmi na razini translacije.

**SAŽETAK**

- Aktivnost gena regulirana je tako da su u stanicama gdje su potrebni njihovi produkti geni aktivni, a u drugima nisu.
- Stanice višestaničnog organizma specijalizirane su funkcije, diferencirane, a nastale su iz jedne stanice, zigote, procesom diferencijacije. Genetička osnova diferencijacije jest diferencijalna aktivnost gena.
- Mehanizmi genske regulacije u prokariota razlikuju se od onih u eukariota.
- Najpoznatiji primjer genske regulacije u prokariota nalazimo u bakteriji *Escherichia coli*.
- Strukturni geni aktiviraju se samo kada je laktoza (njihov supstrat) prisutna u hranjivoj podlozi, a regulator aktivnosti gena jest represorska bjelančevina koju kodira gen regulator.
- Regulacija gena u eukariota složenija je zbog složenijeg genoma.

**PROVJERI SVOJE ZNANJE**

Kako tumačiš činjenicu da su sve stanice nekog višestaničnog organizma visoko specijalizirane, a nastale su iz jedne oplodene jajne stanice, zigote? Objasni pojam totipotentnost? Objasni na primjeru regulaciju genske aktivnosti u bakteriji *E. coli*!

*genom - svi geni naprijednog reda (n) kromosoma.*

# MENDEL I ZAKONI NASLJEĐIVANJA

U sljedećem poglavlju bit će riječi o tome kako je Gregor Mendel, križajući vrtni grašak i prateći nasljeđivanje nekih osobina graška, došao do osnovnih zakona nasljeđivanja. Mendel je odgovorio na pitanja kako se nasljeđuju osobine graška poput boje cvijeta, visine stabljike, boje mahune, oblika sjemenke i dr.



6.1. Johan Gregor Mendel — „otac“ genetike

Johan Gregor Mendel (sl. 6.1.) otkrio je osnovne principe nasljeđivanja uzgajajući i križajući vrtni grašak. Johan Mendel (ime Gregor dobio je kada se zaredio) odrastao je na maloj farmi u dijelu Austrije koji sada pripada Češkoj (Moravska). Budući da je to plodna regija, Mendel je zarana uz osnovno školovanje naučio ponešto i o uzgoju biljaka. Tijekom studija matematike i prirodnih znanosti pokazao je veliko zanimanje za eksperimentalno proučavanje zakonitosti prirode. Stečena su mu znanja poslije pomogla da lakše uoči i objasni zakonitosti nasljeđivanja. Oko godine 1857. započeo je s uzgojem i križanjima vrtnoga graška u samostanskom vrtu u Brünnu (današnjem Brnu, u Češkoj) kako bi istraživao nasljednost svojstava.

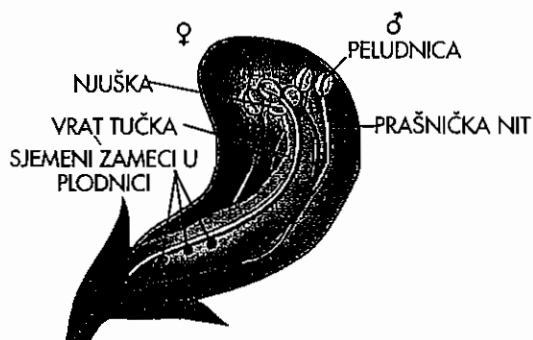
## ■ MENDELOV EKSPERIMENTALNI PRISTUP

Mendel je odabrao vrtni grašak za svoje pokuse zbog ovih osobina:

- ▷ biljke graška imaju dobro definirana i lako uočljiva morfološka svojstva (npr. boja cvijeta, visina sta-

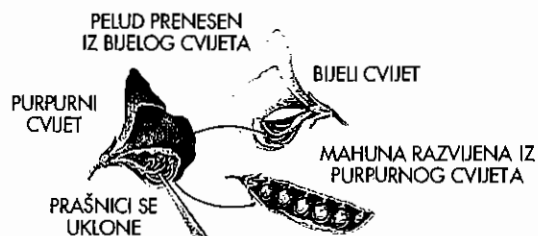
bljike, oblik sjemenke itd.) koja se pojavljuju u dva alternativnim oblicima (vidi sl. 6.4.)

- ▷ grašak je vrsta koja se sama oprašuje (samooploдна vrsta) jer su prašnici i tučak zatvoreni i tako zaštićeni od peluda drugih oprašivača (sl. 6.2.), što je Mendelu omogućilo da provodi kontrolirana križanja
- ▷ grašak se lako uzgaja i daje mnogo potomaka.



6.2. Cvijet graška: prašnici i tučak su zatvoreni i zaštićeni od stranooplodnje















Mendel je provodio kontrolirana križanja i pratio što se događa s pojedinom osobinom graška kroz nekoliko generacija. Kontrolirano križanje proveo je tako da je uklonio prašnike iz cvjetova jedne roditeljske biljke te kistićem prenio pelud s druge roditeljske biljke, na njušku tučka (sl. 6.3). Istraživao je nasljeđivanje sedam osobina graška od kojih se svaka pojavljuje u dvama alternativnim oblicima (sl. 6.4.).



6.3. Kontrolirano križanje: Mendel je kistićem prenosio pelud iz cvijeta jedne roditeljske biljke na njušku tučka druge roditeljske biljke kojoj je prije toga odstranio prašnike



Mendel je križao biljke koje su se razlikovale u jednoj osobini, npr. biljku purpurnog (crvenoljubičastog) cvijeta s biljkom bijeloga cvijeta. Prije nego je započeo s kontroliranim križanjima Mendel je najprije utvrdio da su te biljke čiste linije, tj. da se ista osobina ponavlja u svim generacijama nakon samooprašivanja (npr. svi potomci nastali samooprašivanjem graška purpurnoga cvijeta uvijek imaju purpurni cvijet, odnosno svi potomci nastali samooprašivanjem graška bijeloga cvijeta uvijek imaju bijeli cvijet).

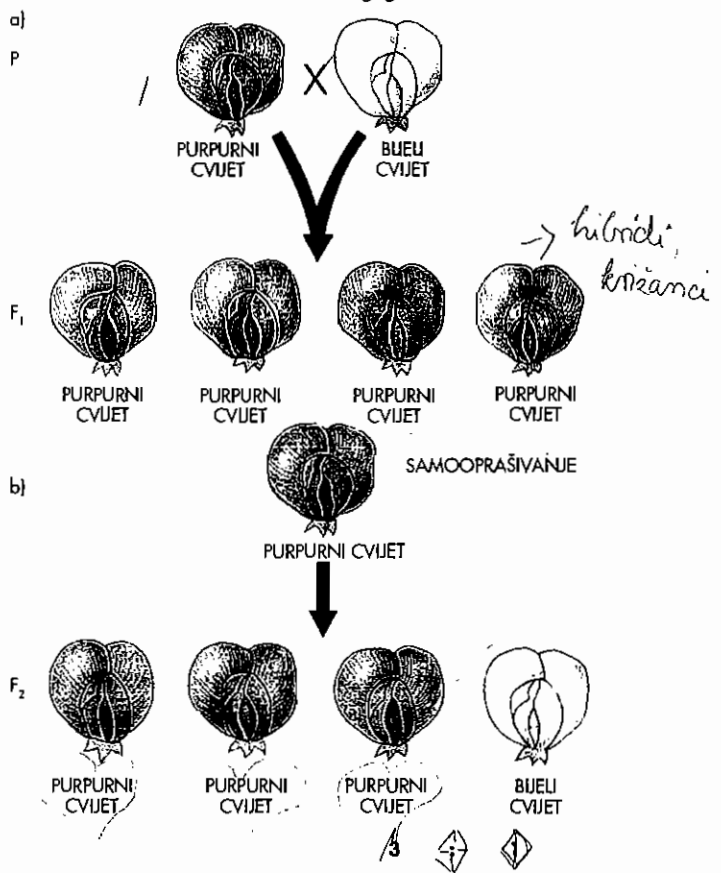
| SOJSTVO         | DOMINANTNO SOJSTVO   | RECESIVNO SOJSTVO  |
|-----------------|--|--|
| BOJA CVIJETA    |  PURPURNI     |  BIJELO       |
| BOJA SJEMENKE   |  ŽUTA         |  ZELENA       |
| OBLIK SJEMENKE  |  OKRUGLA     |  NABORANA    |
| BOJA MAHUNE     |  ZELENA     |  ŽUTA       |
| OBLIK MAHUNE    |  NAPUHINUTA |  STEGNOTA   |
| POLOŽAJ CVIJETA |  VRŠNI      |  BOKALNI    |
| VISINA STABLIKE |  VISOKA     |  PATULJASTA |

6.4. Osobine graška (varijeteti) i njihovi alternativni oblici. Sve biljke pripadaju istoj vrsti, ali se međusobno razlikuju u navedenim osobinama.

Mendel je pratio nasljeđivanje jednoga svojstva kroz nekoliko generacija. Čiste linije u kontroliranom križanju jesu roditeljska ili parentalna generacija (P), a generacije potomaka jesu prva filijalna

(F<sub>1</sub>), druga filijalna (F<sub>2</sub>) itd. Analizom potomaka F<sub>2</sub> generacije Mendel je postavio osnovni princip nasljeđivanja, danas poznat kao **MENDELOV PRVI ZAKON ILI ZAKON RAZDVAJANJA (SEGREGACIJE)**.

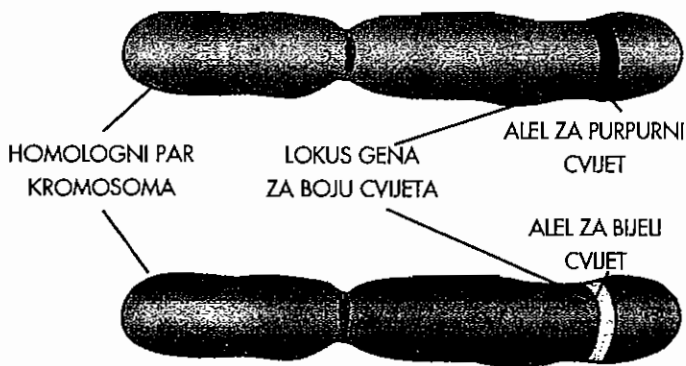
Pogledajmo na jednom primjeru Mendelovo križanje (sl. 6.5. a i b): Križanjem graška purpurnoga cvijeta s graškom bijelog cvijeta (P generacija) dobiveni su potomci F<sub>1</sub> generacije ili F<sub>1</sub> križanci, odnosno hibridi purpurnoga cvijeta. Nakon samooprašivanja F<sub>1</sub> hibrida bijela boja cvijeta ponovno se pojavila u F<sub>2</sub> generaciji. Mendel je radio na velikom uzorku, dakle, s velikim brojem biljaka, pa je tako u F<sub>2</sub> generaciji 705 biljaka imalo purpurni cvijet, a 244 bijeli cvijet. Ovi se podaci mogu svesti na približni omjer **3:1**, što je ujedno i **fenotipski omjer F<sub>2</sub> generacije**. Fenotip je svaka morfološka osobina nekog organizma vidljiva okom. Mendel je svojstvo purpurnoga cvijeta označio kao dominantno, a bijeli cvijet kao recesivno svojstvo, zbog toga što se purpurni cvijet pojavljuje u F<sub>1</sub> generaciji, a bijeli cvijet tek u F<sub>2</sub> generaciji potomaka.



6.5. a) Križanjem čistih linija purpurnog i bijelog cvijeta (P generacija) dobiveni su potomci F<sub>1</sub> generacije purpurnoga cvijeta. b) Samooprašivanjem F<sub>1</sub> generacije (monohibridno križanje) dobiveni su potomci purpurnog i bijeloga cvijeta u F<sub>2</sub> generaciji (fenotipski omjer 3:1).

(faktora)

Isti model nasljeđivanja Mendel je uočio kod ostalih šest osobina graška. Na temelju svojih istraživanja zaključio je da je svaka osobina pod kontrolom „staničnih elemenata” ili „nasljednih čimbenika”. Tako F<sub>1</sub> hibridi primaju od svakog roditelja po jedan nasljedni čimbenik. Mendelove nasljedne čimbenike ili jedinice nasljeđivanja danas nazivamo **genima**. Svaki gen u diploidnom organizmu pojavljuje se u dva alternativna oblika koje nazivamo **alelima** od kojih se svaki nalazi na jednom homolognom kromosomu. Danas to lako možemo povezati s postojećim znanjem o kromosomima i molekuli DNA. Svaki se gen nalazi na određenom mjestu, **lokusu** (lat. *locus* = mjesto), na kromosomu. DNA toga lokusa može varirati u slijedu nukleotida, odnosno u nukleotidnoj sekvenci. Aleli za purpurnu odnosno bijelu boju čine gen za boju cvijeta graška (sl. 6.6.).



6.6. Gen za boju cvijeta graška čini par alela smještenih na istom mjestu, lokusu, homolognog para kromosoma

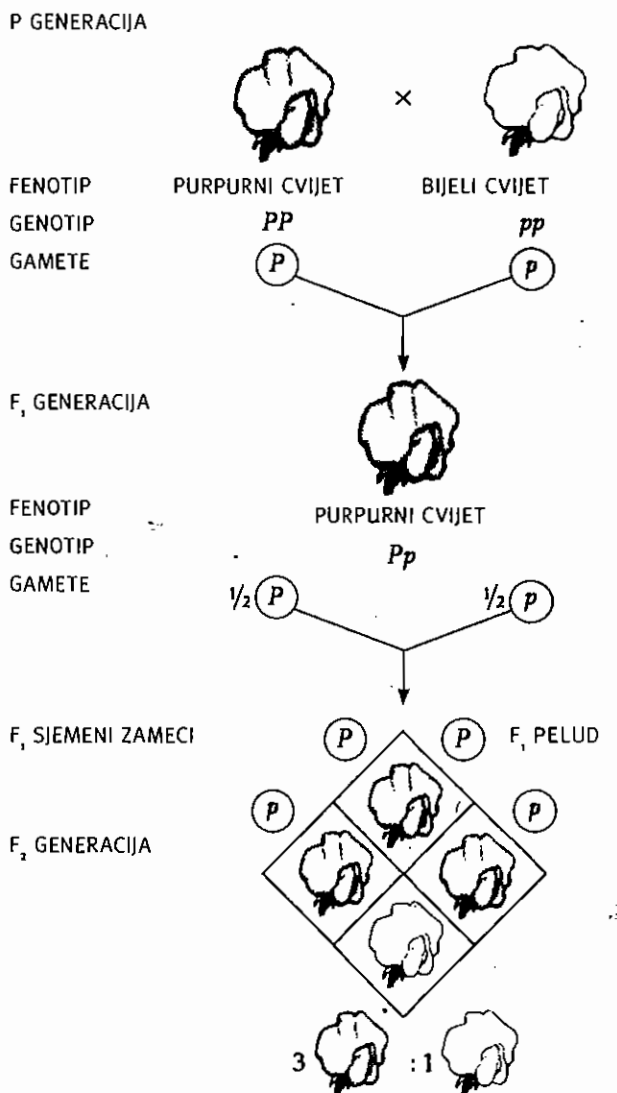
Jedinka za svaku osobinu nasljeđuje dva alela, po jedan od svakog roditelja. Diploidni organizam ima dva seta homolognih kromosoma, prema tome svaki genetički lokus u diploidnom organizmu zastupljen je dvostruko. **Homozigotni** lokus ima istovjetne alele gena (npr. AA ili aa). Ako su dva alela jednoga gena različiti, govorimo o **heterozigotnom** lokusu (Aa). Pri tome je jedan alel **dominantan** (A) i on je potpuno izražen, tj. ima vidljivi učinak, a drugi je **recesivan** (a) i nema vidljivi učinak. Primjerice, čiste linije P generacije jesu **homozigoti** (PP ili pp), dok su F<sub>1</sub> križanci **heterozigoti** za jedno svojstvo ili **monohibridi** (Pp) (sl. 6.5.b). Stoga samooprašivanje križanaca F<sub>1</sub> generacije nazivamo još i **monohibridnim križanjem**. Genetička struktura jedinke, dakle, svi geni nekog organizma čine njegov **genotip**. Svaka morfološka osobina vidljiva okom jest **fenotip**, a rezultat je međudjelovanja genotipa i okoliša.

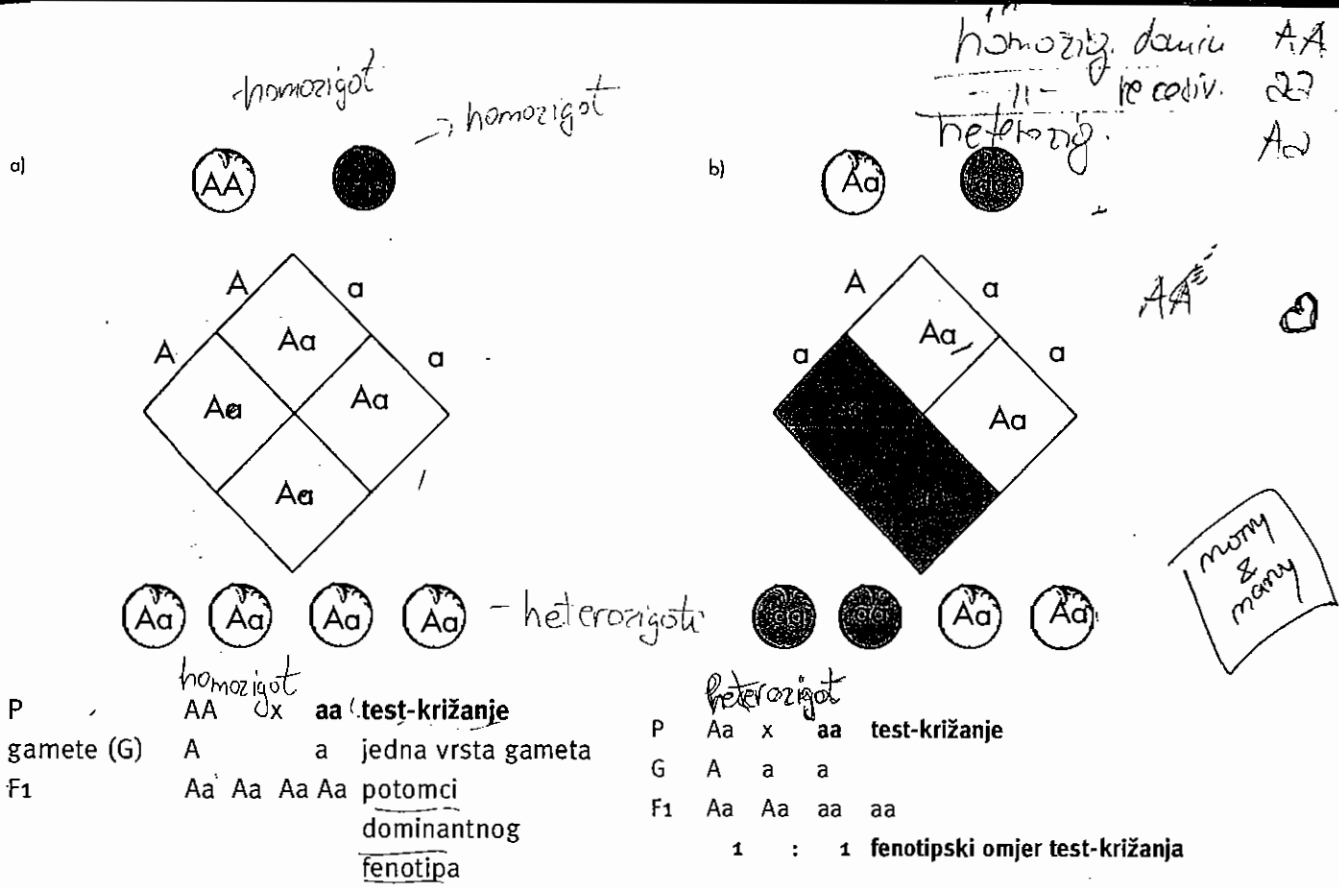
*morfološka osobina*

*drugi*  
Mendelov prvi zakon ili zakon razdvajanja (**segregacije**) donesen je na osnovu rezultata monohibridnoga križanja, odnosno analize F<sub>2</sub> generacije potomaka. Taj zakon govori da se par alela za jedno svojstvo razdvaja (**segregira**) prigodom stvaranja gameta. Fizička osnova segregacije alela jest razdvajanje kromosoma tijekom **anafaze I prve ili druge mejoze**. Svaka gameta pri tome dobiva samo jedan alel.

Jedinka koja nosi istovjetne alele za neku osobinu, **homozigot** (AA) stvara istovjetne gamete koje imaju jednu kopiju tog alela (A). Jedinka koja nosi različite alele za neku osobinu, **heterozigot** (Aa) stvara **dvije vrste** gameta: 50% s dominantnim alelom (A) i 50% s recesivnim alelom (a).

6.5b. Fenotipovi i genotipovi P, F<sub>1</sub> i F<sub>2</sub> generacije





6.7. Test — križanje: a) ako su svi potomci test-križanja fenotipski jednaki znači da je roditelj dominantnog fenotipa homozigot, b) ako test-križanjem nastanu dvije fenotipske klase potomaka u omjeru 1:1, roditelj dominantnog fenotipa jest heterozigot

Jedinke dominantnog fenotipa mogu biti homozigoti (AA) ili heterozigoti (Aa). Podsjeti se da je fenotip morfološka osobina, dakle, ono što možemo vidjeti. Ako ne znamo porijeklo (genotip roditelja) jedinke dominantnog fenotipa, ne možemo znati ni njezin genotip. Mendel je napravio jednostavno križanje za otkrivanje genotipa jedinke dominantnog fenotipa, koje nazivamo **test-križanjem**. To je križanje jedinke dominantnog fenotipa s jedinkom recesivnog fenotipa koja je homozigotna za to svojstvo. Ako su svi potomci test-križanja jednakog fenotipa, tada znači da je roditelj dominantnog fenotipa homozigot (AA) za to svojstvo (sl. 6.7.a).

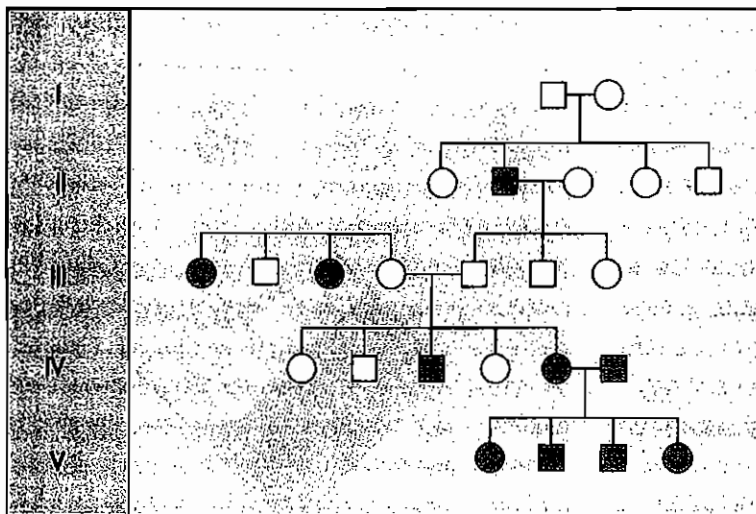
Iz navedenog je križanja vidljivo da dominantni homozigot (AA) stvara samo jednu vrstu gameta (A), a toliko ih stvara i recesivni homozigot (a). Stoga su svi potomci toga križanja heterozigoti (Aa) dominantnog fenotipa.

Ako test-križanjem nastanu dvije fenotipske klase potomaka u omjeru 1:1, to znači da je roditelj dominantnog fenotipa heterozigot (Aa) koji stvara dvije vrste gameta (A i a) u jednakom omjeru (1:1), te stoga nastaju dvije fenotipske klase potomaka (sl. 6.7.b).

Ako križamo potomke s jedinkom roditeljskog fenotipa takvo križanje nazivamo **povratnim križanjem**. Povratno križanje istovjetno je test-križanju ako je jedinka roditeljskog fenotipa recesivni homozigot.

Mendelove metode i tumačenje rezultata danas se još više cijene zbog znanja o jezgri, DNA i kromosomima o kojima Mendel nije znao gotovo ništa. Njegove su metode korisne i primjenjive i danas. Mendelovi zakoni nasljeđivanja mogu se primijeniti na svaku osobinu i na svaku vrstu.

*leodon i autleodon kromatida*



### ■ PRIMJERI MENDELOVA NASLJEĐIVANJA U ČOVJEKA

U ljudi je velik broj osobina pod kontrolom jednoga gena, odnosno jednog para alela, pa slijedi tipično nasljeđivanje po Mendelu. Eksperimentalna križanja ovdje nisu moguća, ali se informacija o nasljeđivanju može dobiti analizom obitelji, odnosno praćenjem nasljeđivanja određenih osobina putem rodoslovlja (engl. = pedigree). Rodoslovlje ili rodoslovno stablo dijagramski je prikaz obiteljskoga stabla kroz nekoliko generacija, a pokazuje povezanost predaka i potomaka.

Rodoslovlje nasljeđivanja albinizma prikazano je na sl. 6.8. Albinizam je recesivno svojstvo u čovjeka (a), a očituje se kao nedostatak pigmentacije kože, kose i očiju. Što misliš mogu li roditelji normalne pigmentacije kože kose i očiju imati albino dijete? Objasni kako! Objašnjenje simbola rodoslovlja potraži u poglavlju Genetika čovjeka.

U tablici 6.1. prikazana su neka dominantno-recesivna svojstva s jednostavnim nasljeđivanjem po Mendelu (sl. 6.9.).

Tablica 6.1. Primjeri dominantno-recesivnog nasljeđivanja u čovjeka

6.8. Rodoslovlje nasljeđivanja albinizma u čovjeka

- zdravi muškarac □
- zdrava žena ○
- albino muškarac ■
- albino žena ●



6.9. Slobodna ušna resica (dominantno svojstvo) — lijevo; sraštena ušna resica (recesivno svojstvo) — desno

#### DOMINANTNO SVOJSTVO

- ušna resica slobodna
- čelavost u muškaraca
- mogućnost uzdužnog savijanja jezika
- mogućnost poprečnog savijanja jezika
- više prstiju (polidaktilija)
- normalna pigmentacija kože, kose i očiju
- ravna kosa
- normalni vid

#### RECESIVNO SVOJSTVO

- ušna resica sraštena
- prorijedenost kose u žena
- nemogućnost uzdužnog savijanja jezika
- nemogućnost poprečnog savijanja jezika
- normalan broj prstiju
- albinizam
- kovčava kosa
- kratkovidnost

## SAŽETAK

- ↻ Nasljeđivanje određene osobine pod kontrolom je gena koji se prenose s roditelja na potomke. Gen ima dva alternativna oblika koje nazivamo alelima. Aleli gena nalaze se na istom mjestu (lokusu) homolognog para kromosoma.
- ↻ Svaka diploidna jedinka ima dva alela za određenu osobinu. Aleli mogu biti istovjetni (homozigot) ili različiti (heterozigot).
- ↻ Tijekom mejoze par alela gena razdvaja se u pojedinačne gamete. To razdvajanje nazivamo segregacijom.
- ↻ Oplodnjom nastaju nove kombinacije parova alela u potomaka.
- ↻ Pojedini se član para alela ne mijenja i ne nestaje tijekom prijenosa iz jedne generacije u drugu.

## Zadaci

1. Mendel je križao grašak visokog rasta s graškom patuljastog rasta. Potomci  $F_1$  generacije bili su visokog rasta. Samooprašivanjem  $F_1$  generacije u  $F_2$  generaciji dobivene su dvije fenotipske klase potomaka u omjeru: 3 (visoki rast): 1 (patuljasti rast). Ako dođe do samooprašivanja biljaka  $F_2$  generacije, kakve fenotipove i genotipove i u kojem omjeru očekuješ u  $F_3$  generaciji?

2. Križanjem miševa crne boje dobiveno je deset crnih i tri bijela miša. Što misliš koje je svojstvo dominantno, a koje recesivno? Koji je genotip roditeljske generacije?
3. Dobi(la)o si na poklon crnog zamorčića kojem ne znaš porijeklo. Kako bi mog(la)ao saznati njegov genotip?
4. U rajčice plod može biti crvene i žute boje. Križane su biljke sljedećih fenotipova:

| roditelji   |               | Potomci                       |
|-------------|---------------|-------------------------------|
| crveni plod | X crveni plod | svi crveni plod               |
| crveni      | X žuti        | 33 crveni plod : 36 žuti plod |

Koji je fenotip dominantan? Koji su genotipovi roditelja i potomaka?

## PROVJERI SVOJE ZNANJE

Što je genotip, a što fenotip?

Koliko vrsta gameta stvara homozigot, a koliko heterozigot?

Objasni na primjeru monohibridno križanje!

Čemu služi test-križanje?

Više o nasljeđivanju osobina saznajte na internet adresi:

<http://gslc.genetics.utah.edu/units/basics/tour/>

<sup>7</sup> Hibrid — jedinka nastala križanjem genetički različitih roditelja.

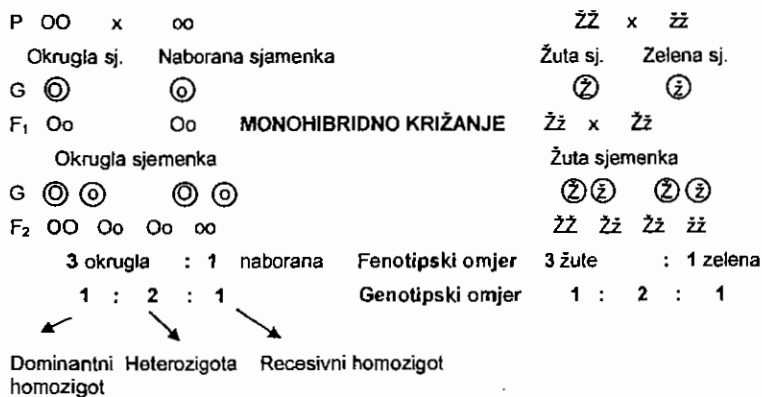
# 7. NEOVISNA SEGREGACIJA

3. Mendelov zakon

U ovom te poglavlju biti riječi o Mendelovim rezultatima križanja graška u kojima je pratio istodobno nasljeđivanje dvaju ili više svojstava graška, npr. boju sjemenke i oblik sjemenke. Poznavajući rezultate Mendelovih monohibridnih križanja, što misliš nasljeđuju li se dva ili više svojstava neovisno i o čemu to ovisi?

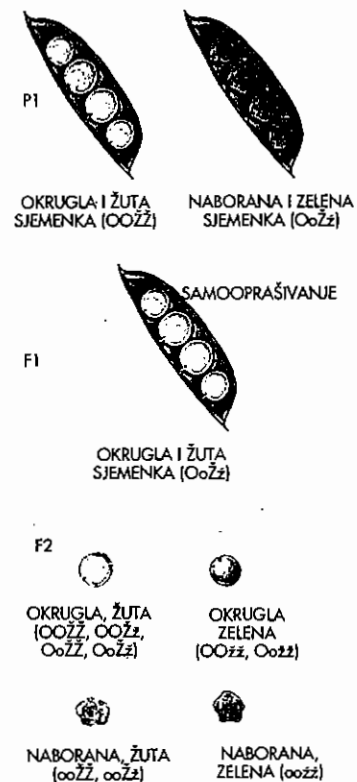
Iz monohibridnoga križanja poznato je da je alel za okruglu sjemenku graška dominantan (O-okrugla sjemenka), a za naboranu recesivan (o-naborana sjemenka). Alel za žutu boju sjemenke graška je dominantan (Ž-žuto), a alel za zelenu boju je recesivan (ž-zeleno). U odvojenim, monohibridnim križanjima svako svojstvo nasljeđuje se prema prvom Mendelovu zakonu dajući u F<sub>2</sub> generaciji fenotipski omjer 3:1 (vidi primjer 1).

Primjer 1. U odvojenim monohibridnim križanjima oblik sjemenke i boja sjemenke graška nasljeđuju se prema Zakonu razdvajanja:



Mendel je u svojim pokusima također pratio istodobno nasljeđivanje dvaju ili više svojstava. Pri tome ga je zanimalo je li se dvije ili više osobina nasljeđuje zajedno ili neovisno. Evo primjera nasljeđivanja oblika i boje sjemenke graška: križanjem graška okruglih i žutih sjemenki (OOŽŽ) s graškom naboranih i zelenih sjemenki (oožž, P generacija — čiste linije ili homozigoti za dvije osobine) dobivena je F<sub>1</sub> generacija potomaka. To su F<sub>1</sub> križanci ili dihibridi. Svi potomci F<sub>1</sub> generacije imali su okrugle i žute sjemenke, (dominant-

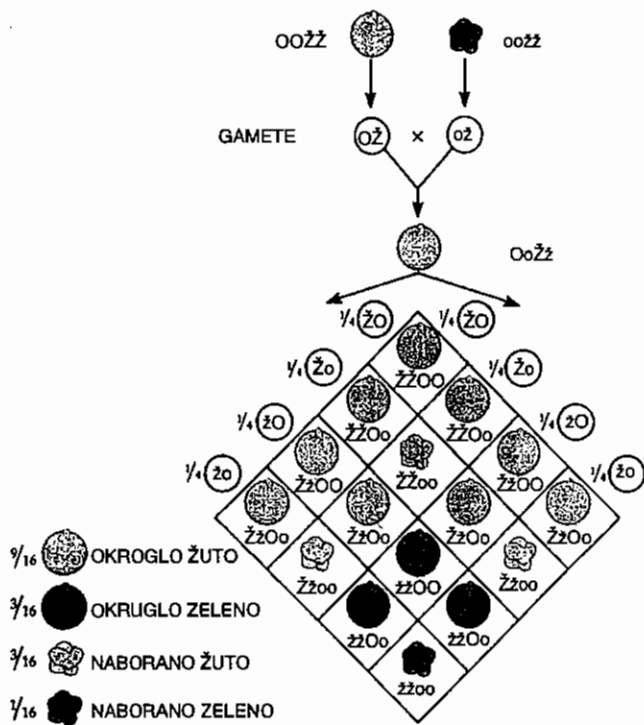
na svojstva). Oni su heterozigoti za oba svojstva (oblik i boja sjemenke) odnosno dihibridi (OoŽž). Samooprašivanjem F<sub>1</sub> dihibrida, odnosno dihibridnim križanjem (OoŽž X OoŽž) (sl. 7.1.) dobije se F<sub>2</sub> generacija potomaka.



7.1. P generacija: križanje čiste linije okruglih i žutih sjemenki s čistom linijom zelenih i naboranih sjemenki; F<sub>1</sub> generacija: dihibridi okruglih i žutih sjemenki, samooprašivanje; F<sub>2</sub> generacija: četiri fenotipske klase u omjeru 9:3:3:1

Dva para alela za dva svojstva se razdvajaju (segregiraju) i nasljeđuju neovisno (sl. 7.2.). Drugim riječima, u gametama F<sub>1</sub> dihibrida moguće su sve kombinacije alela (OŽ, ož, Ož, ož). Spajanjem gameta (4x4) dobiva se 16 kombinacija alela, zigota, u F<sub>2</sub> generaciji. Te kombinacije dat će četiri fenotipske klase u omjeru 9 (okruglih i žutih sjemenki) : 3 (naborane i žute sjemenke) : 3 (okrugle i zelene sjemenke) : 1 (naborana i zelena sjemenka). U F<sub>2</sub> generaciji razlikujemo devet različitih genotipova u omjeru: 4 : 2 : 2 : 2 : 2 : 1 : 1 : 1 : 1 (sl. 7.3.).

Svojstva kontrolirana genima koji se nalaze na različitim kromosomskim parovima nasljeđuju se neovisno. To znači da se kod hibrida F<sub>1</sub> generacije (dihibrid) aleli za oblik sjemenke razdvajaju neovi-



7.2. Dva para alela za dva svojstva nasljeđuju se neovisno, stoga u F<sub>2</sub> generaciji nastaju četiri fenotipske klase potomaka

sno o alelu za boju sjemenke. Takvo ponašanje alela tijekom stvaranja gameta nazivamo **neovisnom segregacijom**. Razlog je tomu što se gen za oblik sjemenke i geni za boju sjemenke u grašku nalaze na različitim kromosomskim parovima, a kromosomski se parovi slučajno orijentiraju u ekvatorijalnoj ravnini tijekom metafaze prve mejotske diobe (sl. 7.4.).

Rezultati analize F<sub>2</sub> generacije potomaka dihibridnog križanja dali su osnovu za **MENDELOV DRUGI ZAKON – ZAKON NEOVISNE SEGREGACIJE**: Kada se dva ili više parova alela nasljeđuju zajedno oni se tijekom mejoze razdvajaju neovisno jedan o drugomu. Homologni parovi kromosoma na kojima se nalaze geni za ta svojstva slučajno se orijentiraju u metafazi prve mejoze te se zbog toga parovi alela neovisno razdvajaju (sl. 7.4.).

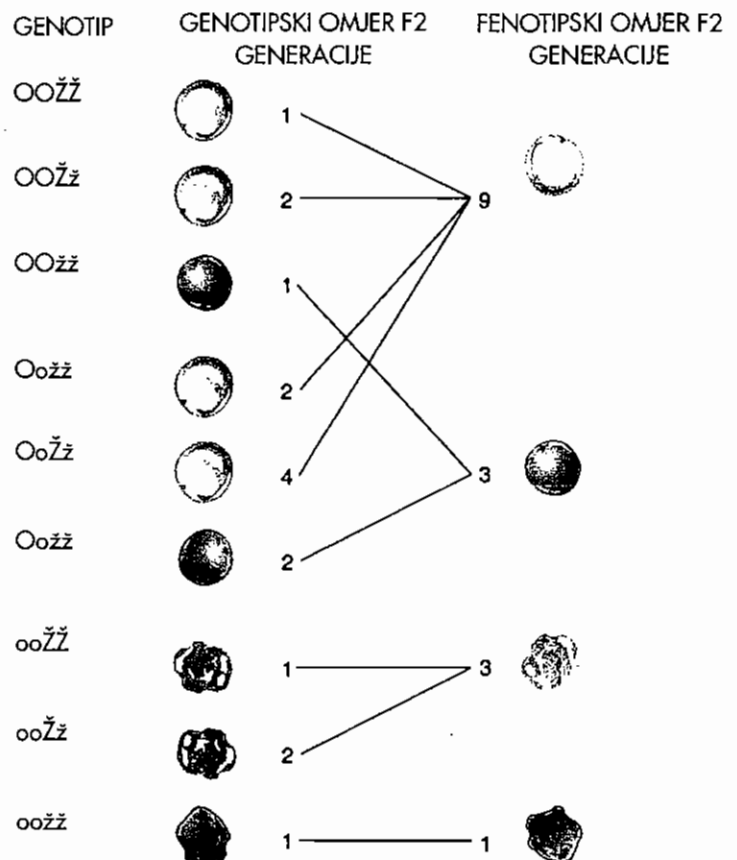
Mendel je nastavio svoja istraživanja prateći istodobno nasljeđivanje triju osobina koje kontroliraju tri para alela. Uočio je da se tri osobine nasljeđuju neovisno te da se slučajno kombiniraju u F<sub>2</sub> generaciji. Križanje heterozigota za tri svojstva nazivamo **trihybridnim križanjem**.

U tablici 7.1. prikazan je broj mogućih genotipova i fenotipova F<sub>2</sub> generacije koji nastaju neovisnom segregacijom dva ili više parova alela. Broj različitih fenotipova odgovara broju različitih vrsta gameta, a ovisi o genotipu jedinke.

Tablica 7.1. Broj različitih fenotipova i genotipova F<sub>2</sub> generacije koji nastaje neovisnom segregacijom dvaju ili više parova alela

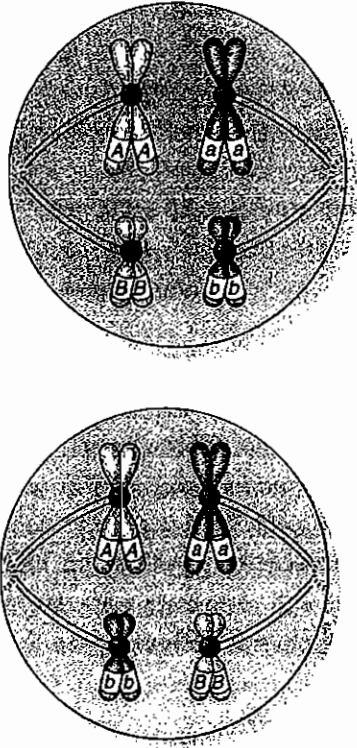
| Broj parova alela | Broj različitih fenotipova F <sub>2</sub> generacije | Broj različitih genotipova F <sub>2</sub> generacije |
|-------------------|--|--|
| 2                 | 4  | 9  |
| 3                 | 8  | 27   |
| 4                 | 16   | 81   |
| n                 | 2 <sup>n</sup>                                       | 3 <sup>n</sup>                                       |

Tek nakon Mendelovih otkrića znanstvenici su mogli shvatiti prirodu nasljeđivanja. Do tada se smatralo da potomci pokazuju miješana roditeljska svojstva (miješano nasljeđivanje). To je objašnjenje nespojivo s činjenicom da se neka svojstva pojavljuju nakon nekoliko generacija u istom obliku. Mendelov je rad potaknuo potpuno novu ideju o **individualnom nasljeđivanju**, što je vjerojatno



7.3. Genotipski i fenotipski omjer F<sub>2</sub> generacije dihibridnoga križanja

najvažniji pristup u genetici. Prema tome, tijekom razmnožavanja ne prenosi se svojstvo nego stanični elementi koji određuju to svojstvo.

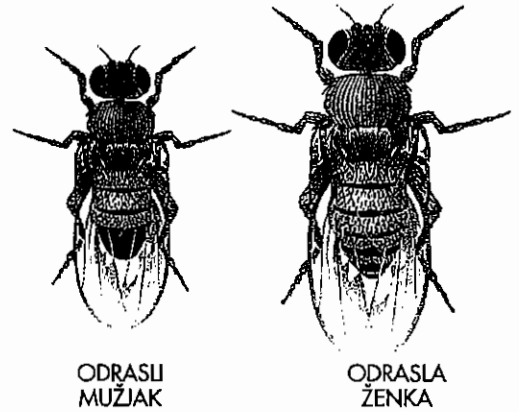


7.4. Moguća orijentacija kromosomskih parova u metafazi prve mejoze

Ti elementi zadržavaju svoj identitet i zasebnost tijekom nasljeđivanja; odnosno prenose se iz generacije u generaciju u nepromijenjenom i stalnom obliku. Mendel je te čestice nazivao nasljednim čimbenicima ili jedinicama nasljeđivanja, a Johansen ih je poslije (1909.) nazvao **genima**:

Ponovi zbog čega je Mendel za svoja istraživanja odabrao vrtni grašak.

Istraživanja na organizmima koji kao i grašak daju velik broj potomaka u kratkom vremenu i lako se kontrolirano križaju, te imaju dobro definirana varijabilna svojstva, npr. vinska mušica, kukuruz, bakterije, također su pridonijela razjašnjenju osnovnih genetičkih principa.

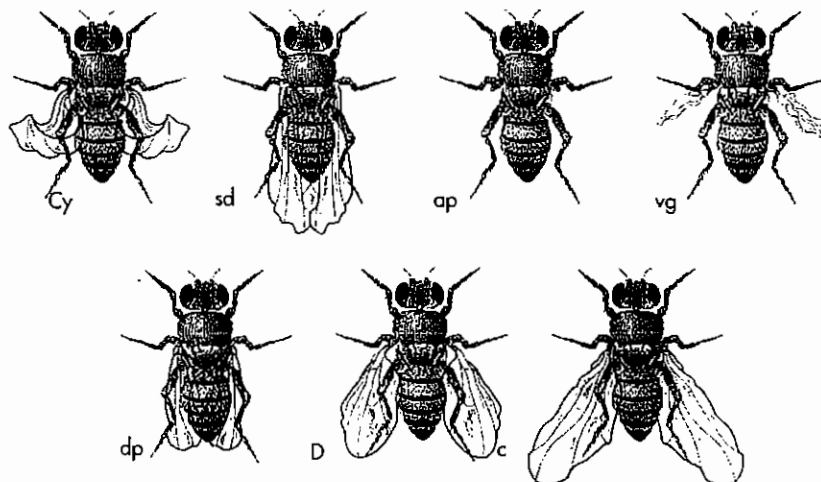


7.5. Mužjak i ženka vinske mušice

#### ■ VINSKA MUŠICA KAO OBJEKT GENETIČKIH ISTRAŽIVANJA

Vinsku mušicu (*Drosophila melanogaster*), jedan od najbolje proučenih organizama, u genetički je laboratorij uveo **Thomas H. Morgan** (Tomas Morgan), znanstvenik koji je čitav život posvetio proučavanju genetike ovoga malog dvokrilca (sl. 7.5.).

Vinska se mušica odlikuje osobinama pogodnima za genetička istraživanja: **kratak životni ciklus (10 dana)**, **velik broj potomaka**, **jednostavan uzgoj u laboratoriju**, **mali broj kromosoma ( $2n=8$ )** te **veliki broj fenotipskih osobina**. Osim **divljeg tipa** čiji je fenotip najčešći u prirodnim populacijama, u vinske mušice poznat je i niz lako prepoznatljivih



7.6. Različiti mutanti za krila u vinske mušice



**mutantnih fenotipova** (sl. 7.6.). Aleli mutantnih fenotipova zapravo su promijenjeni ili mutirani oblik divljeg tipa alela. Genetičari rabe međunarodno priznate nazive i simbole za opis pojedinih osobina vinske mušice. Umjesto označivanja dominantnoga svojstva velikim (A), a recesivnog svojstva malim slovom (a), u vinske se mušice i dominantno i recesivno svojstvo označuju malim slovom (početno slovo naziva mutantnog fenotipa). Dominantne osobine divljeg tipa označuju se malim slovom s indeksom + (npr.  $e^+$  — sivo-smeđa boja tijela), a recesivne osobine mutanata samo malim slovom (npr.  $e$  — crna boja tijela)<sup>8</sup>. Ovakvo označivanje prihvaćeno je u cijelom svijetu, jer su mutante vinske mušice prvi put opisane engleskim jezikom.

### Nasljeđivanje boje tijela vinske mušice:

$e^+$  — boja tijela divljeg tipa, sivo-smeđa

$e$  — crna boja tijela

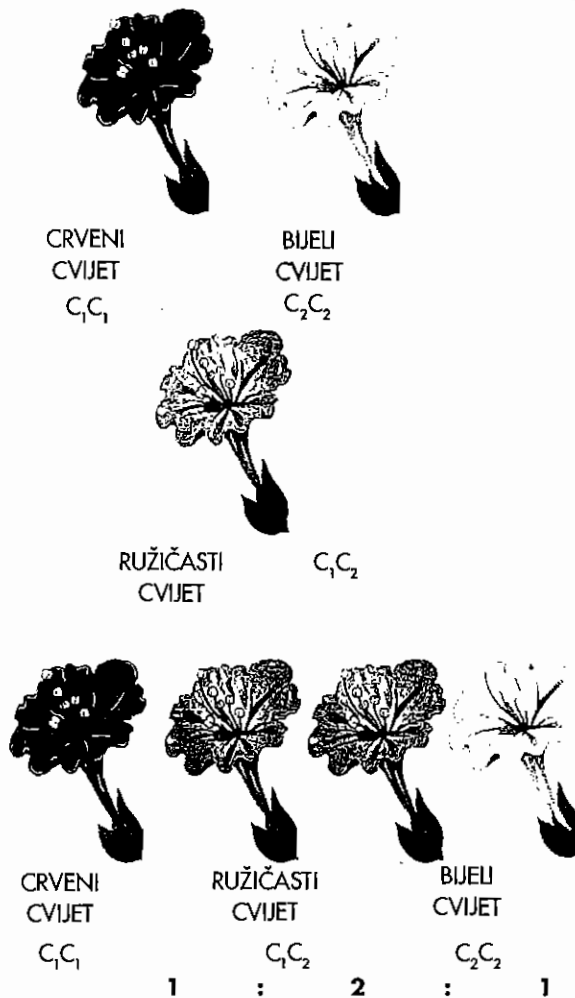
|         |              |               |                  |
|---------|--------------|---------------|------------------|
| P       | $e^+e^+$     | x             | $ee$             |
| Fenotip | divlji tip   |               | crna boja tijela |
| G       | $e^+$        |               | $e$              |
| F1      | $e^+e$       | x             | $e^+e$           |
| Fenotip | divlji tip   |               |                  |
| G       | $(e^+e)$     |               | $(e^+e)$         |
| F2      | $e^+e^+$     | $e^+e$        | $e^+e$ $ee$      |
|         | 3 divlji tip | 1 crno tijelo | fenotipski omjer |
|         | 1 : 2 : 1    |               | genotipski omjer |

### Nasljeđivanje oblika krila u vinske mušice:

$vg^+$  — divlji tip, ravna krila dulja od tijela

$vg$  — zakržljala krila<sup>9</sup>

|         |              |                    |                   |
|---------|--------------|--------------------|-------------------|
| P       | $vg^+vg^+$   | x                  | $vgvg$            |
|         | divlji tip   |                    | zakaržljala krila |
| G       | $vg^+$       |                    | $vg$              |
| F1      | $vg^+vg$     | x                  | $vg^+vg$          |
| Fenotip | divlji tip   |                    |                   |
| G       | $(vg^+vg)$   |                    | $(vg^+vg)$        |
| F2      | $vg^+vg^+$   | $vg^+vg$           | $vg^+vg$ $vgvg$   |
|         | 3 divlji tip | 1 zakržljala krila | fenotipski omjer  |
|         | 1 : 2 : 1    |                    | genotipski omjer  |



7.7. Intermedijarno križanje. U  $F_2$  generaciji pojavljuje se intermedijarni fenotip (ružičasti cvijet) zbog nepotpune dominacije

### Nasljeđivanje boje tijela i oblika krila u vinske mušice:

|         |   |   |  |
|---------|---|---|--|
| P       | $e^+vg^+vg^+$                               | x | $eevgvg$                               |
| Fenotip | divlji tip (sivo-smeđe tijelo, ravna krila) |   | mutant (crno tijelo, zakržljala krila) |
| G       | $e^+vg^+$                                   |   | $evg$                                  |
| F1      | $e^+evg^+vg$                                | x | $e^+evg^+vg$                           |
| Fenotip | divlji tip                                  |   |  |
| G       | $e^+vg^+, e^+vg, evg^+, evg$                |   | $e^+vg^+, e^+vg, evg^+, evg$           |

| Gamete    | $e^+vg^+$        | $e^+vg$        | $evg^+$        | $evg$        |
|-----------|------------------|----------------|----------------|--------------|
| $e^+vg^+$ | $e^+e^+vg^+vg^+$ | $e^+e^+vg^+vg$ | $e^+evg^+vg^+$ | $e^+evg^+vg$ |
| $e^+vg$   | $e^+e^+vg^+vg$   | $e^+e^+vgvg$   | $e^+evg^+vg$   | $e^+evgvg$   |
| $evg^+$   | $e^+evg^+vg^+$   | $e^+evg^+vg$   | $eevg^+vg^+$   | $eevg^+vg$   |
| $evg$     | $e^+evg^+vg$     | $e^+evgvg$     | $eevg^+vg$     | $eevgvg$     |

F2 divlji tip : sivo-smeđa boja : crna boja tijela : crna boja tijela  
 zakržljala krila : ravna krila : zakržljala krila  
 9 : 3 : 3 : 1 fenotipski omjer

## ■ ODNOSI MEĐU ALELIMA

Odnosi među alelima kreću se od potpune dominacije jednog alela nad drugim preko kodominacije (vidi poglavlje Genetika čovjeka — krvne grupe) do nepotpune dominacije.

**POTPUNA DOMINACIJA** je takav odnos među alelima u kojem je dominantni alel **A** vidljiv u fenotipu, dok recesivni alel **a** nema vidljivi učinak (heterotigot  $Aa$  ima dominantni fenotip, kao i dominantni homozigot  $AA$ ). To je najjednostavniji odnos među alelima.

**NEPOTPUNA DOMINACIJA** je takav odnos među alelima u kojemu aleli međusobnom interakcijom daju intermedijerni fenotip. Primjer za nepotpunu dominaciju jest nasljeđivanje boje cvijeta zijevalice. *→ daju intermed. fenotip*

U zijevalice aleli gena za boju cvijeta pokazuju nepotpunu dominaciju (sl. 7.7.). Križanjem zijevalice crvenoga cvijeta ( $C_1C_1$ ) sa zijevalicom bijeloga cvijeta ( $C_2C_2$ ) nastaju  $F_1$  heterozigoti ( $C_1C_2$ ) intermedijernog fenotipa, koji imaju ružičasti cvijet. Takvo križanje nazivamo još **intermedijernim križanjem**. Samooprašivanjem zijevalica ružičastoga cvijeta ( $C_1C_2 \times C_1C_2$ ) u  $F_2$  generaciji nastaju tri fenotipske klase potomaka u omjeru **1 (crveni cvijet) : 2 (ružičasti cvijet) : 1 (bijeli cvijet)**. Takav fenotipski omjer, **1:2:1**, modificiran je i istovjetan je genotipskom omjeru. Koje još križanje daje genotipski omjer 1:2:1?

**KODOMINANTNI ALELI** jesu aleli koji dolaze do izražaja u fenotipu, što znači da su jednako dominantni. Primjer za kodominaciju nalazimo kod alela koji kontroliraju krvne grupe u čovjeka.

## SAŽETAK

- Mendelov drugi zakon ili zakon neovisne segregacije: kada se dva ili više parova alela nasljeđuju zajedno, oni se tijekom mejoze razdvajaju neovisno jedan o drugome. Razlog je taj što se ti parovi alela nalaze na različitim kromosomskim parovima koji se slučajno orijentiraju u metafazi prve mejoze.
- Fenotipski omjer  $F_2$  generacije dihibridnog križanja je **9:3:3:1**.

$$9:3:3:1$$

○ Organizmi koji daju velik broj potomaka u kratkom vremenu i lako se kontrolirano križaju, te imaju dobro definirana varijabilna svojstva poput vrtnoga graška, vinske mušice, kukuruza i bakterija pridonijeli su razumijevanju osnovnih zakona nasljeđivanja, a primjenjuju se i danas u molekularno-genetičkim istraživanjima

○ Odnosi među alelima mogu biti: potpuna dominacija, kodominacija i nepotpuna dominacija.

## Zadaci

1. Kakav fenotipski omjer očekuješ u potomstvu sljedećeg križanja:  $LiBb \times LiBb$ ?
2. Napiši sve vrste gameta koje stvaraju jedinke ovih genotipova:  $AABbCc$ ;  $aaBbcc$ !
3. U kunića je kratka dlaka dominantno svojstvo i kontrolira ga alel  $L$ , a duga je dlaka pod kontrolom recesivnog alela  $l$ . Crno krzno kontrolira dominantni alel  $B$ , a smeđe recesivni alel  $b$ . Kakve fenotipske i genotipske omjere očekuješ u potomstvu križanja kunića kratke i crne dlake (dihybrid) i kunića duge i smeđe dlake? Kako nazivamo takvo križanje?
4. Kakav fenotipski i genotipski omjer očekuješ od ovih križanja: a) zijevalica crvenoga cvijeta  $\times$  zijevalica bijeloga cvijeta, b) zijevalica crvenoga cvijeta  $\times$  zijevalica crvenoga cvijeta, c) zijevalica ružičastoga cvijeta  $\times$  zijevalica bijeloga cvijeta.

## PROVERI SVOJE ZNANJE

Što je dihibrid?

Što je neovisna segregacija i zbog čega ona nastaje?

Objasni pojmove: potpuna dominacija i nepotpuna dominacija!

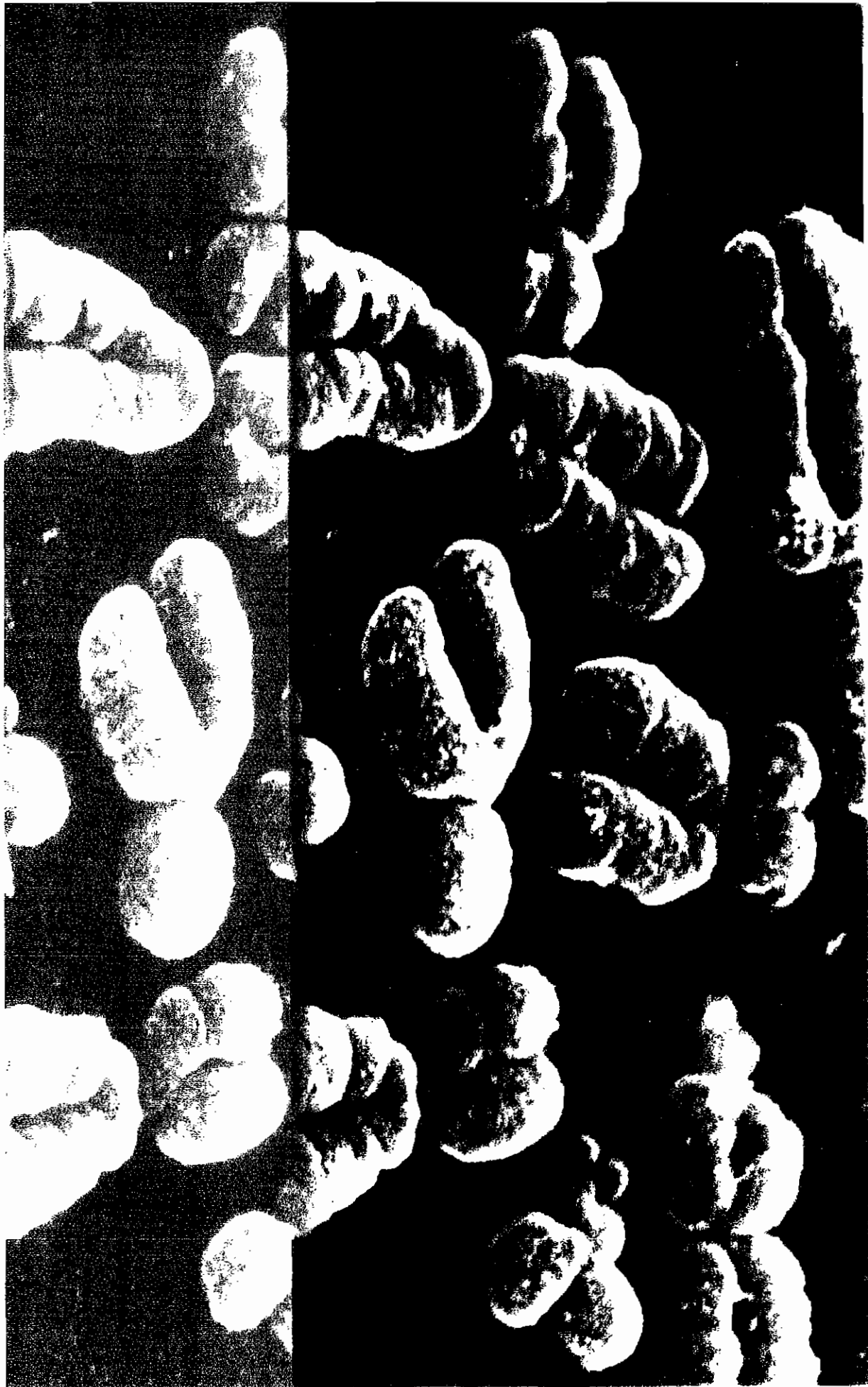
Zbog čega je vinska mušica pogodna za genetička istraživanja?

Više o genetici vinske mušice saznajte na Internet adresi: <http://www.ceolas.org>

Uz profesorovu pomoć pokušajte nabaviti divlji tip i mutante vinske mušice, te pomoću povećala naučite razlikovati spol jedinki i uočite fenotipske razlike između divljeg tipa i mutanta. Pokušajte u školskom laboratoriju uzgajati mušice te ih križati.

<sup>8</sup> engl. ebony — crno

<sup>9</sup> engl. vestigial — zakržljao



Ljudski kromosomi snimljeni elektronskim mikroskopom



# SPOLNI KROMOSOMI I NASLJEĐIVANJE VEZANO UZ SPOL

U ne tako davnoj prošlosti glavni „krivac“ za rađanje ženske djece bila je žena. Znaš li zašto to nije tačno?

Razlike između jedinki muškog i ženskog spola genetički su određene. U nekih je vrsta spol određen parom alela, npr. u komarca mužjak je heterozigot za par alela (Mm), a ženka je recesivni homozigot (mm). Spol može biti određen i stupnjem ploidije, odnosno brojem setova kromosoma (npr. u opnokritaca poput pčela, mrava i osa mužjaci su haploidni, a ženke diploidne) ili okolišnim čimbenicima. U nekih guštera, npr. macaklina, spol je

određen toplinom, tako da se pri temperaturi od 25 °C iz jaja izlegu ženke, a pri 32 °C 50% potomaka su mužjaci, a 50% su ženke. Češće je, međutim, da mužjak i ženka imaju kromosomske garniture s različitim spolnim kromosomima. **Spolni kromosomi** jesu kromosomi s genima koji određuju spol. Ostali kromosomi koji ne nose gene za spolnu determinaciju jesu **autosomi** (sl. 8.1).

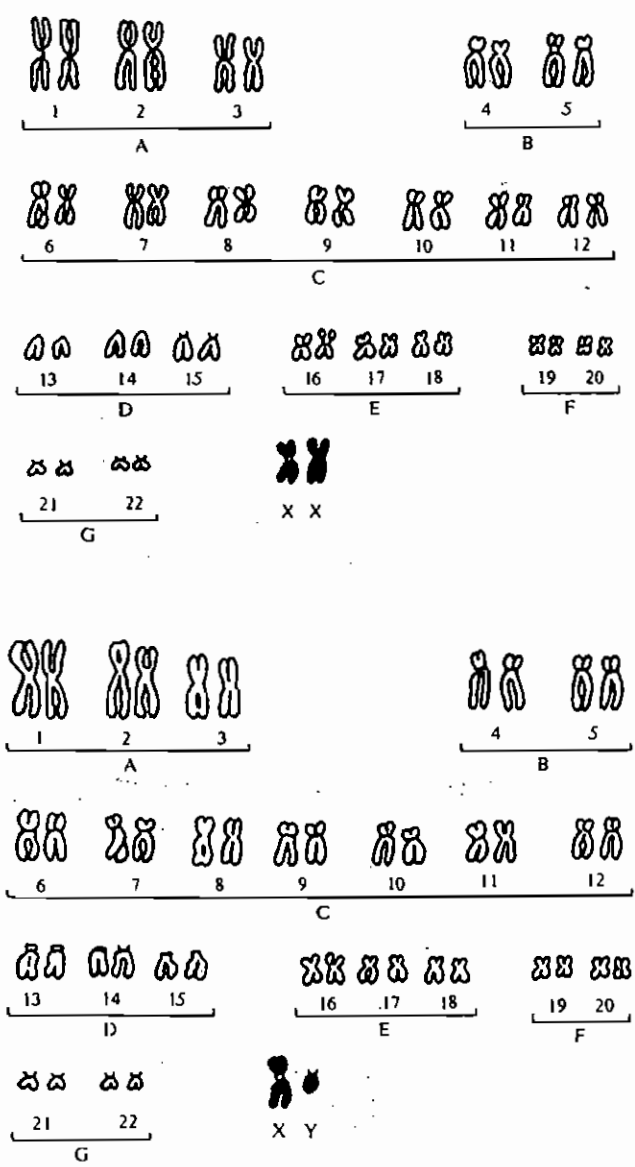
Spolni se kromosomi razlikuju u strukturi i genetičkoj organizaciji od autosoma, pa je stoga nasljeđivanje spolno-vezanih gena specifično te ovisi o nasljeđivanju spolnih kromosoma.

U sisavaca, dakle i u čovjeka, te u nekih vrsta kukaca dva su tipa spolnih kromosoma, X i Y. Njihova struktura i veličina razlikuju se od vrste do vrste. Primjerice, ljudski kromosom X veći je od kromosoma Y (sl. 8.2.), dok je u vinske mušiče X kromosom manji od Y kromosoma. Ženski spol ima dva jednaka spolna kromosoma (XX), dok muški spol ima dva različita spolna kromosoma, X i Y (sl. 8.1). Nakon gametogeneze u ženke svaka jajna stanica sadrži jedan X kromosom, pa govorimo o **homogametnom spolu** (lat. homo = jednak). Mužjaci su **heterogametni spol** (lat. hetero = različit), jer nakon meioze 1/2 spermija ima X kromosom, a 1/2 Y kromosom. Ako jajnu stanicu oplodi spermij s X kromosomom, nastat će zigota XX iz koje će se razviti jedinka ženskoga spola. Ako pak jajnu stanicu oplodi spermij s Y kromosomom, nastat će zigota XY iz koje se razvija jedinka muškoga spola. Prema tome, razvitak muškog, odnosno ženskog spola nakon oplodnje ovisi o tome koji je spolni kromosom sadržavao spermij. Vjerojatnost za nastanak zigote XX, odnosno zigote XY je jednaka.

*homogametnom spolu*

## ■ SPOLNO VEZANI GENI

Spolni kromosomi, osim gena koji određuju spol, nose druge gene. Nasljeđivanje tih gena vezano je uz spol. Geni koji se nalaze na spolnim kromosomima su **spolno vezani geni**, a njihovo je nasljeđivanje različito od nasljeđivanja gena na autosomima. X i Y su samo djelomično homologni kromosomi što znači da se većina gena koji se na-

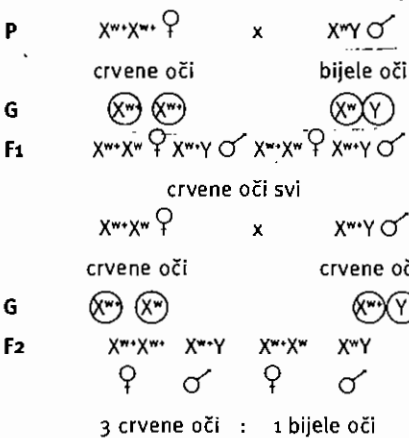


8.1. Kromosomske garniture žene (gore) i muškarca (dolje) razlikuju se po spolnim kromosomima

laze na X kromosomu ne nalazi na Y kromosomu. Ljudski kromosom X ima najmanje 300 gena, a kromosom Y ih ima tek nekoliko<sup>10</sup>. Kada govorimo o spolno vezanom nasljeđivanju, mislimo isključivo na nasljeđivanje gena na X kromosomu.

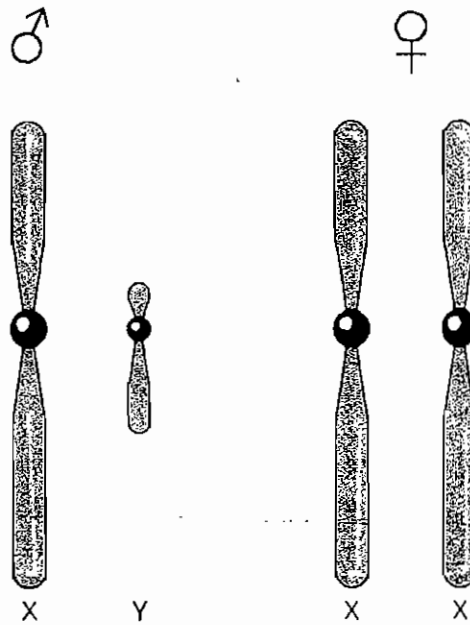
Nasljeđivanje spolno vezanih svojstava otkrio je u vinske mušice Thomas Morgan. On je u populaciji vinske mušice uočio mutante bijelih očiju (divlji tip ima crvene oči), (sl. 8.3.). Većinom su bijele oči imali mužjaci. Evo primjera nasljeđivanja boje očiju vinske mušice (uoči da se spolno vezani gen uvijek obilježava na način prikazan u križanju koje slijedi):

$X^{w+}$  – divlji tip crvenih očiju  
 $X^w$  – mutanta bijelih očiju



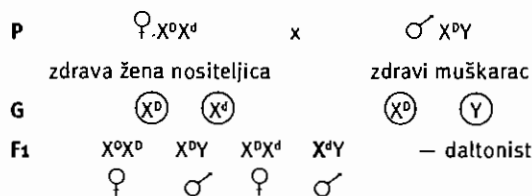
## ■ SPOLNO VEZANO NASLJEĐIVANJE U ČOVJEKA

**Sljepoća za boje (daltonizam) je spolno vezana recesivna bolest.** Daltonisti ne raspoznaju nijanse zelene ili crvene boje zbog nedostatka zelenog ili crvenog pigmenta u osjetilnim stanicama mrežnice oka (sl. 8.4). Gen za sintezu pigmenta nalazi se na kromosomu X ( $X^D$  ili  $X^d$ ). Da bi se daltonizam očitovao u žene, oba njezina X kromosoma moraju nositi recesivni alel ( $X^dX^d$ ). Žena za ovo spolno vezano svojstvo može biti homozigot (dominantni,  $X^DX^D$ , ili recesivni  $X^dX^d$ ) i heterozigot ( $X^DX^d$ ). U muškaraca su samo dvije mogućnosti. Budući da se gen za daltonizam nalazi na X kromosomu, muškarac koji razlikuje boje ima na kromosomu X dominantan alel ( $X^DY$ ), a muškarac daltonist ima recesivni alel ( $X^dY$ ) koji u ovom slučaju dolazi do izražaja jer na drugom spolnom kromosomu (Y) nema alela za sintezu pigmenta. Daltonizam se češće pojavljuje u muškoga spola (8%) nego u ženskog (1%). Daltonizam prenose zdrave majke heterozigoti na svoje

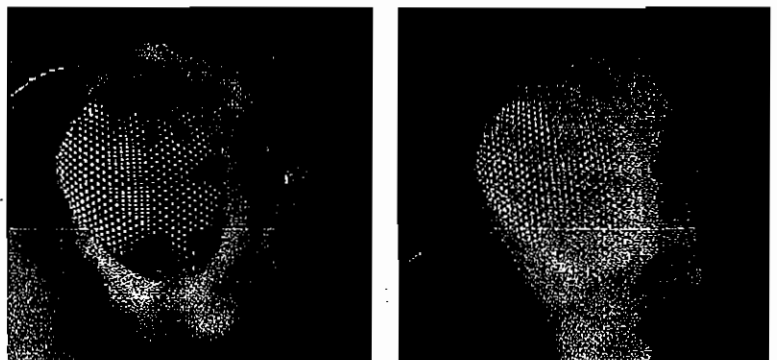


8.2. Spolni kromosomi u mužjaka i ženke sisavaca

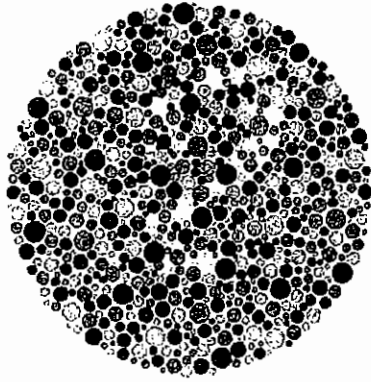
muške potomke, jer oni nasljeđuju od majke X kromosom, a od oca Y kromosom. Ako naslijede majčin X s recesivnim alelom ( $X^d$ ), tada nasljeđuju i daltonizam (vidi primjer).



**Hemofilija je također spolno vezana recesivna bolest, a posljedica je nedostatka proteina koji sudjeluje u zgrušavanju krvi.** Takve osobe mogu i kod male ozljede izgubiti veliku količinu krvi te

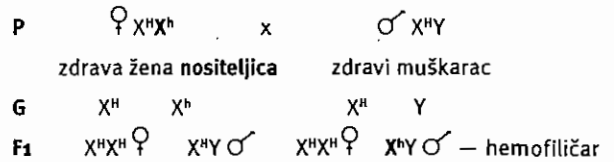


8.3. Boja oka u vinske mušice – spolno vezano svojstvo: divlji tip ima crvene oči, mutant ima bijele oči



8.4. Test za otkrivanje daltonizma. Ako raspoznaješ boje ali ne i brojku unutar kruga, znači da ne razlikuješ crvenu boju od zelene

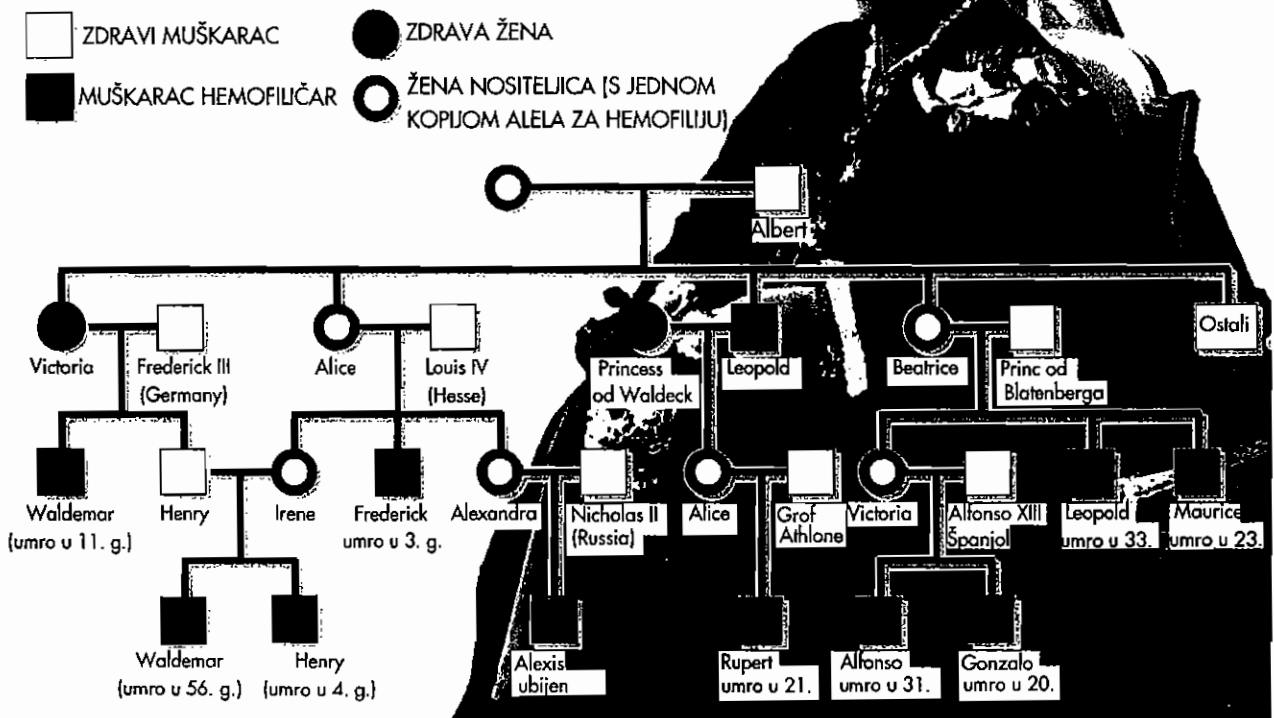
im i život može biti ugrožen. Hemofilija se pojavljuje češće u muškoga spola jer muškarci imaju samo jedan kromosom X. Zdravi muškarac na X kromosomu ima dominantni („zdravi“) alel ( $X^H Y$ ), a hemofiličar ima recesivni alel ( $X^h Y$ ). U žena će se očitovati samo kada se na oba X kromosoma nalazi recesivni alel ( $X^h X^h$ ). Žene heterozigoti ( $X^H X^h$ ) su zdrave, ali su nositeljice recesivnoga svojstva, što znači da na svoje muške potomke mogu prenijeti bolest (vidi primjer).



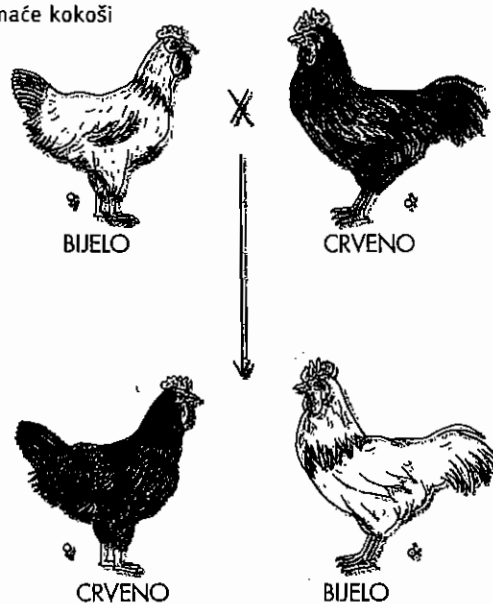
Hemofilija ima zanimljivu povijest. Podsjeti se zašto je kod starih Židova bilo zabranjeno obrezivanje dječaka čije su majke imale hemofiliju. Visoka učestalost hemofilije zapažena je u europskim kraljevskim obiteljima, pa otuda i naziv kraljevska bolest. Prvi hemofiličar kraljevske obitelji bio je princ Leopold, sin engleske kraljice Viktorije koja je bila heterozigot, dakle, nositeljica svojstva ( $X^H X^h$ ). Hemofilija je prenesena i u druge europske kraljevske obitelji zbog brakova s pripadnicima engleske krune (sl. 8.5.).

Spolno vezano ili X-vezano nasljeđivanje nazivamo još križnim nasljeđivanjem (engl. criss-cross = križ, prekrižiti) zbog toga što otac spolno vezano svojstvo prenosi na kćer, a majka prenosi na sina. To je zbog toga što sinovi od majke nasljeđuju X kromosom, a od oca Y, dok kćeri i od oca i od majke nasljeđuju X kromosom.

8.5. Rodoslovlje nasljeđivanja hemofilije u europskim kraljevskim porodicama



## 8.6. Nasljeđivanje boje perja u domaće kokoši



### ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

#### Spolno vezano nasljeđivanje u ptica

U ptica se spolni kromosomi obilježavaju oznakom Z (analogno X kromosomu) ili W (analogno Y kromosomu). Ženski je spol heterogametetan (ZW) jer stvara dvije vrste gameta s obzirom na spolne kromosome (Z i W), a muški je spol homogametetan (ZZ) jer sve gamete imaju jedan kromosom Z (suprotno nego kod čovjeka i sisavaca). Nasljeđivanje boje perja u domaće kokoši spolno je vezano. Gen za boju perja u kokoši nalazi se na kromosomu Z (kao na X kromosomu u sisavaca). Na W kromosomu nema gena za ovo svojstvo. Bijelo je perje dominantno, a crveno je perje recesivno spolno-vezano svojstvo. Križanjem ženke bijelog perja ( $Z^RW$ ) s mužjakom crvenoga perja ( $Z^rZ^r$ ) u  $F_1$  generaciji mužjaci nasljeđuju bijelo perje ( $Z^RZ^r$ ), a ženke crveno ( $Z^rW$ ). Dakle, muški su potomci bijelu boju perja naslijedili od majke, a ženski potomci od oca (sl. 8.6) što nazivamo **križnim nasljeđivanjem**.

### SAŽETAK

- ⇒ Spol jedinice genetički je uvjetovan. Kromosomske garniture mužjaka i ženke imaju različite spolne kromosome; XX odnosno XY.
- ⇒ Jedinke ženskoga spola imaju dva istovjetna spolna kromosoma, XX. Ženski spol nazivamo homogametnim spolom jer daje istovjetne gamete.
- ⇒ Jedinke muškoga spola imaju dva različita spolna

kromosoma, X i Y. Muški spol je heterogametni spol jer daje dvije vrste gameta: 50% gameta ima kromosom X, 50% gameta ima kromosom Y.

- ⇒ Spolni kromosomi jesu kromosomi sa spolno determinirajućim genima.
- ⇒ Geni koji se nalaze na spolnim kromosomima, a nisu izravno odgovorni za determinaciju spola su spolno-vezani geni.
- ⇒ Nasljeđivanje spolno vezanih svojstava ili X-vezano nasljeđivanje nazivamo još križnim nasljeđivanjem jer se X-vezano svojstvo prenosi s oca na kćeri, a s majke na sinove.

### Zadaci

1. Tjelesne stanice u čovjeka imaju 46 kromosoma. Koliko autosoma i koliko spolnih kromosoma ima jajna stanica, a koliko spermij?
2. Daltonizam ili sljepoća za boje (crvena ili zelena) je spolno vezano recesivno svojstvo. Zdrava žena (nositeljica) udaje se za muškarca daltonista. a) Kakav je genotip majke tog muškarca? b) Hoće li njihovo dijete biti daltonist?
3. Može li se hemofilija prenijeti s oca na sina? Objasni!

### ČERI SVOJE ZAVIJEŠTE

Na koji je način spol determiniran u ljudi?

Objasni pojmove homogametetan i heterogametetan!

Što su spolno vezani geni?

Što je hemofilija i kako se nasljeđuje?

<sup>10</sup> Holandrični geni jesu geni na Y kromosomu.

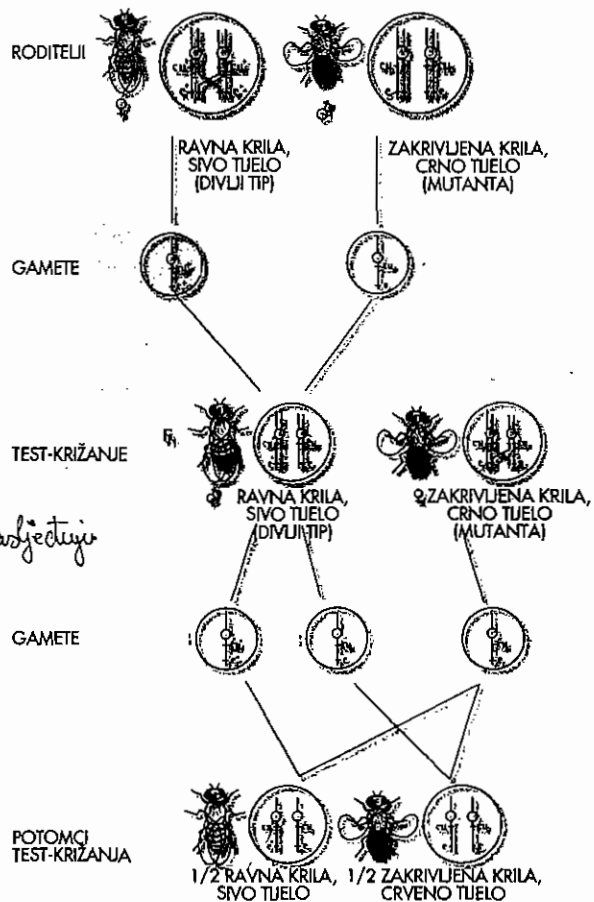
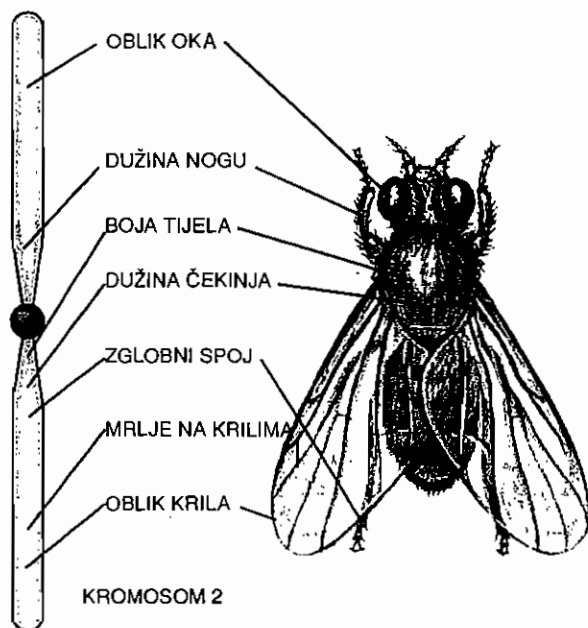
# VEZANI GENI

Kako tumačis činjenicu da u staničnoj jezgri ima mnogo više gena nego kromosoma? Primjerice, čovjek ima 30 000 – 40 000 gena, a samo 46 kromosoma, dok vinska mušica sa samo 8 kromosoma ima oko 13 500 gena.

Svojstva koja je Mendel istraživao neovisno su se nasljeđivala jer su bila pod kontrolom gena na različitim kromosomima. No, na svakom se kromosomu nalazi skupina gena (stotine ili tisuće gena) koji kontroliraju različita svojstva. Ti su geni linearno poredani na kromosomu (jedan iza drugoga). Gene koji se nalaze na istom kromosomu nazivamo vezanim genima (sl. 9.1.) i zajedno se nasljeđuju

Thomas Morgan je, provodeći križanja vinske mušice, otkrio vezane gene i kako se oni nasljeđuju: Vezani se geni najčešće nasljeđuju zajedno, što znači da prigodom odvajanja kromosoma tijekom mejoze svi geni koji se nalaze na jednom kromosomu odlaze zajedno u gametu. Vezani geni koji se nasljeđuju zajedno pokazuju potpunu vezanost. U mužjaka vinske mušice nikada se ne događa krosingover između nesestrinskih kromatida homolognih kromosoma. Budući da nema krosingovera između majčinog i očevog kromosoma u bivalentu, geni mužjaka pokazuju potpunu vezanost (sl. 9.2.).

9.1. Vezani geni jesu geni koji se nalaze na istome kromosomu. Linearno su raspoređeni duž kromosoma. Slika prikazuje vezane gene na kromosomu vinske mušice.



9.2. Potpuna vezanost gena u vinske mušice. Ako radimo test-križanje s mužjacima F<sub>1</sub> generacije (heterozigoti za dva svojstva), u F<sub>2</sub> generaciji nastaju dvije fenotipske klase potomaka u omjeru 1:1. Razlog je tomu što mužjak F<sub>1</sub> generacije stvara samo dvije vrste gameta (jer nema krosingovera) pa se geni nasljeđuju zajedno.

Vezani geni mogu se razdvojiti krosingoverom i tada pokazuju djelomičnu vezanost. Što je krosingover? Podsjeti se da sparane homologne kromosome nazivamo bivalentima. Svaki bivalent čine četiri kromatide od kojih samo dvije sudjeluju u krosingoveru. Stoga su nakon mejoze dva haploidna produkta rekombinantna, a dva roditeljska. Ako nema krosingovera, sastav gena na kromosomima se ne mijenja, te su svi potomci roditeljski, odnosno genetički su jednaki roditeljskoj generaciji.

Jedan od Morganovih studenata zaključio je da postoji odnos između učestalosti rekombinacije i udaljenosti gena na kromosomu zbog toga što



su geni poredani linearno na kromosomu. Geni koji su vrlo blizu češće se nasljeđuju zajedno (potpuna vezanost) jer je manja vjerojatnost da će između njih doći do krosingovera. Geni koji su međusobno udaljeniji češće se razdvajaju krosingoverom (djelomična vezanost). Na temelju učestalosti rekombinacije izrađuju se karte vezanih gena koje nam govore o relativnim položajima gena i o njihovoj međusobnoj udaljenosti na kromosomu (sl. 9.3.).

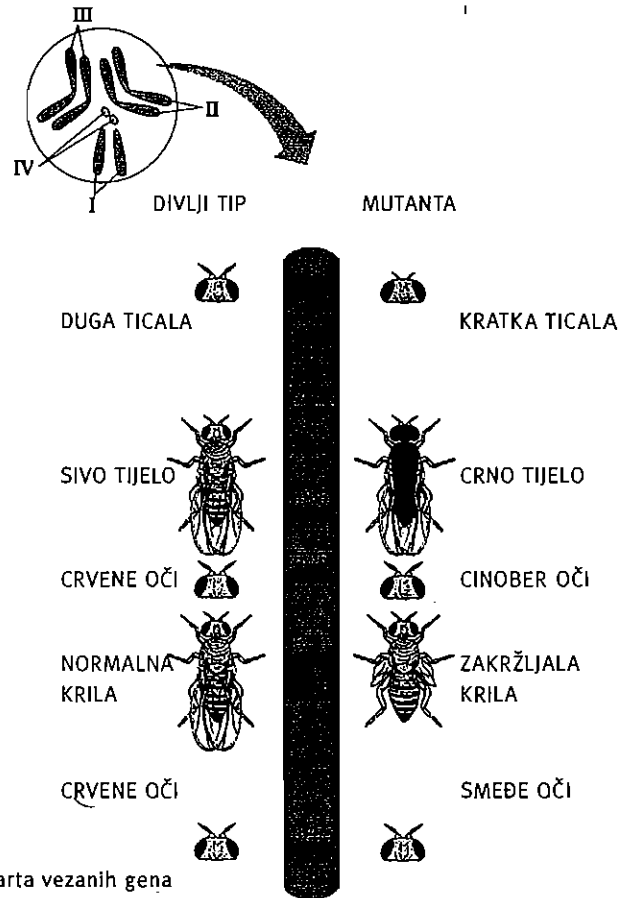
Potomci s novim kombinacijama roditeljskih svojstava nastaju genetičkom rekombinacijom. Genetička rekombinacija rezultat je neovisne segregacije gena na različitim kromosomskim parovima ili krosingovera između vezanih gena u bivalentu. Genetička rekombinacija uzrok je fenotipske i genetičke varijabilnosti u prirodi, što ima osnovnu važnost za preživljenje i evoluciju vrste.

## ■ KROMOSOMSKA TEORIJA NASLJEĐIVANJA

Ideju da su geni dijelovi kromosoma koji tvore materijalnu osnovu nasljeđivanja dao je Walter Sutton [Volter Satn] 1903. godine. Potkraj 19. stoljeća citolozi su objasnili procese mitoze i mejoze, pa je stoga bilo moguće povezati ponašanje kromosoma tijekom diobe s Mendelovim nasljednim čimbenicima, odnosno genima. Sutton je prvi zaključio da je razdvajanje homolognih kromosoma u anafazi mejoze osnova za razdvajanje alela tijekom gametogeneze. Prema tome, nasljeđivanje svojstava koja kontroliraju geni, tj. dijelovi kromosoma, ima osnovu u događajima tijekom mejoze. Kromosomskom teorijom nasljeđivanja započinje razvoj nove grane genetike — citogenetike.

### SAŽETAK

- ⇒ Geni smješteni na istom kromosomu su vezani geni.
- ⇒ Potpuno vezani geni nasljeđuju se zajedno (u bloku).
- ⇒ Geni su djelomično vezani ako se razdvoje krosingoverom koji se događa između nesestrinskih kromatida sparenih homolognih kromosoma.
- ⇒ Učestalost krosingovera između vezanih gena ovisi o njihovoj međusobnoj udaljenosti.
- ⇒ Rekombinacija je izvor genetičke varijabilnosti u prirodi, a nastaje krosingoverom između vezanih gena i neovisnom segregacijom alela.



9.3. Karta vezanih gena

### Zadaci

1. Istraživači Bateson i Punnet križali su jednu vrstu graška (*Lathyrus odoratus*) kako bi provjerili Mendelove rezultate. Križajući biljke purpurnoga cvijeta i dugoga peludnog zrna s biljkama crvenog cvijeta i okrugloga peludnog zrna dobili su u F1 generaciji biljke purpurnoga cvijeta i dugoga peludnog zrna. Test-križanjem biljaka F1 generacije u F2 generaciji dobiveno je ovakvo potomstvo: 4 831 purpurni cvijet, dugo peludno zrno; 390 purpurni cvijet, okruglo peludno zrno; 393 crvena cvijeta, dugo peludno zrno; 1 338 crvenih cvjetova, okruglo peludno zrno. Kako tumačiš ovakav fenotipski omjer potomaka F2 generacije?

### PROVJERI SVOJE ZNANJE

Kako se nasljeđuju vezani geni?

Što očekuješ od test-križanja ako su geni vezani, a što ako se nalaze na različitim kromosomskim parovima?

Što nam kazuje učestalost krosingovera između dvaju gena? *djelomična vezanost*

Kako dolazi do genetičke rekombinacije?

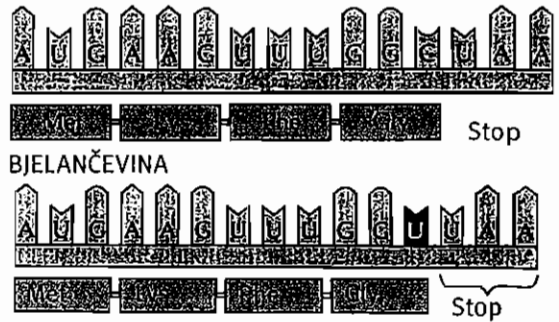
# MUTACIJE GENA I KROMOSOMA

Mutacije mogu biti korisne ili štetne za neki organizam. Danas je većina ljudi izložena sve većem onečišćenju okoliša, nezdravo se hrani i vodi nezdravi način života. Stoga su i mutacije naših gena i kromosoma sve brojnije, te uzimaju svoj danak uzrokujući teške i neizlječive bolesti poput raka. No ipak, gledano dugoročno, mutacije su za evoluciju pojedine vrste iznimno važne jer su važan izvor varijabilnosti, što je vrstama omogućilo da se bolje prilagode promijenjenim uvjetima okoliša.

Evolucijski napredak vrste ovisi o sposobnosti gena da s vremena na vrijeme mutiraju. Sve nasljedne varijabilnosti u živih bića, one dobre i one loše, imaju izvor u mutacijama nasljedne tvari.

Mutacija je iznenadna nasljedna promjena nasljedne tvari. Razlikujemo genske ili točkaste mutacije i kromosomske mutacije.

Genske mutacije događaju se unutar jednoga gena, što rezultira nastankom novih oblika alela. Promjene u molekuli DNA događaju se u tjelesnim stanicama, ali i u stanicama iz kojih nastaju gamete ili spolne stanice. Somatske mutacije zahvaćaju samo nekoliko stanica u organizmu i učinak im je najčešće zanemariv jer u vrsta koje se spolno razmnožavaju nisu nasljedne. Primjerice, mozaičnost šarenice oka (smeđe oko s plavim dijelovima) i šarolikost (panaširanost) listova i cvjetova u biljaka nastaju zbog somatskih mutacija. No, neke somatske mutacije nisu tako bezopasne jer mogu uzrokovati maligne bolesti, tumore, u ljudi. Iako somatske mutacije mogu biti važne za neku jedinku, mutacije u spolnim stanicama imaju veće



10.2. Supstitucija ne mora imati nikakav učinak na aminokiselinski slijed u bjelančevini. Razlog je tomu što više kodova nosi informaciju za istu aminokiselinu.



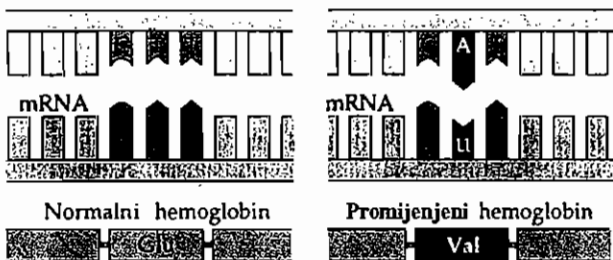
10.3. Delecija ili adicija uzrokuju promjene strukture i funkcije bjelančevina

značenje za populaciju jer se prenose iz generacije u generaciju te utječu na genetičku varijabilnost vrste. Genske mutacije nastaju spontano ili su inducirane.

Spontane mutacije nastaju kao rezultat pogrešaka tijekom replikacije DNA. Spontana mutacija može se dogoditi na bilo kojem mjestu u molekuli DNA i kromosomu.

Inducirane mutacije nastaju kao posljedica djelovanja različitih okolišnih tvari koje nazivamo mutagenima. Spontane i inducirane mutacije imaju istu molekularnu osnovu: mogu nastati supstitucijom, adicijom ili delecijom.

Supstitucija je zamjena jednog nukleotida i njegova para u komplementarnom lancu drugim nukleotidnim parom. Supstitucija može uzrokovati promjenu aminokiselinskoga slijeda u bjelančevini, što uzrokuje promjenu njegove funkcije. Primjerice, bolest srpasta anemija u čovjeka rezultat



10.1. Srpasta anemija nastaje zbog mutacije u genu za hemoglobin. Supstitucija timina s adeninom uzrokuje zamjenu aminokiseline glutaminske kiseline s aminokiselinom valin u hemoglobinu.

je supstitucije baze timin s bazom adenin u genu za sintezu bjelančevine hemoglobina. Posljedica takve supstitucije jest zamjena jedne aminokiseline (glutaminska kiselina) drugom aminokiselinom (valinom) u hemoglobinu, bjelančevini koja prenosi kisik do stanica i tkiva (sl. 10.1.). Kod te bolesti eritrociti imaju, umjesto normalnog diskoidalnog oblika, oblik srpa (sl. 12.4.). Takve srpaste stanice ne mogu obavljati funkciju prenošenja kisika do tkiva, što uzrokuje mnogobrojne i ozbiljne poremećaje u organizmu te uzrokuje smrt. Supstitucija može uzrokovati i mutacije bez učinka na krajnji produkt gena (sl. 10.2.). Uzrok je tomu veličina genetičkog koda, odnosno činjenica da više kodova nosi informaciju za istu aminokiselinu.

Adicija je dodatak, a delecija je gubitak jednog ili više nukleotidnih parova u genu (sl. 10.3.) Ove mutacije uzrokuju promjenu strukture i funkcije bjelančevine.

Neke se mutacije mogu popraviti s pomoću enzima koji su zaduženi za popravak molekule DNA.

### ■ OTKRIVANJE MUTACIJA / 3. MARTIN SLIČ

Mutacije u haploidnim organizmima lako se otkrivaju zbog toga što su sve izražene u fenotipu. U diploidnog organizma, dominantna mutacija u gameti pojaviti će se u fenotipu potomstva (F<sub>1</sub> generacija). Recessivna mutacija neće biti vidljiva u prvoj generaciji potomaka (ako nije spolno vezana). Primjer:

P aa x aa BB x BB  
G (a) (A) dominantna mutacija (b) (B) recesivna mutacija  
F<sub>1</sub> Aa vidljiva u fenotipu Bb, nije vidljiva u fenotipu

Recesivna mutacija može generacijama ostati neotkrivena, čak iako je smrtonosna. Tek se križanjem dvaju heterozigota može očitovati u sljedećoj generaciji u homozigotnom obliku. Primjer:

P Bb x Bb  
G (B) (b) (B) (b)  
F<sub>1</sub> BB Bb Bb bb ispoljavanje recesivne mutacije

Na učestalost mutacija utječu različiti čimbenici poput veličine gena, genotipa, topline, starenja i različitih okolišnih čimbenika, mutagena.

Mutageni su različita zračenja i kemijske supstancije koje induciraju mutacije čija je učestalost mnogo veća od učestalosti spontanij mutacija.

Zračenja dijelimo na ionizirajuća i neionizirajuća.

Ionizirajuća zračenja, npr. X-zračenje, svemirsko zračenje te zračenja iz različitih radioaktivnih izvora, uzrokuju lomove u molekulama DNA ili lomove u drugim molekulama, npr. molekulama vode, koje postaju reaktivne i posredno oštećuju DNA.

Neionizirajuće zračenje je manje prodorno od ionizirajućeg i djeluje na drukčiji način. Primjerice ultraljubičasto ili UV zračenje uzrokuje pirimidinske (timinske i citozinske) dimere u polinukleotidnom lancu na mjestima gdje su dva pirimidina jedan do drugog. Dimeri narušavaju strukturu dvolančane zavojnice, odnosno sparivanje komplementarnih baza (timin — adenin ili citozin — gvanin). No takvi se dimeri mogu izrezati s pomoću enzima za popravak DNA. Naime u svakoj stanici neprestano se kontrolira nasljedna tvar. Ako nastane kakva mutacija, enzimi za popravak uklanjaju ih i vraćaju molekulu u prvobitno stanje. No, ako ima previše promjena, enzimi neće moći sve popraviti i neke će se mutacije zadržati.

Kemijski mutageni otkriveni su tijekom Drugoga svjetskog rata. To su različite kemijske tvari koje imaju mutageni potencijal. Vrlo snažni kemijski mutageni jesu alkilirajući spojevi koji, osim toga što mijenjaju specifičnost sparivanja baza u molekulama DNA, uzrokuju gubitak baza, rezultat čega je mutacija. U kemijske mutagene ubrajamo i analoge baza, akridinske boje, fenole, pesticide, metale, azbestna vlakna i mnoge druge. Analogi baza jesu spojevi čija je kemijska struktura nalik na strukturu baza u DNA. Stoga se vrlo lako ugrađuju u molekulu DNA te uzrokuju nepravilno sparivanje s drugim bazama.

### ■ KROMOSOMSKE ANOMALIJE (KROMOSOMSKE MUTACIJE)

Kromosomske mutacije velike su promjene u genomu. Obuhvaćaju promjenu broja ili promjenu strukture kromosoma, a nazivamo ih još i kromosomskim anomalijama, jer se pojam mutacija najčešće odnosi na genske ili točkaste mutacije. Citogenetička istraživanja pokazuju da u zdravih plodnih muškaraca 10% spermija ima neku kromosomsku anomaliju. Od 20% spontano pobačenih plodova oko 1/2 nosi neku kromosomsku anomaliju.

Genom čine svi geni u osnovnom, haploidnom setu kromosoma.

Leichtes Fach  
Sobremes  
Yodnet

## ■ PROMJENA BROJA KROMOSOMA

Promjena broja kromosoma može zahvaćati sve kromosome u kromosomskom setu, što nazivamo **euploidijom** ili pojedine kromosome, što nazivamo **aneuploidijom** (sl. 10.4.).

**Euploidija** je promjena u broju kromosoma koja zahvaća sve kromosome u kromosomskom setu. U euploide ubrajamo **monoploidne i poliploidne organizme**.

**Monoploidi ili haploidi** imaju jedan set kromosoma ( $n$ ). Nastaju iz neoplođene jajne stanice i javljaju se vrlo rijetko u viših organizama. Primjerice mužjaci pčela, trutovi, haploidni su jer se razvijaju iz neoplođene jajne stanice. Jednostanični eukarioti poput kvasaca i gljiva većinu su životnog ciklusa haploidni (vidi poglavlje Nespolno i spolno razmnožavanje). Gamete eukariota koje nastaju mejozom također su haploidne.

**Poliploidi** su organizmi s tri ili više setova kromosoma. Poliploidni organizmi mogu imati tri seta kromosoma ( $3n$  — triploid), četiri seta kromosoma ( $4n$  — tetraploid), pet setova ( $5n$  — pentaploid) itd.

Poliploidija je ograničena na biljno carstvo. Primjerice, kultivirani krumpir, *Solanum tuberosum*, je tetraploidan ( $4n$ ); kultivirana pšenica, *Triticum aestivum*, je heksaploidna ( $6n$ ).

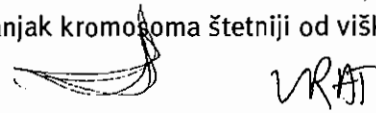
Poliploidija je letalna u životinja i u čovjeka, jer uzrokuje gensku neravnotežu.

**Aneuploidija** je takva promjena broja kromosoma koja zahvaća pojedine kromosome u setu. To znači da organizam može imati povećani broj jednog ili nekoliko kromosoma ili smanjeni broj kromosoma.

Aneuploidija može nastati nepravilnim razdvajanjem kromosoma tijekom mejoze poliploidnih biljnih vrsta, posebno onih s neparnim brojem kromosoma. Aneuploidija nastaje

i **nerazdvajanjem** kromosoma tijekom mitoze ili mejoze zbog pogreške u funkciji diobenoga vretena (sl. 10.5).

Aneuploidija uzrokuje neravnotežu u kromosomskoj garnituri, što najčešće rezultira abnormalnim fenotipom. Stupanj abnormalnosti ovisi o tome koji je kromosom u suvišku ili u manjku. Općenito je manjak kromosoma štetniji od viška.



## ■ ANEUPLOIDIJA U ČOVJeka

Najčešće zahvaća spolne kromosome, X i Y, a uzrokuje različite abnormalnosti fenotipa i teškoće u razvoju koje nisu smrtonosne.

Primjerice **Turnerov sindrom** (Turnerov sindrom) ( $45, X0$ ); riječ je o ženskim osobama s jednim kromosomom X, koje su spolno nezrele i sterilne.

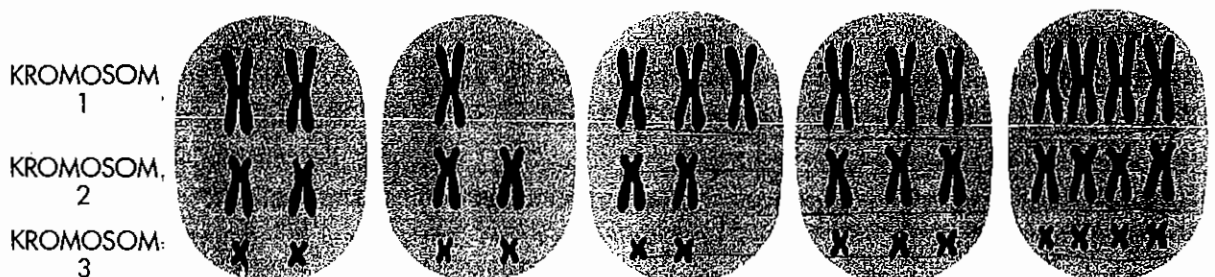
Aneuploidija može zahvatiti i autosome i tada je najčešće riječ o trisomijama (tri kopije jednog kromosoma). Vjerojatno je najpoznatija trisomija 21. kromosoma (sl. 10.6.a), koju zovemo **Downov sindrom** [Daunov] ili mongoloidnost (tri kopije kromosoma 21). Mongoloidi su mentalno retardirani s karakterističnim fenotipskim osobinama (sl. 10.6.b).

## ■ PROMJENE STRUKTURE KROMOSOMA ILI KROMOSOMSKE ABERACIJE

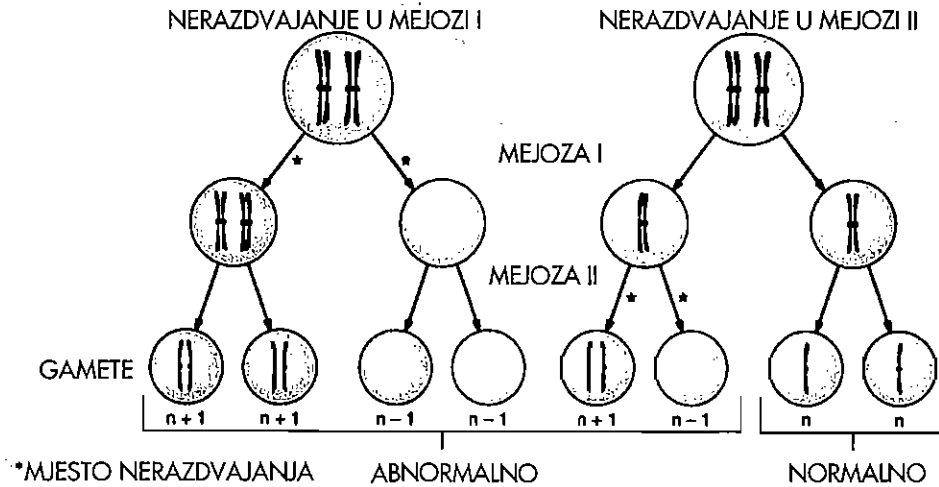
Strukturne promjene kromosoma posljedica su loma kromosoma ili pogrešaka tijekom krosingovera. Kromosomske aberacije dijelimo na delecije, duplikacije, inverzije i translokacije.

**Delecija** je gubitak kromosomskog segmenta kao posljedica loma kromosoma (sl. 10.7.a). Delecije su smrtonosne za gamete životinja i čovjeka. Haploidna generacija biljaka (gametofit) posebno je osjetljiva na delecije. Poznati primjer heterozigot-

A) NORMALNI DIPLOID      B) MONOSOMIK      C) TRISOMIK      D) TRIPLOID      E) TETRAPLOID



10.4. Promjene broja kromosoma zahvaćaju pojedine kromosome u setu (b, c) ili sve kromosome u setu (d, e)



10.5. Nerazdvajanjem u prvoj ili drugoj anafazi mejoze dolazi do aneuploidije

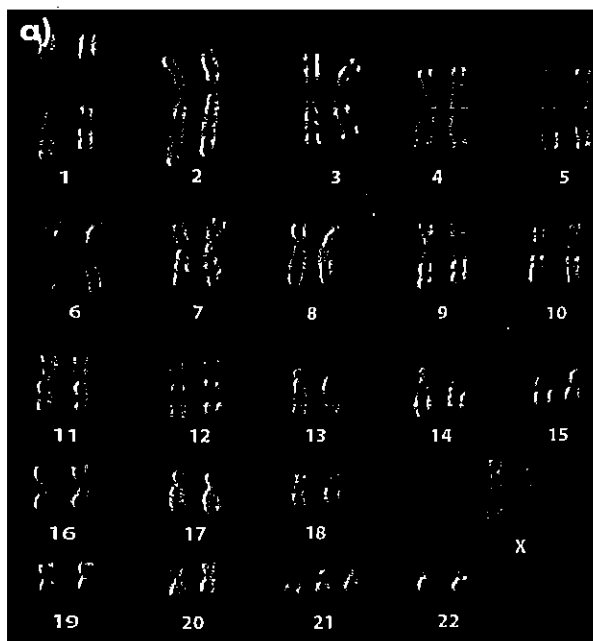
ne delecije u čovjeka jest „Cru-du-chat” sindrom [kri di ša] ili sindrom mačjega plača (učestalost pojavljivanja je 1/50 000). Riječ je o gubitku segmenta kraćega kraka petoga kromosoma. Uzrokuje mentalnu retardaciju, abnormalnosti lica i glave i karakterističan plač poput glasanja mačke.

**Duplikacija** se pojavljuje kada je neki kromosomski segment prisutan više od dva puta u diploida (sl. 10.7.b). Duplikacije su manje štetne od delecija, jer nema gubitka nasljedne tvari.

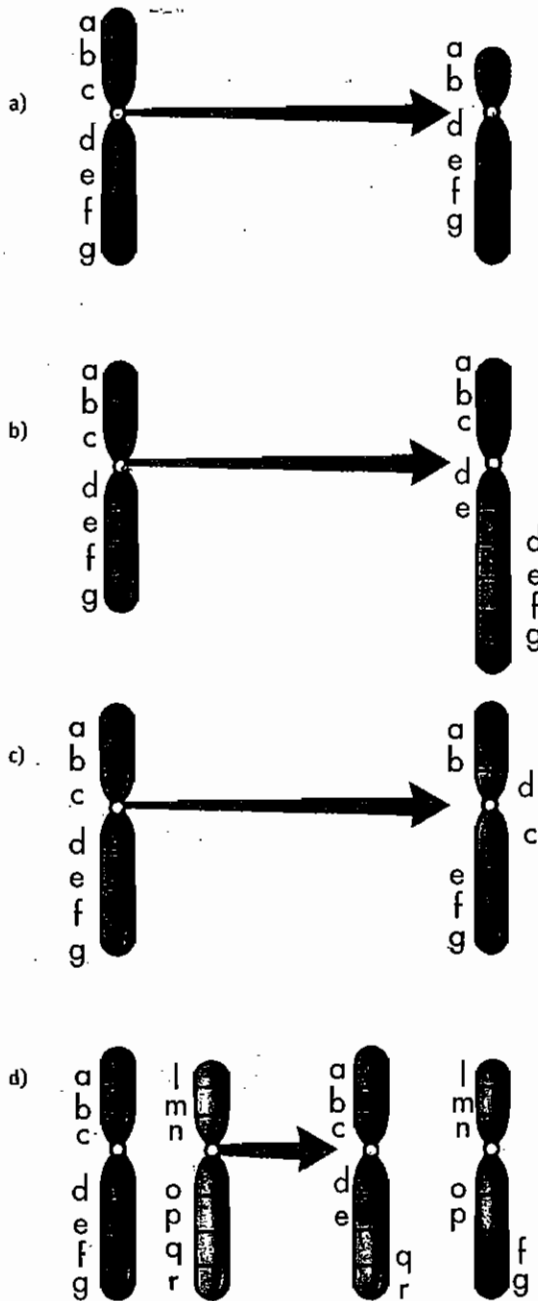
**Inverzija** je promjena redoslijeda gena koja nastaje nakon dvaju lomova u kromosomu, rotacije

segmenta i ponovnog vezanja (sl. 10.7.c). Kod inverzije nema gubitka ni duplikacije nasljedne tvari, ali zbog obrnutog rasporeda gena homologni se kromosomi u mejozi ne mogu spariti čitavom svojom duljinom.

**Translokacija** je premještanje segmenta iz jednog kromosoma na drugi nehomologni kromosom. Katkad dva nehomologna kromosoma izmjenjuju segmente recipročnom translokacijom (sl. 10.7.d). Recipročne translokacije česte su u ljudi koji boluju od kronične mijeloidne leukemije, te u nekih drugih tumora.



10.6. Trisomija 21. kromosoma, Downov sindrom. Lijevo: kariotip Downova sindroma, desno: karakteristične fenotipske osobine djeteta s Downovim sindromom.



10.7. Kromosomske aberacije: a) delecija, b) duplikacija, c) inverzija, d) translokacija

**SAŽETAK**

- ☞ Mutacija je iznenadna nasljedna promjena nasljedne tvari. Razlikujemo genske ili točkaste mutacije i kromosomske mutacije ili anomalije.
- ☞ Mutacije nastaju spontano ili mogu biti inducirane.
- ☞ Genske mutacije nastaju unutar gena, a najčešće su štetne jer mijenjaju strukturu i funkciju bjelančevina.
- ☞ Mutageni su zračenja (ionizirajuća i nelonizirajuća) i kemijske tvari iz okoliša (pesticidi, fenol, akridinske boje, alkilirajući spojevi i dr.) koje uzrokuju mutacije, bilo genske bilo kromosomske.
- ☞ Kromosomske mutacije ili anomalije obuhvaćaju promjenu broja kromosoma i promjenu strukture kromosoma.
- ☞ Promjena broja kromosoma može zahvaćati sve kromosome u setu (euploidija) ili samo pojedine kromosome u setu (aneuploidija).
- ☞ Promjene strukture kromosoma ili kromosomske aberacije posljedica su loma kromosoma ili pogrešaka tijekom krosingovera.

**POVIJERI SVOJE ZNANJE**

Što su mutacije i kako ih dijelimo?

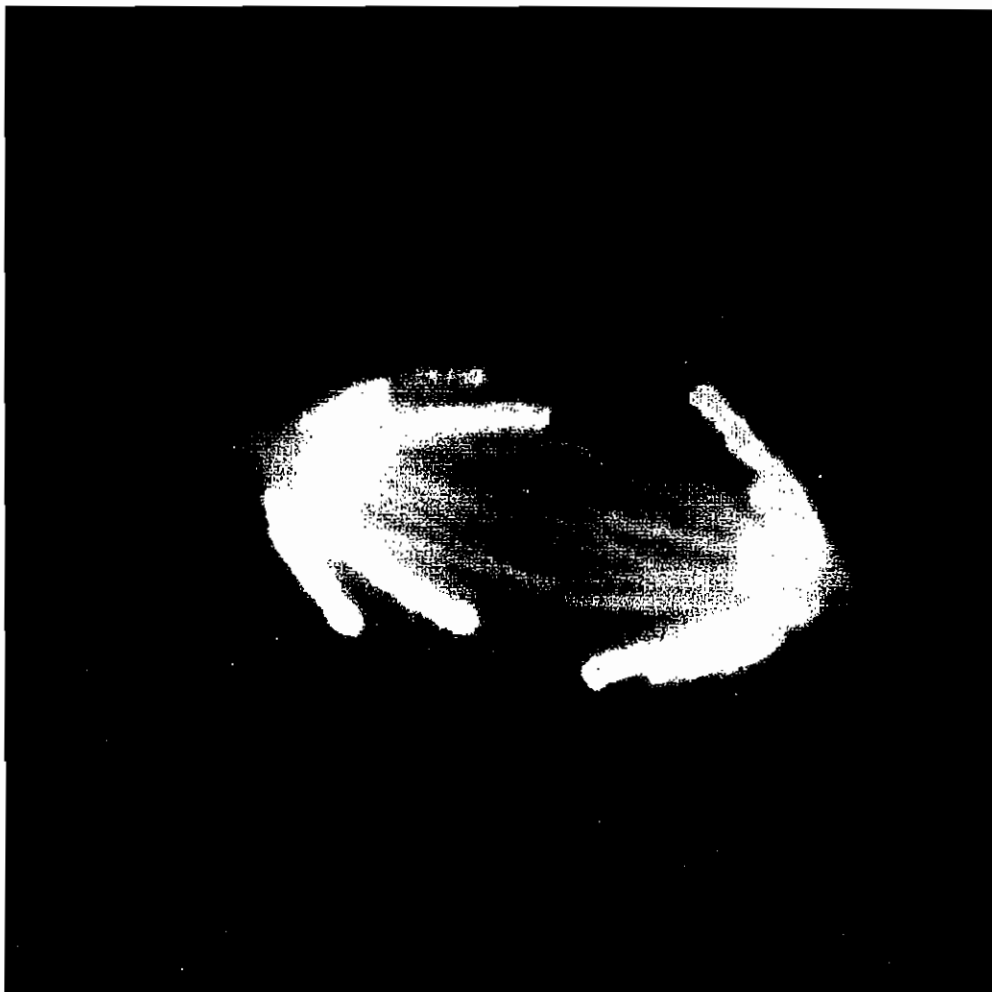
Uzrokuje li genska mutacija uvijek promjenu strukture bjelančevine?

Što su mutageni?

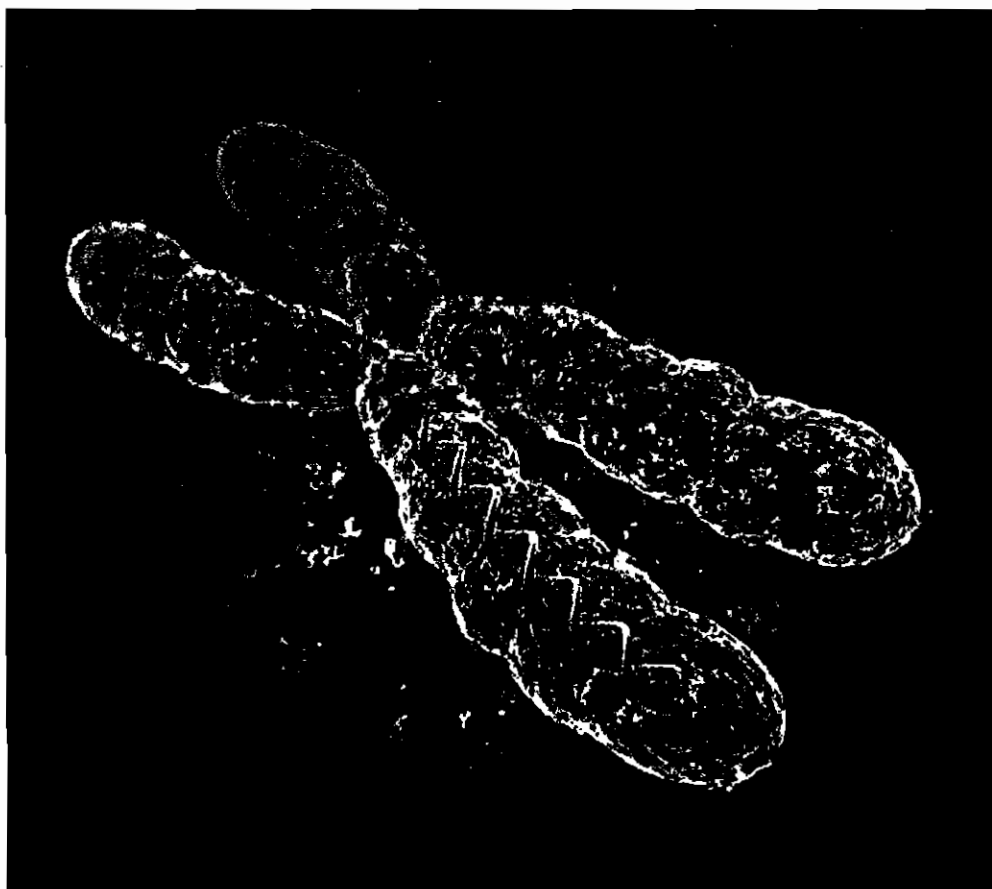
Što je poliploidija? Zbog čega je poliploidija česta u biljaka, a u životinja i čovjeka uzrokuje smrt?

Koji je uzrok aneuploidije? Koje kromosome u čovjeka najčešće zahvaća aneuploidija?

Što misliš zašto su delecije izrazito nepovoljne za organizam, a katkad i smrtonosne?



Jezgra stanice u diobi



Kromosom

# 11 GENETIKA BAKTERIJA I VIRUSA

Kako je građena bakterijska stanica? Jesu li virusi organizmi ili su prokarioti?

Stanični biolozi žive organizme, prema njihovoj staničnoj organizaciji, klasificiraju na prokariote i eukariote. **Sve su eukariote** (lat. *eu* = pravi, *karyon* = jezgra) imale pravu jezgru obavijenu jezgrinom ovojnicom, a u citoplazmi stanice nalaze se brojni organeli obavijeni vlastitom membranom. U jezgri se nalazi nekoliko parova kromosoma koji su građeni od DNA i bjelančevina, a jezgra se dijeli mitozom i mejozom.

Stanična organizacija **prokariota** (lat. *pro* = prije, *karyon* = jezgra) mnogo je jednostavnija. U stanici se nalazi samo jedan „kromosom“ u obliku góle prsteriaste molekule DNA. Nemaju staničnih organela. Djele se jednostavnom diobom nakon udvostručivanja nasljedne tvari. U prokariote ubrajamo bakterije, cijanobakterije i mikoplazme.

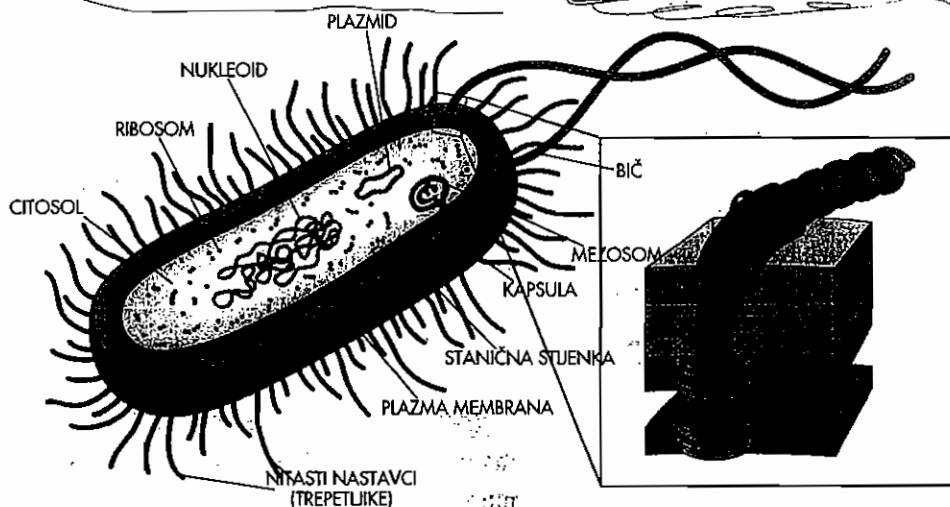
**Virusi** nemaju staničnu organizaciju. Virusi sadrže jednu molekulu nukleinske kiseline (DNA ili RNA) koja se nalazi unutar bjelančevinastog omotača, kapside. Virusi se ne dijele, nego se razmnožavaju u stanici domaćina koju napadaju. Kažemo da su virusi na granici živoga i neživoga svijeta.

Sve do 1950. godine malo se znalo o nasljeđivanju u prokariota i virusa, a također je bilo poteškoća u eksperimentalnom radu jer su to vrlo sitni organizmi, odnosno čestice. No nakon što su tehničke poteškoće prevladane, prokarioti i virusi prihvaćeni su kao eksperimentalni objekti u genetici, posebice

u molekularnoj genetici. Istraživanja bakterija i virusa pridonijela su otkrivanju strukture i funkcije gena, te mutacija nasljedne tvari. Genetički kod protumačen je i razjašnjen na ovim jednostavnim organizmima, odnosno česticama. Danas bakterije i virusi imaju ključnu ulogu u kloniranju gena i genetičkom inženjerstvu.

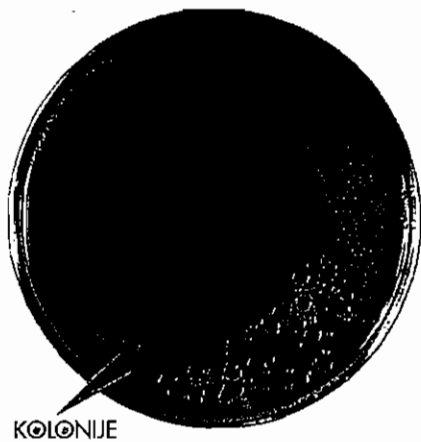
## ■ BAKTERIJE

Bakterije su mali **jednostanični organizmi** koje je moguće vidjeti samo svjetlosnim ili elektronskim mikroskopom. U prirodi se nalaze u velikom broju. Njihova je stanična struktura relativno jednostavna u usporedbi sa stanicama viših biljaka i životinja (sl. 11.1.). **Nositelica genetičke upute** jest molekula DNA koja je najčešće **prstenastog oblika**, a naziva se **nukleotidom**. U bakterijskoj stanici još se nalazi **mnoštvo ribosoma**, staničnih struktura na kojima se zbiva biosinteza bjelančevina. Bakterije su vrlo pogodni objekti za genetička istraživanja. Životni im je ciklus kratak, traje između 30 i 40 minuta (npr. bakterija *Escherichia coli* dijeli se svakih 20 minuta), stoga za kratko vrijeme daju veliki broj potomaka. U usporedbi s drugim organizmima (vinska mušica, 10 dana; kukuruz godinu; čovjek ~20 godina) to je vrlo kratak period. Mogu se **jednostavno uzgajati u laboratorijskim uvjetima u tekućoj ili krutoj hranjivoj podlozi** (sl. 11.2.) koja sadrži **organske spojeve (gljukoze) i anorganske tvari (dušik, sumpor, fosfor i dr.)**.



11.1. Shematski prikaz bakterijske stanice





KOLONIJE

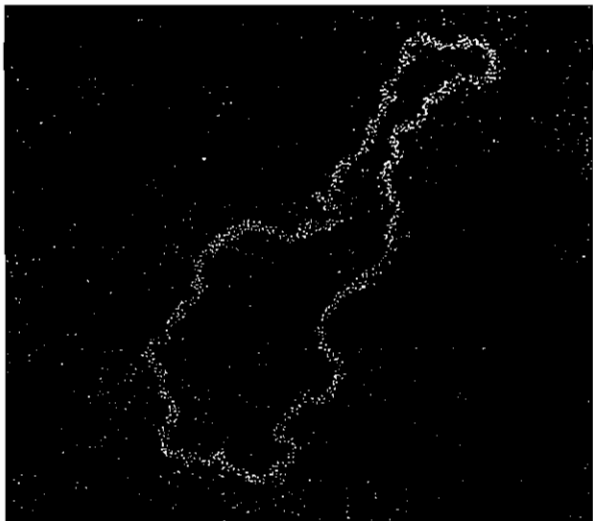
11.2. Uzgoj bakterija na krutoj hranjivoj podlozi. Vidljive su okrugle kolonije. Svaka kolonija predstavlja klon (genetički identične jedinice).

Ponovi kakvog oblika mogu biti bakterijske stanice?

Predmet istraživanja bakterijskih genetičara najčešće su mutacije gena. U bakterija postoje sojevi koji zbog nedostatka jednog ili više enzima ne mogu sintetizirati određenu supstanciju prijeko potrebnu za rast i razvoj. Nedostatak enzima rezultat je mutacije bakterijskih gena. Takve mutante ne mogu sintetizirati određene aminokiseline, vitamine ili nukleotide. Stoga da bi mogle rasti i razmnožavati se, te im se supstancije moraju dodavati u podlogu.

### ■ KROMOSOMSKA ORGANIZACIJA

Bakterije su haploidni organizmi, a njihov je kromosom kružna dvolančana molekula DNA. Svi geni bakterije izraženi su u fenotipu. DNA ne čini



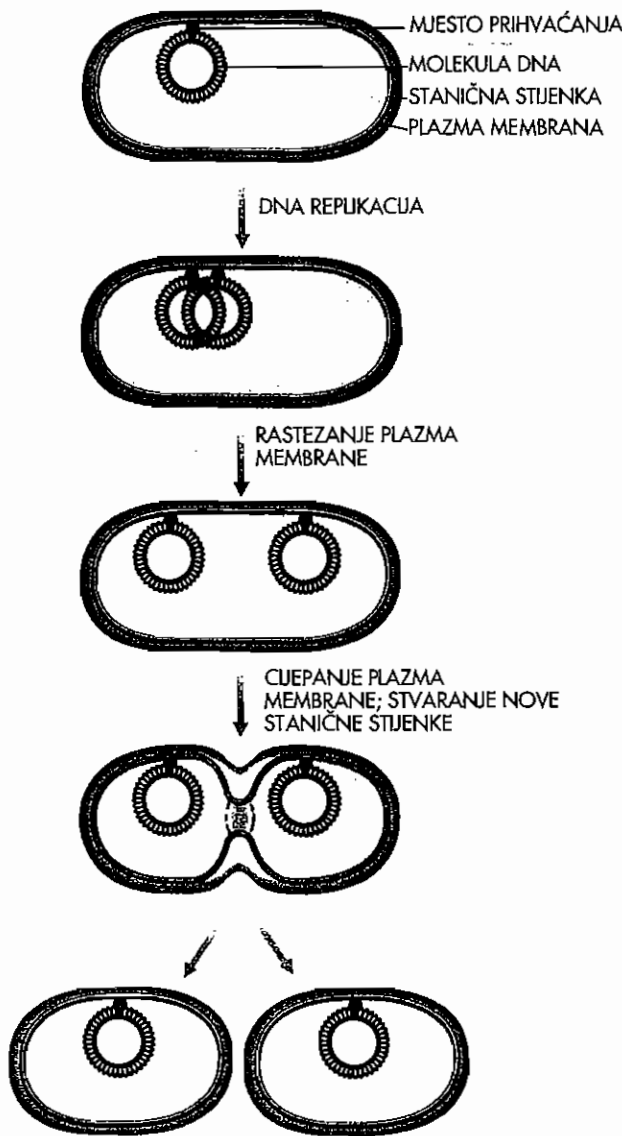
11.3. Plazmid — elektronskomikroskopska snimka (povećanje ~ 82 000x)

komplekse s bjelančevinama kao u eukariota, a također nema jezgrine ovojnice. Kromosom bakterije naziva se još i nukleoidom. U bakterije *E. coli* koja živi u probavnom traktu čovjeka kromosom je dugačak više od 1 mm, a pakiran je u nukleoid čija je dužina manja od  $1 \mu\text{m}$  ( $= 1 \times 10^{-3} \text{ mm} = 1 \times 10^{-6} \text{ m}$ ). Uz bakterijski kromosom u stanici može biti jedna ili više malih kružnih molekula DNA koje nazivamo plazmidima. Plazmid je neovisna samoreplicirajuća genetička čestica (sl. 11.3.). Plazmidi se repliciraju neovisno o bakterijskom kromosomu, a svaki plazmid ima relativno mali broj gena.

Bakterijske stanice dijele se binarnom diobom prije koje se molekula DNA replicira (sl. 11.4.). Bakterije se vrlo brzo razmnožavaju u povoljnim životnim uvjetima. Koloniju stanica nastalih binarnom diobom (nespolno razmnožavanje) čine genetički istovjetne stanice (klonovi). No neke se stanice ipak genetički razlikuju od ostalih zbog mutacija gena (vidi poglavlje Mutacije). Mutacije bakterijskih gena važne su jer uzrokuju genetičku raznolikost, a smatramo ih glavnim izvorom individualne varijabilnosti u bakterija. No i genetička rekombinacija također pridonosi genetičkoj varijabilnosti u bakterija, ali na razini populacije.

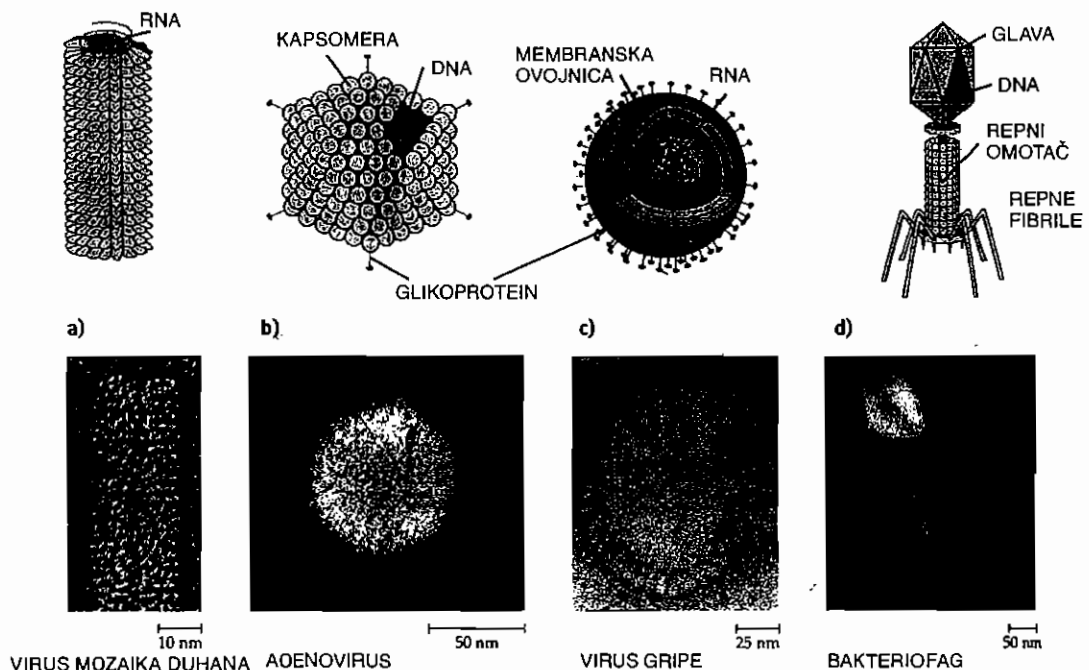
### ■ VIRUSI

Virusi su submikroskopske čestice koje možemo vidjeti samo s pomoću elektronskog mikroskopa, a građene su od molekule DNA ili RNA obavijene bjelančevinastim omotačem (kapsida). Virusi su obligatni paraziti, jer nemaju vlastitu izmijenu tvari i ne mogu se sami razmnožavati. Stoga ovise o životnoj stanici domaćinu koju napadaju. Genom virusa može se sastojati od dvolančane DNA, dvolančane RNA ili jednolančane RNA, ovisno o tipu virusa. Genom virusa obično je organiziran kao jedna linearna ili kružna molekula nukleinske kiseline. Najmanji virusi imaju samo četiri gena, a najveći imaju nekoliko stotina gena. Virusi se mogu razmnožavati samo u živim stanicama koje zaražavaju. Njihov se životni ciklus sastoji od unutarstanične faze, kada se razmnožavaju i izvanstanične inertne faze. U izvanstaničnoj fazi virusi pokazuju veliku raznolikost oblika i strukture (sl. 11.5.). Jednom kada virus uđe u stanicu domaćina, preuzima njegov metabolizam i razmnožava se stvarajući mnogobrojne kopije.



11.4. Bakterijska stanica dijeli se binarnom diobom nakon udvostručenja molekule DNA

11.5. Raznolikost strukture virusa: a) virus mozaika duhana, b) adenovirus, c) virus gripe, d) bakterijski virus — bakteriofag T



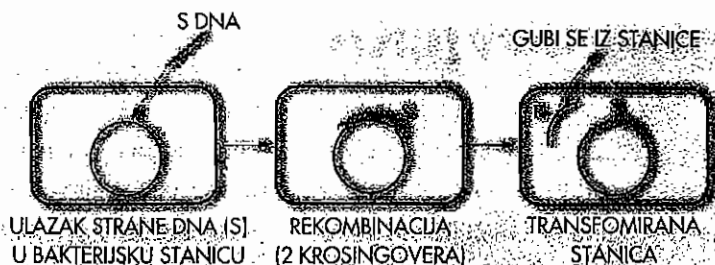
## ■ REKOMBINACIJA U BAKTERIJA

**Rekombinacija** je ujedinjavanje (kombiniranje) genetičkog materijala dviju jedinki u genom jedne jedinke. Nalme, genetički materijal jedne bakterije ili virusa može se ugraditi u genetički materijal druge bakterije ili virusa pa tako nastaju rekombinantni potomci. Mehanizam genetičke rekombinacije u bakterija različit je od onoga u eukariota. Bakterijski mehanizmi genetičke rekombinacije jesu procesi transformacije, konjugacije i transdukcije.

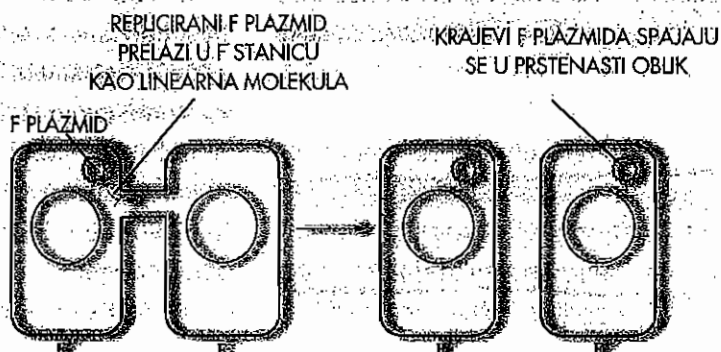
### ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

**TRANSFORMACIJA** je izmjena gena između DNA iz okoliša i DNA stanice primateljice (sl. 11.6.). Kada se strana DNA (geni) ugradi u bakterijski kromosom, bakterija poprima nova svojstva. Stanica s ugrađenim stranim genima rekombinantna je stanica. Podsjeti se na Griffithov pokus transformacije bakterija. To je jedan od pokusa koji je dokazao da je nasljedna uputa zapisana u molekuli DNA.

**KONJUGACIJA** je indirektni prijenos gena iz stanice davateljice (donor) u stanicu primateljicu (recipijent) koji uključuje stanični kontakt (sl. 11.7.). Stanice koje konjugiraju moraju biti različitih tipova parenja što ovisi o prisutnosti plazmida F ili spolnog faktora u citoplazmi. Plazmid F nosi gene za stvaranje F pilusa ili nitastih nastavaka na površini stanice i gene za prijenos DNA iz donora u recipijenta. Stanica koja ima F plazmid jest F<sup>+</sup> stanica ili stanica davateljica, a stanica koja ga nema jest F<sup>-</sup> stanica ili stanica primateljica. Uvijek konjugiraju stanice F<sup>+</sup> i F<sup>-</sup> i pri tome se F faktor donora replicira i



11.6. Transformacija



11.7. Konjugacija

njegova kopija prelazi u F stanicu konjugacijskim ili citoplazmatskim mostićem. Na taj se način mogu prenijeti neki važni geni za bakteriju primateljicu, primjerice geni za otpornost na antibiotike. No time ne dolazi do izmjene gena između plazmida donora i bakterijskog kromosoma recipijenta. Da bi došlo do rekombinacije, F plazmid se mora ugraditi u bakterijski kromosom donora te se prigodom konjugacije, osim plazmida, prenosi i bakterijski kromosom. U tom slučaju može doći do izmjene gena bakterijskog kromosoma donora i recipijenta, dakle do rekombinacije.

**TRANSDUKCIJA** je prijenos gena iz jedne bakterije u drugu s pomoću bakterijskih virusa ili bakteriofaga.

## SAŽETAK

- **Nasljeđivanje i varijabilnost u prokariota i virusa razlikuju se od nasljeđivanja i varijabilnosti u viših biljaka i životinja (eukarioti).**
- **Prokarioti su jednostavni organizmi, a njihova stanica ne sadrži jezgru ni druge organele. Nasljedna je uputa u nukleoidu, tj. u prstenastoj molekuli DNA.**
- **Bakterije su haploidni organizmi pa su stoga svi geni izraženi u fenotipu.**
- **Bakterije se razmnožavaju binarnom diobom nakon replikacije molekule DNA, pri čemu nastaju genetički istovjetni produkti (klonovi).**
- **U bakterija dolazi do genetičke rekombinacije konjugacijom, transformacijom ili transdukcijom.**

➤ **Virusi su obligatni paraziti. Životni ciklus virusa čini unutarstanična faza kada se razmnožavaju, i izvanstanična inertna faza.**

➤ **Virusi nemaju staničnu organizaciju. To su submikroskopske čestice građene od molekule DNA ili molekule RNA obavijene bjelančevinastim omotačem.**

➤ **Zbog relativne jednostavnosti, lakog uzgoja i kratkog životnog ciklusa prokarioti i virusi idealni su za studiranje biokemijskih i molekularnih aspekata genetike.**

## OPREMNI SVOJEZI

Koja je razlika između prokariotske i eukariotske stanice?

Što je nukleoid?

Zbog čega su bakterije i virusi pogodni za genetička istraživanja?

Što je glavni uzrok genetičke varijabilnosti u bakterija?

Izradite rodoslovlje nasljeđivanja krvnih grupa ABO sustava ili nekoga drugog svojstva (npr. boje kose, oblika ušne resice, mogućnosti uzdužnog savijanja jezika itd.) svoje obitelji. O nasljeđivanju monogenskih osobina u čovjeka saznajte više na Internet adresi:

<http://bioserver.georgetown.edu/class/hardy/lab.htm>

O projektu humanoga genoma saznajte više na Internet adresi:

[http://www.ornl.gov/sci/techresources/Human\\_Genome/home.shtml](http://www.ornl.gov/sci/techresources/Human_Genome/home.shtml)

<sup>11</sup> Kromosom = intaktni genetički materijal bilo kojeg organizma ili virusa.

# 12 GENETIKA ČOVJEKA

Genetika čovjeka iznimno je zanimljiv dio genetike jer omogućuje nasljeđivanje mnogih ljudskih osobina i nasljednih bolesti. Sto misliš zašto se kaže da netko ima genetsku predispoziciju za neku bolest?

Čovjek nije pogodan objekt za genetička istraživanja poput graška, kukuruza, vinske mušice i bakterija, zbog nekoliko razloga: vrijeme potrebno za postizanje spolne zrelosti u ljudi kreće se od 12 do 18 godina, čovjek ima mali broj potomaka u odnosu prema drugim organizmima pogodnima za genetička istraživanja, pa u ljudi nije moguće raditi kontrolirana križanja jer je to etički neprihvatljivo. Unatoč tomu, genetika čovjeka razvijala se usporedo s drugim granama genetike. Najnovije tehnike molekularne biologije omogućile su nove spoznaje o ljudskim genima te o njihovu nasljeđivanju. Molekularni su biolozi godine 1990. počeli s radom na kartiranju humanog genoma u okviru Projekta humanog genoma („Human Genome Project“). Kartiranje je određivanje položaja gena u kromosomima. Početkom 2001. godine rezultati prve faze istraživanja objavljeni su u vrhunskim znanstvenim časopisima *Nature* i *Science*. Prema dosadašnjim istraživanjima humani genom čini 30 000 gena — 40 000 gena.

diploidni organizam

Čovjek u tjelesnim stanicama ima 46 kromosoma ( $2n=46$ ): 22 para autosoma i jedan par spolnih kromosoma. Podsjeti se koja je razlika između autosoma i spolnih kromosoma! Upravo se po spolnim kromosomima razlikuju kromosomski setovi žene i muškarca. Žene imaju dva kromosoma X, a muškarci X i Y kromosom. Do 1956. godine prevladavalo je mišljenje da čovjek ima 48 kromosoma. No te su godine istraživači, nakon analize broja kromosoma u stanicama plućnoga tkiva embrija, objavili da čovjek ima 46 kromosoma (sl. 12.1.). Radi lakšeg opisivanja i analiziranja kromosome u čovjeka prema veličini i položaju centromera<sup>12</sup> slažemo u nekoliko grupa (A-G) u kariotip (sl. 8.1.) koji čine svi kromosomi neke vrste. Kariotip je kromosomska osobna karta. Analizom kariotipa mogu se otkriti promjene u broju i strukturi kromosoma koji uzrokuju različite

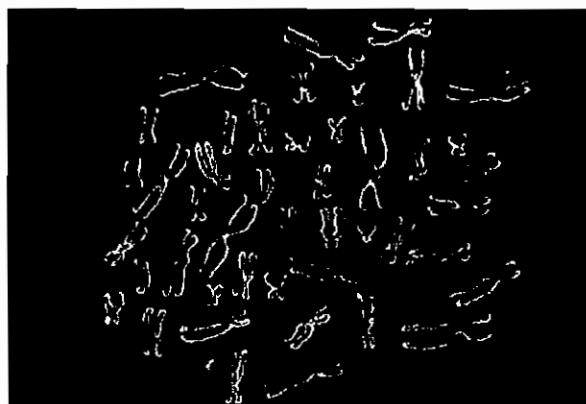
Kariotip - čine svi kromosomi

poremećaje u čovjeka (npr. Downov sindrom, Cru-  
du-chat sindrom; vidi poglavlje Mutacije).

Humani genetičari dolaze do spoznaja o nasljeđivanju svojstava analizom rodoslovlja ili rodoslovnog stabla (engl. = pedigree). Rodoslovlje ili rodoslovno stablo dijagramski je prikaz obiteljskoga stabla kroz nekoliko generacija, a pokazuje povezanost predaka i potomaka. Simboli koji se rabe u rodoslovlju prikazani su u tablici 12.1. (str. 59).

U čovjeka je čitav niz osobina pod kontrolom gena s dva alela, te pokazuje jednostavan model nasljeđivanje po Mendelu. Primjerice, pri nasljeđivanju dominantnoga svojstva kakvo je polidaktilija ili više prstiju može se uočiti da se ono očituje samo u homozigotnom obliku, ne pojavljuje se u svim generacijama jedne obitelji (sl. 12.2.). Ako je primjerice jedan roditelj recesivan za neko svojstvo (aa), a drugi dominantan, u potomstvu prve generacije možda se neće očitovati recesivno svojstvo. To, naravno, ovisi o tome kakav je genotip roditelja dominantnog fenotipa (AA ili Aa). Ako su pak oba roditelja dominantna, da bi došlo do očitovanja recesivnoga svojstva u prvoj generaciji potomaka, oni moraju biti heterozigoti za to svojstvo (Aa). No i tada će vjerojatnost za ispoljavanje recesivnog svojstva biti 1/4 ili 25%.

|    |        |     |        |
|----|--------|-----|--------|
| P  | Aa     | x   | Aa     |
| G  | (A)(a) |     | (A)(a) |
| F1 | AA     | Aa  | Aa     |
|    | 1/4    | 1/4 | 1/4    |
|    |        |     | 1/4    |



12.1. Kromosomi čovjeka u metafazi mitoze maksimalno su spiralizirani te ih je moguće identificirati prema veličini i položaju centromera

neke vrste

Recesivna svojstva često se očituju u djece rođene u braku bliskih rođaka. To su najčešće štetna, a katkad i letalna svojstva. Razlog očitovanja recesivnih svojstava u takvim **krvno-srodstvenim brakovima** upravo je zajednički predak koji prenosi recesivni alel (a) na oba rođaka, te se onda to svojstvo očituje u sljedećoj generaciji u homozigotnom obliku (aa). Brakovi sestere i brata, majke i sina, oca i kćeri smatraju se **rodoskvrnućem** ili **incestom**, dok su brakovi između rođaka u prvom koljenu (bratići i sestrične) u nekim državama dopušteni, a u nekim nisu.

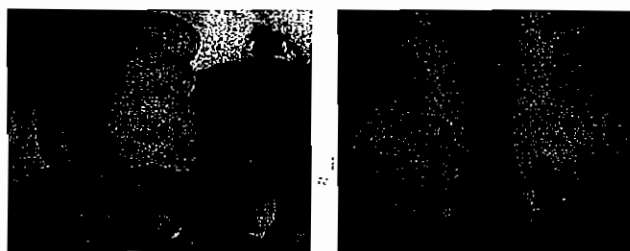
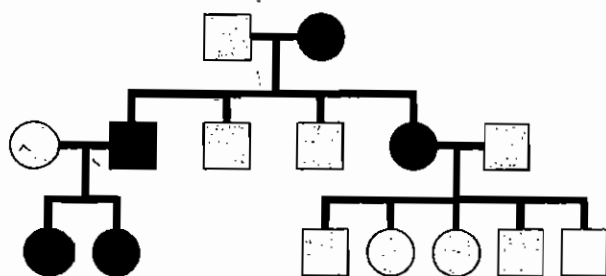
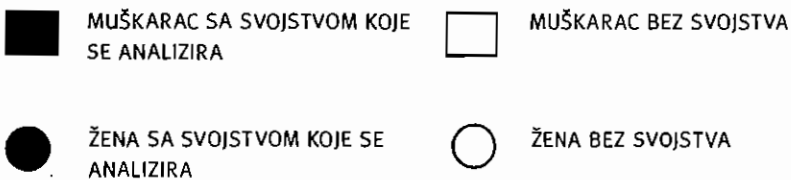
Nasljeđivanje spolno vezanih svojstava u čovjeka također se može pratiti analizom rodoslovlja, no ono se razlikuje od autosomalnog nasljeđivanja jer ovisi o nasljeđivanju spolnih kromosoma, X i Y. Podsjeti se kako se nasljeđuju neke spolno vezane recesivne bolesti!

Da bi proučavali kako okolišni čimbenici djeluju na genotip, odnosno na aktivnost (ekspresiju) gena i razvoj fenotipa, humani genetičari istražuju jednojajčane ili monozigotne blizance. Budući da su

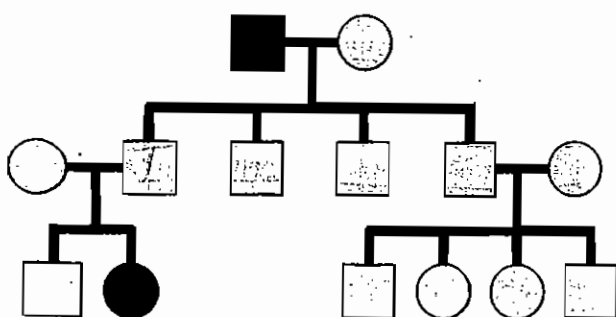
jednojajčani blizanci genetički istovjetni, zanimljivo je vidjeti kako na njih utječu različiti okolišni čimbenici, npr. prehrana. Primjerice, ako se tijekom rasta i razvoja jedan od blizanaca hrani obilno i kvalitetno, a drugi slabo i nekvalitetno, onaj prvi će biti snažan i zdrav, a drugi mršav, slab i manje otporan na bolesti. Ovdje vidimo da se, iako su genetički istovjetni, jednojajčani blizanci mogu fenotipski razlikovati ako su bili izloženi različitim okolišnim čimbenicima (prehrana).

## ■ NASLJEDNE BOLESTI

Nasljedne (genetičke) bolesti mogu biti pod kontrolom jednoga gena, odnosno jednog para alela, te se nasljeđuju po Mendelovim zakonima nasljeđivanja što se može vidjeti analizom obiteljskih rodoslovlja. Najčešće su takve bolesti recesivne, što znači da se očituju samo u homozigotnom obliku. Takva nasljedna recesivna bolest jest srpasta anemija. Osobe koje su recesivni homozigoti (genotip  $Hb^S Hb^S$ ) obolijevaju od te bolesti. Njihovi



12.2. Rodoslovlje nasljeđivanja dominantnoga svojstva (heksadaktilija — šest prstiju na rukama i nogama)

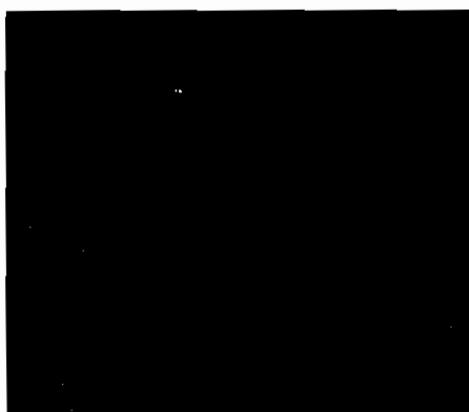


12.3. Rodoslovlje nasljeđivanja recesivnog svojstva (crvena kosa)

a)



b)



12.4. a) Normalni eritrociti imaju oblik diska, b) srpasti eritrociti

su eritrociti srpastoga oblika zbog promijenjenog hemoglobina, bjelančevine čija je funkcija prijenos kisika do tkiva i stanica (sl. 12.4.). Osobe koje su heterozigoti ( $Hb^A Hb^S$ ) ne obolijevaju od srpaste anemije, ali su nositelji, što znači da potomcima mogu prenijeti alel za srpastu anemiju.

|                |                 |             |                 |
|----------------|-----------------|-------------|-----------------|
| P              | $Hb^A Hb^S$     | x           | $Hb^A Hb^S$     |
| G              | $(Hb^A) (Hb^S)$ |             | $(Hb^A) (Hb^S)$ |
| F <sub>1</sub> | $Hb^A Hb^A$     | $Hb^A Hb^S$ | $Hb^S Hb^S$     |
|                | zdravi potomci  |             | bolesni potomak |

Autosomalne dominantne bolesti pojavljuju se u svim generacijama potomaka, a neke su od njih vrlo teške, pa i smrtonosne bolesti: npr. Huntingtonova bolest — progresivno propadanje živčanog sustava (sl. 12.5.); neurofibromatoze — tumori kože; hiperkolesterolemija — povišene vrijednosti kolesterola u krvi, opasnost od srčanih bolesti.

Nasljedne bolesti mogu se sa sigurnošću dijagnosticirati genskom analizom čemu je pridonijelo kartiranje ljudskih gena. Na taj se način mogu otkriti potencijalni nositelji bolesti u obitelji, odnosno moguće je predvidjeti rizik od razvitka neke genetičke bolesti među potomcima. S druge strane, takva će spoznaja potaknuti i neke etičke probleme. Naime, uskoro će biti relativno jednostavno

otkriti nosi li tko od nas gene za bolesti poput cistične fibroze, Huntingtonove i Alzheimerove bolesti, raka, srčanih bolesti ili nekih drugih nasljednih bolesti. Ako ti podaci budu dostupni javnosti, postavlja se pitanje kako će se društvena zajednica odnositi prema takvim osobama (npr. neće li poslodavci odbiti njihovo zapošljavanje, hoće li ih osiguravajuća društva odbiti osiguravati, hoće li liječnici biti obvezni reći pacijentu da nosi gen za neizlječivu bolest kao što je Huntingtonova bolest itd.).

Većina je bolesti poligenska, što znači da je pod kontrolom više gena. Na razvitak određene bolesti također utječu mnogobrojni okolišni čimbenici, ponajprije način života. Takve su bolesti npr. dijabetes, rak, bolesti srca i krvozilnog sustava, različite mentalne bolesti itd. Prema tome, iako smo genetički podložni razvitku neke bolesti, njezin razvitak dosta ovisi i o tome kako živimo. Nužno je, dakle, raditi na prevenciji i pravodobnom otkrivanju bolesti te na edukaciji ljudi.

## ■ KRVNE GRUPE

U ljudi je poznato oko 20 različitih krvnih grupa, no najznačajnije su krvne grupe sustava ABO. Poznavanje krvnih grupa sustava ABO važno je u medicini (transfuzija krvi), ali i za rješavanje nekih pravnih sporova, npr. isključivanje očinstva. Krvne grupe sustava ABO pod kontrolom su gena **I** koji ima tri alela (na razini ljudske populacije). To su aleli  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $I^O$ . Ako je gen predstavljen s tri više alela (na razini populacije) tada govorimo u **multiplim alelima**. — 3 i više alela koji kontroliraju isto svojstvo na razini populacije

U sustavu ABO razlikujemo četiri krvne grupe, dakle, četiri fenotipa, **A, B, AB i O**. Krvnu grupu određuje supstanca koja se nalazi na površini crvenih krvnih stanica ili eritrocita. Te supstancije nazivamo **antigenima**. Razlikujemo **antigen A i B**, za koje su odgovorni aleli  $I^A$  i  $I^B$  (sl. 12.6.a). Osobe krvne grupe **A** imaju na eritrocitima **antigen A** (sl. 12.6.b). Osobe krvne grupe **B** imaju **antigen B**, a osobe krvne grupe **O** nemaju antigena na eritrocitima. Za krvnu grupu **AB** karakteristično je da se na eritrocitima nalaze **antigeni A i B** (sl. 12.6.a). Odnos između ovih triju alela iskazuje se ovako:  $(I^A = I^B) > I^O$ . To znači da su aleli  $I^A$  i  $I^B$  dominantni nad alelom  $I^O$ , a međusobno su **kodominantni**. To znači da oba dolaze do izražaja u fenotipu tako da u jedinice krvne grupe AB na eritrocitima nalazimo

PRVA GENERACIJA

II. GENERACIJA

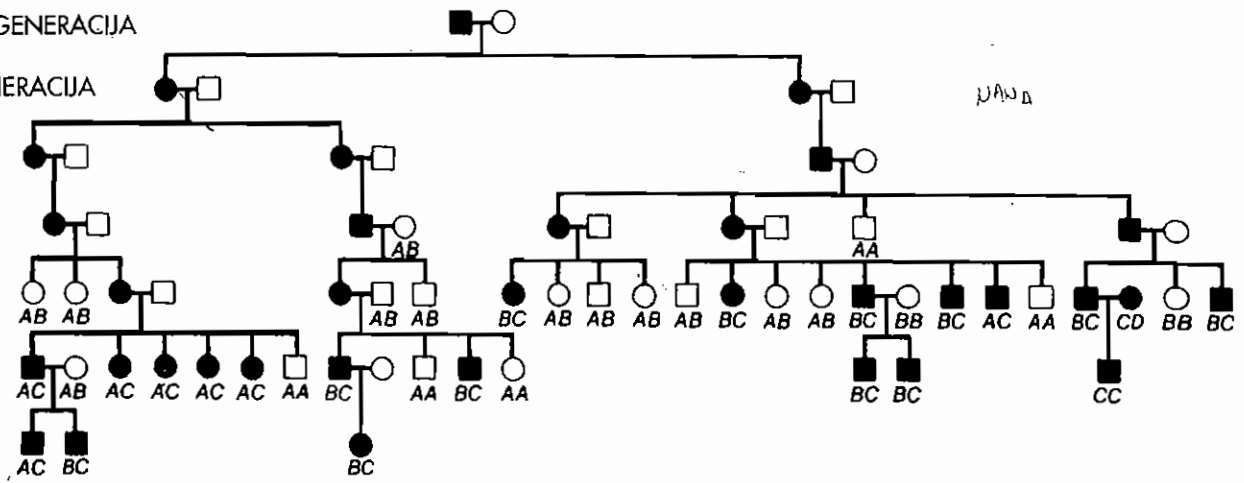
III.

IV.

V.

VI.

VII.



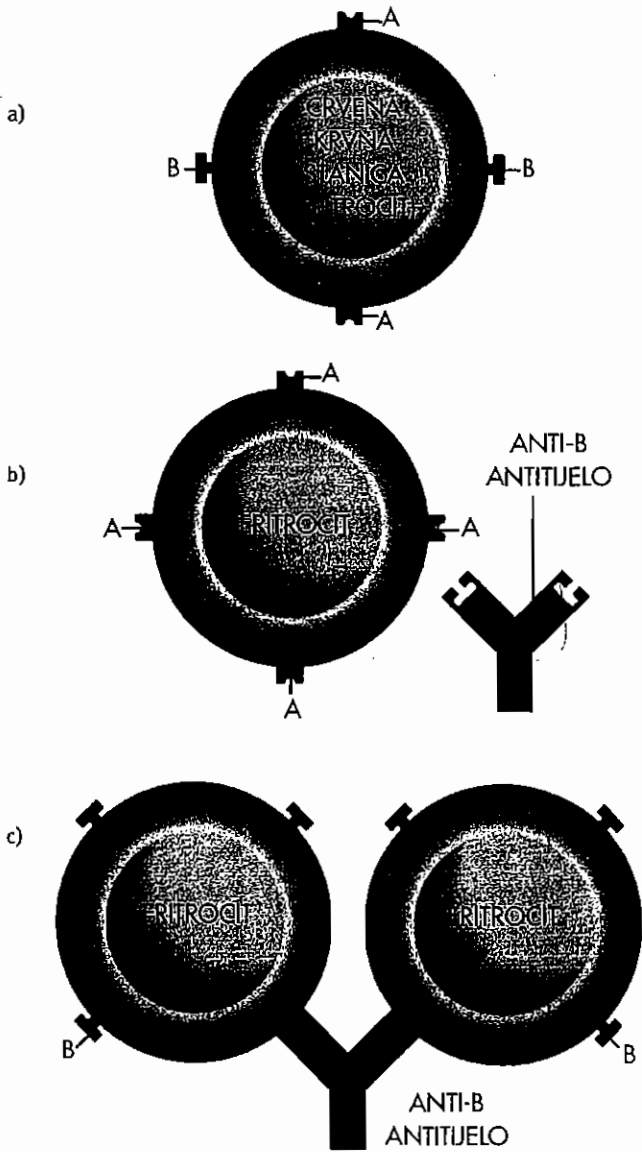
12.5. Rodoslovlje nasljeđivanja Huntingtonove bolesti. Budući da je to autosomalna dominantna bolest, pojavljuje se u svim generacijama.

i antigen A i antigen B: S obzirom na odnos alela u sustavu ABO, za četiri fenotipa razlikujemo šest genotipova (tab. 12.2.). Osim antigena na eritrocitima, u krvnom serumu ljudi nalaze se prirodna protutijela (antitijela). Osobe krvne grupe A imaju protutijela B u serumu (sl. 12.6.b), osobe krvne grupe B imaju protutijela A u serumu, osobe krvne grupe O imaju protutijela A i B, a osobe krvne grupe AB nemaju protutijela u serumu.

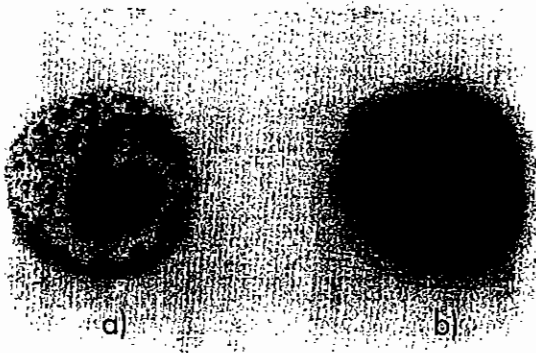
Tablica 12.2. Krvne grupe sustava ABO, fenotip, genotip, antigeni i protutijela

| KRVNA GRUPA (FENOTIP) | FENOTIP                          | ANTIGEN (ERITROCIT) | PROTUTIJELO (SERUM) |
|-----------------------|----------------------------------|---------------------|---------------------|
| A                     | [Microscopic view of A antigen]  | A                   | B                   |
| B                     | [Microscopic view of B antigen]  | B                   | A                   |
| AB                    | [Microscopic view of AB antigen] | A i B               | -                   |
| O                     | [Microscopic view of O antigen]  | -                   | A i B               |

Poznavanje krvnih grupa iznimno je važno. Ako se prigodom transfuzije krvi daje pogrešna krvna grupa, posljedica je sljepljivanje eritrocita ili aglutinacija, začepljivanje krvnih žila, zastoje cirkulacije te smrt. Stoga je pri transfuziji najbolje dati istu krvnu grupu. No poznato je da je krvna grupa O univerzalni davatelj, jer nema antigena na eritrocitima, dok je krvna grupa AB univerzalni primatelj jer nema prirodnih antitijela u serumu. Određivanje krvnih grupa zasniva se na imunološkoj reakciji gdje istoimeno protutijelo reagira s istoimenim antigenom (protutijelo A reagira s antigenom A; protutijelo B reagira s antigenom B, sl. 12.6.c).



12.6. a) Krvna grupa određuje se prema antigenu na eritrocitima, b) osobe krvne grupe A imaju antigen A na eritrocitima, a u serumu protutijela B, c) određivanje krvne grupe temelji se na imunološkoj reakciji protutijela s antigenom



12.7. a) Pozitivna imunološka reakcija protutijela s antigenom očituje se u sljepljivanju ili aglutinaciji eritrocita, b) negativna reakcija

Pozitivan rezultat očituje se u sljepljivanju eritrocita (sl. 12.7.).

### SAŽETAK

- ⇒ Genetika čovjeka zasniva se na analizi kariotipa, analizi rodoslovlja, istraživanjima jednojajčanih blizanaca te molekularno-genetičkim istraživanjima.
- ⇒ Čovjek u tjelesnim stanicama ima 46 kromosoma: 22 para autosoma i jedan par spolnih kromosoma (XX ili XY).
- ⇒ Dominantno svojstvo pojavljuje se u svim generacijama.
- ⇒ Recesivno svojstvo „preskače“ generacije, jer se očituje samo u komozigotnom obliku.
- ⇒ Spolno vezano svojstvo češće je u muškaraca nego u žena zbog razlike u broju X kromosoma (žene XX, muškarci, XY).
- ⇒ Neke nasljedne bolesti pod kontrolom su jednog gena (npr. srpasta anemija, Huntingtonova bolest), dok su druge poligenске, što znači pod kontrolom

1g  
6a

više gena (npr. rak, srčane bolesti, mentalne bolesti).

- ⇒ Na razvitak nasljedne bolesti utječe, osim genotipa, i način života.

### KRVNE GRUPE

- ⇒ Krvne grupe sustava ABO pod kontrolom su gena I koji je predstavljen s tri alternativna oblika, tri alela (na razini populacije):  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $I^O$ .
- ⇒ Kada je gen predstavljen s tri i više alela na razini populacije, nazivamo ih multiplim alelima.
- ⇒ Krvnu grupu (fenotip) određuje antigen na eritrocitima: A — antigen A (alel  $I^A$ ); B — antigen B (alel  $I^B$ ); AB — antigeni A i B (aleli  $I^A$  i  $I^B$ ); O — nema antigena (alel  $I^O$ ).
- ⇒ Aleli  $I^A$  i  $I^B$  kodominantni su međusobno, a dominantni nad alelom  $I^O$ .

### Zadaci

1. Ako otac ima krvnu grupu A, a majka krvnu grupu B, koje krvne grupe mogu imati njihova djeca?
2. Tri djevojčice rođene su u isto vrijeme. Zabunom je došlo do zamjene njihovih identifikacijskih brojeva. Krvne grupe dojenčadi bile su: O, B i AB. Krvne grupe roditelja: 1. Bračni par Anić: ♀ O, ♂ O; 2. Bračni par Jelić: ♀ B, ♂ O; 3. Bračni par Babić: ♀ A, ♂ B. Pronađi djevojčicama roditelje!

### PROVJERI SVOJE ZNANJE

Zašto čovjek nije pogodan objekt za genetička istraživanja?

Što je kariotip i po čemu se razlikuju kariotip žene i muškarca?

Što je rodoslovno stablo?

Po čemu se nasljeđivanje autosomalnih svojstava razlikuje od nasljeđivanja spolno vezanih svojstava?

Poznaješ li neku autosomalnu genetičku bolest?

Koja je najpoznatija spolno vezana bolest?





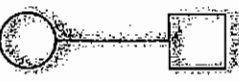
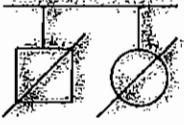



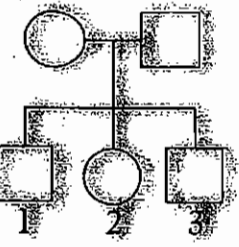





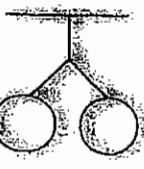


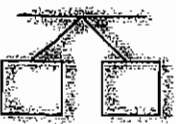


Zbog čega je važno poznavanje krvnih grupa sustava ABO?

Zašto je O univerzalni davalac, a AB univerzalni primalac?

<sup>12</sup> Centromer ili primarno suženje kromosoma



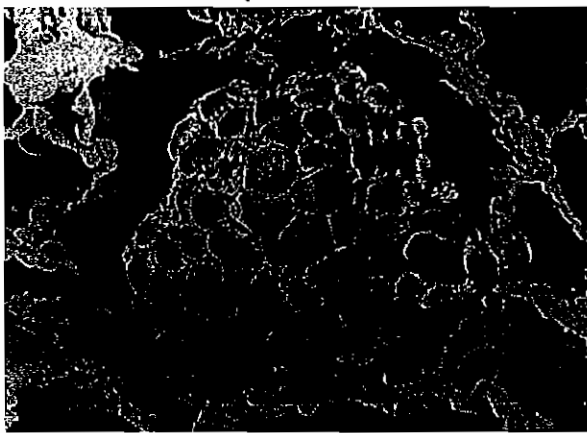
Tablica 12.1. Simboli koji se koriste u rodoslovlju

|   |   |  |   |
|---|---|--|---|
|    | MUŠKARAC  |     | POTOMAK NEPOZNATOG SPOLA  |
|   | ŽENA  |    | MRTVOROĐENO DIJETE  |
|  | BRAK  |  | PREMINULO DIJETE  |
|  | BRAK BLISKIH ROĐAKA                                       |   | ILII  OBOLELA OSOBA                               |
|  | RODITELJI I POTOMCI<br>RIMSKI BROJEVI—GENERACIJE          |   | ILII  PRVI SLUČAJ NASLJEDNE BOLESTI U<br>OBITELJI |
|  | ARAPSKI BROJEVI – REDOSLIJED<br>ROĐENJA UNUTAR GENERACIJE |   | ILII  HETEROZIGOT                                 |
|  | JEDNOJAJČANI (MONOZIGOTNI)<br>BLIZANCI                    |   | ILII  X-VEZANO SVOJSTVO<br>(NOSITELJICA)          |
|  | DVOJAJČANI BLIZANCI                                       |  | GODINA SMRTI  |
|   |   |   | NEPOZNATO (OBOLELI ILI NE)  |

# 13 TUMOR

Rak je bolest modernog doba. Iako u nekim slučajevima ima nasljednu osnovu, njegov nastanak jako ovisi o načinu života. Mnogo je rizika za nastanak ove bolesti: primjerice nezdrava prehrana, pušenje, uzivanje alkohola itd. Razmisli kakve su tvoje životne navike: živiš li zdravo ili nezdravo?

Tumor ili rak teška je bolest koja može zahvatiti različita tkiva i organe čovjeka, a nastaje nekontroliranim rastom i diobom stanica. Rak nastaje kada se naizgled normalna stanica počigne nekontrolirano dijeliti i stvarati masu stanica koju nazivamo tumorom. Staničnu diobu reguliraju dvije vrste gena, jedna vrsta gena stimulira diobu, a druga vrsta inhibira diobu. U stanicama raka regulacija tih gena je poremećena. Neki su tumori **benigni**, što znači da, kada dostignu određenu veličinu prestaju rasti. Oni u pravilu ne predstavljaju veliki problem i stoga ih se relativno lako može liječiti kirurškim putem. No veliki su problem za medicinu **maligni tumori** koji neprestano rastu i šire se krvnim žilama u druge dijelove tijela izazivajući metastaze (sl. 13.1.). Takve je bolesti iznimno teško liječiti. Osim kirurškog liječenja kojim se odstranjuju tumorske izrasline, problem je zaustavljanje metastaziranja, dakle, širenja raka po tijelu. Stoga se pri liječenju rabe različiti lijekovi kemoterapeutici.



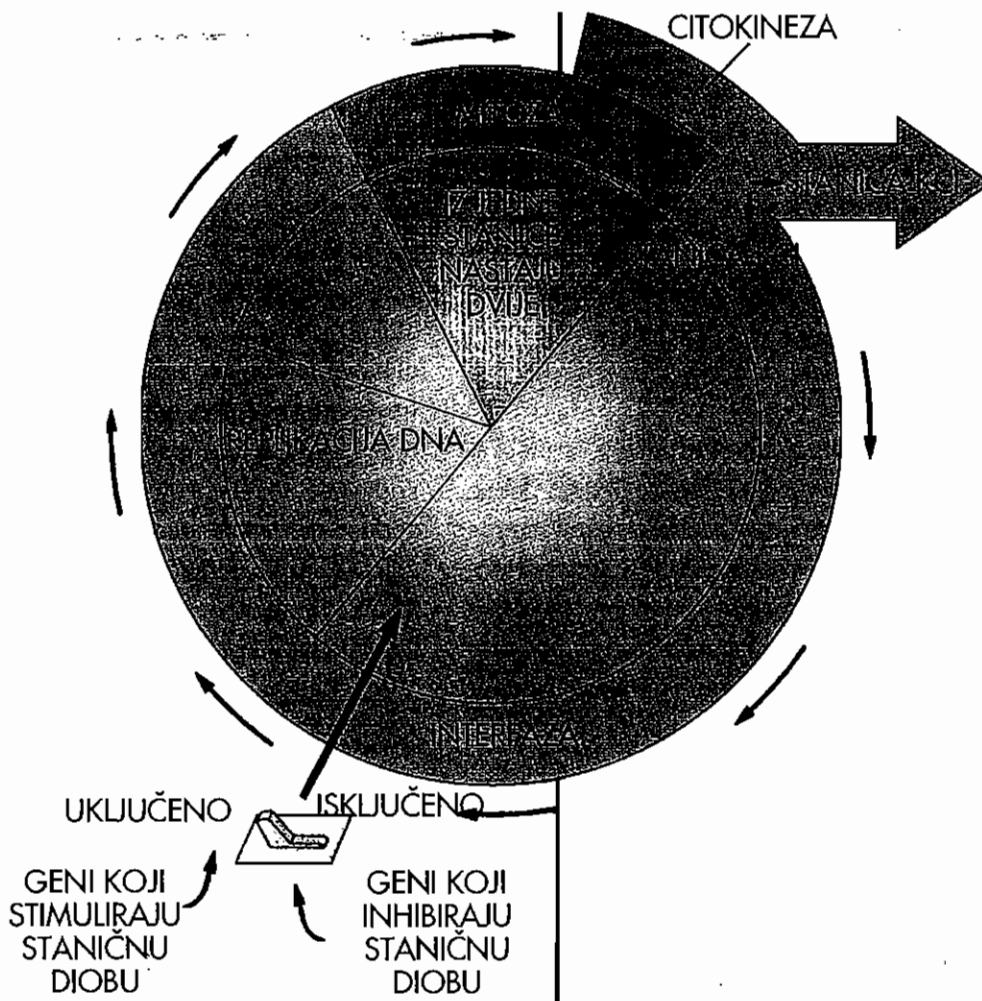
13.1. Stanice raka obojene su crvenom bojom. Nakupina stanica je tumor. Pojedinačne stanice koje se udaljavaju od tumora metastazirajuće su stanice raka koje ulaze u krv i šire se tijelom.

Genetičari su 1981. godine u tumorskim stanicama otkrili **onkogene** (lat. *onco* = rak), gene koji uzrokuju rak. No potencijalni onkogeni nalaze se u svim stanicama ljudskog tijela, gdje su većinom inaktivni. Tumor nastaje tek kada nešto aktivira spomenute gene. Dva su osnovna načina kako se normalne stanice transformiraju u tumorske. Geni koji stimuliraju staničnu diobu i rast nalaze se u svim našim stanicama, ali su aktivni samo tijekom embrionalnog rasta i razvoja. Nakon što rast i razvoj završi, prestaje i aktivnost tih gena. Ako se neki od tih gena ponovno aktiviraju, doći će do nekontrolirane diobe stanica i rasta te nastanka tumora. Druga vrsta gena, **geni supresori**, inhibira staničnu diobu, odnosno sprječava rast tumora. U tumorskim stanicama ti su geni promijenjeni, mutirani, pa se te stanice nekontrolirano dijele (sl. 13.2.). Najpoznatiji supresorski gen je **p53** koji nosi poruku za sintezu bjelančevina i on inhibira staničnu diobu. Ako dođe do mutacije tog gena, on više neće kodirati za bjelančevinu koja blokira staničnu diobu, što će kao posljedicu imati nekontroliranu diobu stanica. Mutirani gen p53 nalazi se u stanicama 50% ljudskih tumora.

Tumor je rezultat serije genetičkih događaja, mutacija u genima koji kontroliraju stanični ciklus. Neke su od tih mutacija nasljedne, a druge nastaju tijekom života zbog oštećenja molekule DNA koju izazivaju različite stvari iz našeg okoliša, a nazivamo ih **karcinogenima**. Svi karcinogeni izazivaju mutacije gena pa ih možemo nazvati i **mutagenima**. To su npr. zračenje (X-zračenje, UV-zračenja), pesticidi, smog, dim cigarete, konzervansi u hrani i mnogi drugi. Mutageni su napose opasni za mladi organizam koji se još razvija. Stoga na vrijeme promijeni štetne navike!

supresori

W



**SAŽETAK**

- ☞ Tumor nastaje zbog nekontrolirane diobe stanica koja je posljedica poremećaja regulacije staničnog ciklusa.
- ☞ Onkogeni su geni koji se nalaze u svim stanicama, a aktivni su samo tijekom embrionalnog razvoja.
- ☞ Ponovnom aktivacijom onkogeni nastupa nekontrolirana dioba stanica.
- ☞ Geni supresori inhibiraju staničnu diobu u normalnim stanicama.
- ☞ Mutacija u genima supresorima dovodi do promjene njihove funkcije, odnosno do nekontrolirane diobe stanica i njihove transformacije u tumorske stanice.
- ☞ Tumor je rezultat serije genetičkih događaja, mutacija u genima koji kontroliraju stanični ciklus. Neke su nasljedne, a neke nastaju oštećenjem molekule DNA tvarima iz okoliša.
- ☞ Karcinogeni su tvari iz okoliša koje uzrokuju rak.
- ☞ Karcinogeni izazivaju mutacije gena pa ih nazivamo još i mutagenima.

13.2. Stanični ciklus reguliraju dvije vrste gena: geni stimulatori diobe i geni inhibitori diobe. Kod tumorskih je stanica regulacija staničnog ciklusa poremećena tako da su geni stimulatori diobe trajno uključeni, a geni inhibitori diobe trajno su isključeni.

**PROVJERI SVOJE ZNANJE**

Kako nastaje tumor?  
 Koja je razlika između onkogeni i supresor gena?  
 Što su karcinogeni? Zašto ih nazivamo i mutagenima?

---

Napravite anketu među članovima svoje uže i šire obitelji te saznajte više o njihovim štetnim navikama poput pušenja i konzumiranja alkohola, kao i o pojavi tumorskih bolesti. Pokušajte povezati nasljednu osnovu i način života osobe s tumorom.

# KLONIRANJE

Pojmovi klon i kloniranje postali su dio našega svakodnevnog rječnika. Koji je sisavac prvi kloniran u laboratoriju? Koje su sve životinje do danas uspješno klonirane? Što misliš o kloniranju čovjeka?

Klonovi u prirodi nastaju nespolnim razmnožavanjem. Klon čini populacija stanica ili organizama koji su genetički istovjetni, a nastali su binarnom diobom (bakterije) ili mitozom iz jedne stanice ili vegetativnim razmnožavanjem zajedničkog pretka. Nespolno razmnožavanje često je u biljnom carstvu, ali i neki jednostanični eukarioti poput praživotinja i jednostaničnih alga razmnožavaju se na taj način.



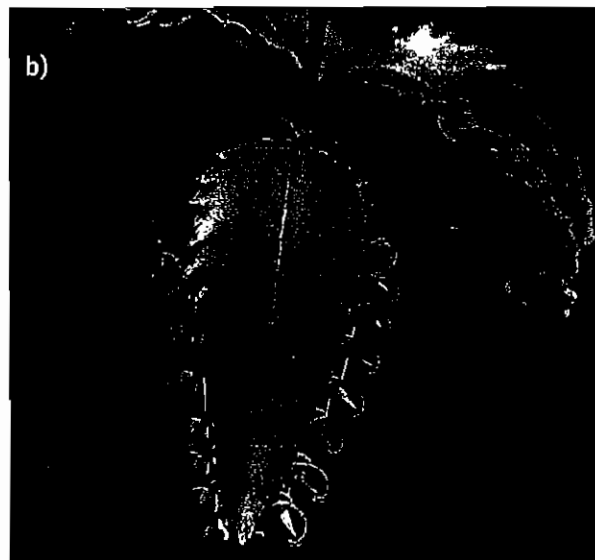
14.1. Jednojajčani ili monozigotni blizanci

U čovjeka su jednojajčani ili monozigotni blizanci (sl. 14.1.) klonovi jer nastaju podjelom zigote na dvije genetički istovjetne stanice, a iz svake se razvije jedan organizam. No iako su jednojajčani blizanci genetički identični, svaki je zasebna jedinka s vlastitim osjećajima, stavovima, životnim iskustvom, što proizlazi iz načina njihova života.

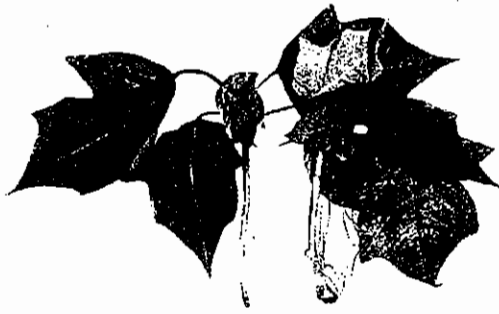
—Vegetativno razmnožavanje u biljaka jest razmnožavanje pomoću vegetativnih organa koji se odvajaju od roditeljske biljke i iz njih se razvija nova biljka. Vegetativno je razmnožavanje povezano s mogućnošću neograničenog rasta i diobama meristemskih stanica. Primjerice jagode se razmnožavaju vriježama (sl. 14.2.a), đurđica podancima, luk lukovicama, a na rubovima

lisnih plojki nekih vrsta (npr. vrsta *Kalanchoe daigremontiana*) razvijaju se male biljčice (sl. 14.2.b) koje se nakon odvajanja od lista majčinske biljke razvijaju u novu biljku. Iz pojedinih biljnih dijelova (stabljika, korijen ili list) mogu se razviti (regenerirati) čitave biljke. Čovjek mnoge ukrasne biljke i vočke razmnožava reznicama (sl. 14.3.). Katkad se na reznoj plohi reznice razvije nakupina nediferenciranih stanica, kalus, iz koje se razvijaju adventivni korjenčići. Već je spomenuto da se afrička ljubica može razmnožavati reznicama listova.

Poseban način nespolnog razmnožavanja jesu apomiksija i partenogeneza. Apomiksija je razvitak sjemenke bez oplodnje. Sjemenka se može razviti



14.2. a) vegetativno razmnožavanje vriježama u jagode; b) u vrste *Kalanchoe daigremontiana* na rubu lisne plojke razvijaju se male biljčice koje se nakon odvajanja od roditeljske biljke razvijaju u odrasle jedinke



14.3. Razmnožavanje reznicama (lijevo) daje genetički isto-  
vjetne biljke (desno)

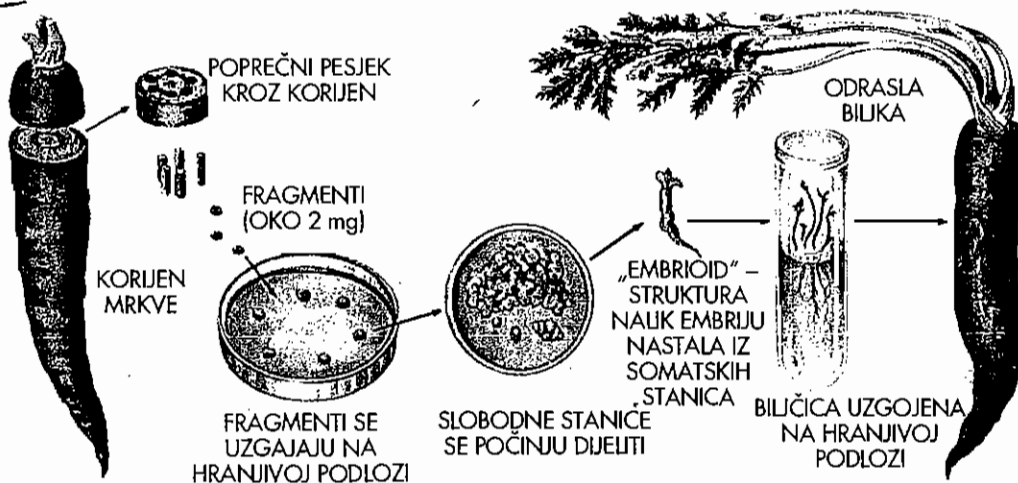
sa dva seta kromosoma  
iz neoplođene jajne stanice ili iz bilo kojega  
diploidnog dijela tučka. Tako se razmnožavaju  
cvjetnice iz porodica *Rosaceae* i *Cicoriaceae* (npr.  
maslačak).

**Partenogeneza** je razvoj embrija iz neoplođene  
jajne stanice, a događa se u nekih životinjskih  
vrsta. Primjer partenogeneze možemo naći u  
zadružnih kukaca, pčela. U pčela su mužjaci,  
trutovi, haploidni jer nastaju iz neoplođene jajne  
stanice, dakle partenogenezom. Ženke su diploidne  
jer nastaju iz oplodene jajne stanice, zigote. Na taj  
je način u ove vrste reguliran odnos spolova.

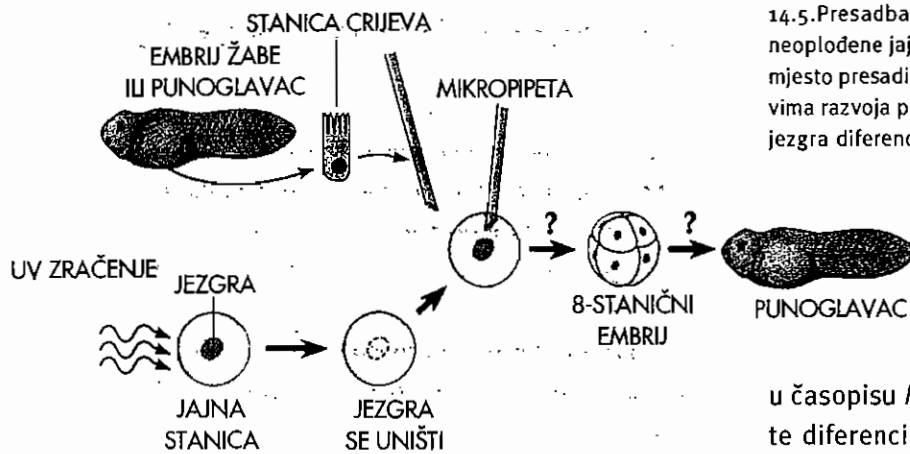
Mnoge se životinjske vrste razmnožavaju  
partenogenezom samb u nepovoljnim životnim  
uvjetima. No, neke se vrste razmnožavaju isključivo  
partenogenezom, pa su u tom slučaju sve jedinke  
ženskoga spola. Pri tome se nakon mejoze  
udvostručuje broj kromosoma u jajnoj stanici  
koja se zatim razvije u zigotu. To se događa npr.  
u nekih vrsta guštera (*Lacerta saxicola*), moljaca,  
oblića itd.

### KLONIRANJE BILJAKA U LABORATORIJSKIM UVJETIMA

Mnoge biljne vrste mogu se klonirati u laborato-  
riju tehnika kulture biljnih stanica i tkiva u uvje-  
tima in vitro (*in vitro* = uzgoj biljaka u staklenim  
posudama). Na taj je način moguće u sterilnim i  
strogo kontroliranim uvjetima iz malih dijelova bi-  
ljke ili čak iz pojedinačnih somatskih stanica uz-  
gojiti čitavu biljku. F. C. Steward [Stjuard] i njegovi  
suradnici pokazali su 1952. g. da se čitava biljka  
mrkve može regenerirati iz jedne stanice korije-  
na uzgojem na hranjivoj podlozi (sl. 14.4.) koja je  
sadržavala kokosovo mlijeko (sastojci kokosova  
mlijeka stimuliraju rast). Tehnike kulture biljnih  
stanica i tkiva danas su jako uznapredovale pa je  
moguće rutinski regenerirati čitave biljke iz jed-  
ne biljne stanice ili malog komadića tkiva. Stani-  
ce u kulturi intenzivno se dijele stvarajući naku-  
pine nediferenciranih stanica ili kalusno tkivo. Iz  
kalusnog se tkiva, ovisno o sastavu hranjive po-  
dloge, može potaknuti razvitak izdanaka i/ili ko-  
rijena, dakle, razvoj novih biljčica. Takve se biljke



14.4. Kloniranje mrkve. U klasičnom eksperimentu Steward i suradnici pokazali su da se čitava biljka mrkve može regene-  
rirati iz somatske diferencirane stanice. Nove su biljčice genetički istovjetne i nazivamo ih klonovima.



14.5. Presadba jezgre u vodozemaca. Nakon što se jezgra neoplođene jajne stanice uništi UV-zračenjem, na njezino se mjesto presadi diploidna jezgra stanica na različitim stupnjevima razvoja punoglavca. Na taj se način može pokazati je li jezgra diferencirane stanice nepovratno promijenjena.

mogu prenijeti iz epruvete i zasadi u zemlju gdje se dalje razvijaju. Na taj se način neka majčinska biljka može klonirati u veliki broj genetički istovjetnih potomaka.

Stewardov je pokušaj regeneracije mrkve iz jedne diferencirane stanice bio dokazom **totipotentnosti biljnih stanica**. Što je totipotentnost?

## ■ KLONIRANJE ŽIVOTINJA U LABORATORIJSKIM UVJETIMA

Totipotentnost stanice teže je pokazati u životinja. Istraživanja takve vrste rađena su uglavnom na **vodozemcima**. Primjerice, ako se ukloni ili uništi haploidna jezgra neoplođene jajne stanice i na njezino mjesto presadi (transplantira) diploidna jezgra stanice embrija ili diferencirane somatske stanice punoglavca (sl. 14.5) iz takve stanice može se razviti čitav punoglavac. No sposobnost razvoja ovisi ponajprije o fazi razvoja stanica koje se rabe kao davateljice (donori) diploidne jezgre. Ako je donor nediferencirana stanica embrija iz većine će se jajnih stanica s transplantiranom jezgrom razviti punoglavci. Ako se kao donori rabe već diferencirane stanice punoglavca (npr. crijevne stanice), u manje od 2% slučajeva doći će do razvoja punoglavca. Zaključak je da su jezgre stanica rane embrionalne faze razvitka još uvijek totipotentne, dok je to rijetkost u već diferenciranih stanica. Iako diferencirane stanice posjeduju istovjetan genetički materijal kao i embrionalne, očito je da su neki geni nepovratno inaktivirani pa je potrebno istražiti uvjete u kojima bi se aktivnost tih gena vratila.

Prvi sisavac kloniran iz diferencirane stanice odrasle životinje bila je ovca Dolly (sl. 14.6.), a kloniranje su obavili škotski znanstvenici iz Instituta Roslin (1997. g. objavili su rezultate svojeg rada

u časopisu *Nature*). Istraživači su uzeli tri različite diferencirane stanice kao stanice davateljice (donori) nasljedne tvari: stanice mlječnih žlijezda šestogodišnje ovce u zadnjem tromjesečju trudnoće; stanice fetusa starog 26 dana; stanice embrija starog devet dana. Istraživači su uzgajali diploidne jezgre stanica donora na hranjivoj podlozi s malom količinom hranjivih tvari kako bi „prisilili“ stanice da uđu u mirujuću (Go) fazu staničnog ciklusa (sl. 14.6.). Nakon toga su jezgre stanica donora unijeli u neoplođene jajne stanice kojima je prije toga uklonjena jezgra. Najbolje rezultate dobili su s jezgrama stanica mlječnih žlijezda. Embrije, nastale unošenjem jezgre stanice mlječne žlijezde u neoplođenu oocitu, nakon šest dana razvoja u kulturi (stadij morule ili blastule) implantirali su u maternicu ovce zamjenske majke. Janje Dolly ojanjeno nakon prijenosa jezgre stanica mlječne žlijezde u neoplođenu jajnu stanicu prvi je sisavac kloniran iz diferencirane stanice. Tim je eksperimentom znanstvenicima uspjelo reprogramirati genetički materijal već diferencirane somatske stanice te iskoristiti njezin embriogeni potencijal za razvoj novog organizma. Drugim riječima, gene koji se nakon embrionalnog razvitka inaktiviraju moguće je ponovno aktivirati u specifičnim uvjetima.

Nakon ovce Dolly uspješno su klonirane i neke druge vrste sisavaca poput čimpanze, svinja, mačke i dr. No najviše polemika izaziva mogućnost kloniranja ljudi, budući da su tehničke prepreke za takav eksperiment gotovo sasvim uklonjene. No, jasno je da se kloniranjem nikada ne mogu dobiti dvije potpuno istovjetne osobe. Iako bi genetički bile potpuno iste (poput monozigotnih blizanaca), fenotipski će se uvijek razlikovati (podsjeti se da fenotip nastaje međudjelovanjem genotipa i okoliša).

Je li ti poznato da se u nekim državama (primjerice u SAD-u) pohranjuju smrznute stanice pupkove vine novorođenčeta? Što misliš zašto?

Je li kloniranje ljudskih gena, stanica ili organa u medicinske svrhe etički prihvatljivo? Što misliš o tome?

### SAŽETAK

- ⇒ Klon je populacija genetički istovjetnih stanica ili organizama nastalih mitozom iz jedne stanice ili vegetativnim razmnožavanjem zajedničkoga pretka.
- ⇒ Nesporno razmnožavanje zapravo je kloniranje u prirodnim uvjetima.
- ⇒ Sposobnost nespornog razmnožavanja imaju jednostavni organizmi poput prokariota i jednostaničnih eukariota, ali i više biljke te neke životinje.
- ⇒ Apomiksija je razvoj sjemenke bez oplodnje.

- ⇒ Partenogeneza je razvoj embrija iz neoplođene jajne stanice.
- ⇒ Kloniranje biljaka u laboratorijskim uvjetima radi se s pomoću tehnika kulture biljnih stanica i tkiva, kojima je moguće iz jedne somatske stanice ili dijelica tkiva odrasle biljke regenerirati čitavu biljku.
- ⇒ Kloniranje životinja u laboratorijskim uvjetima mnogo je složenije nego u biljaka.
- ⇒ Prvi pokušaji dokazivanja totipotentnosti životinjske stanice rađeni su na vodozemcima (transplantacija jezgre).
- ⇒ Prvi sisavac kloniran iz diferencirane stanice jest ovca Dolly (1997. g.)

### PROVJERI SVOJE ZNANJE

Što je klon i kako nastaju klonovi u prirodi? Navedi primjere!

Zašto su sve jedinke vrste koja se razmnožava isključivo partenogenezom ženke?

Kako se kloniraju biljke u laboratorijskim uvjetima? Kojim su pokusima znanstvenici željeli pokazati totipotentnost životinjske stanice?

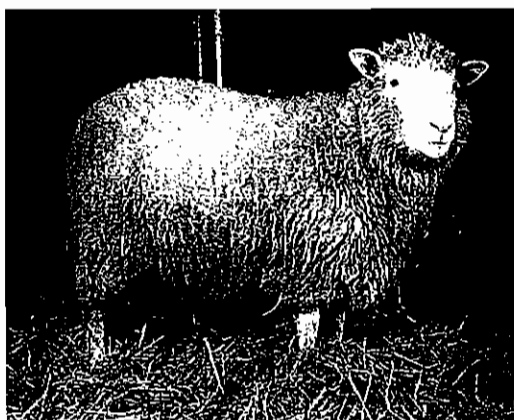
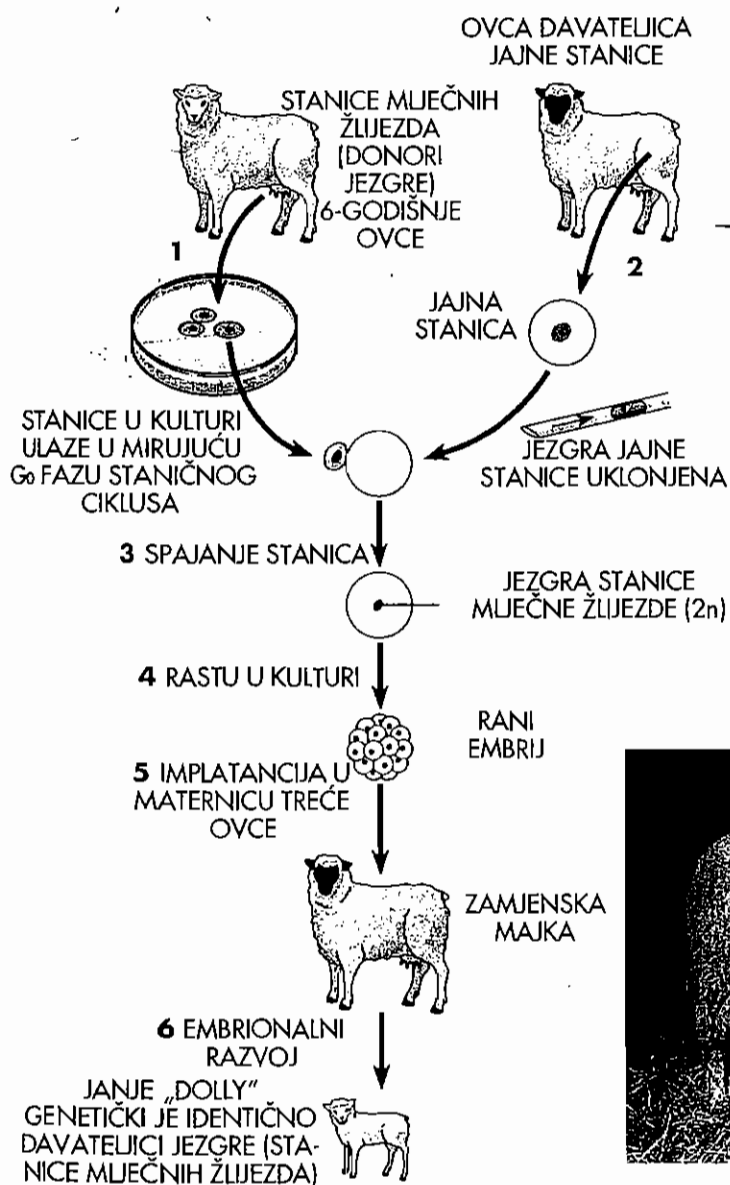
Što misliš o kloniranju čovjeka?

Više o kloniranju saznajte na Internet adresama:

<http://www.arhp.org/patienteducation/onlinebrochures/cloning/>

[http://www.manitoulin.com/cloning/cloning\\_dolly.htm](http://www.manitoulin.com/cloning/cloning_dolly.htm)

Argumentirano raspravite o prednostima i nedostacima kloniranja. Što mislite o kloniranju čovjeka, a što o kloniranju ljudskih gena, stanica ili organa u terapijske svrhe?

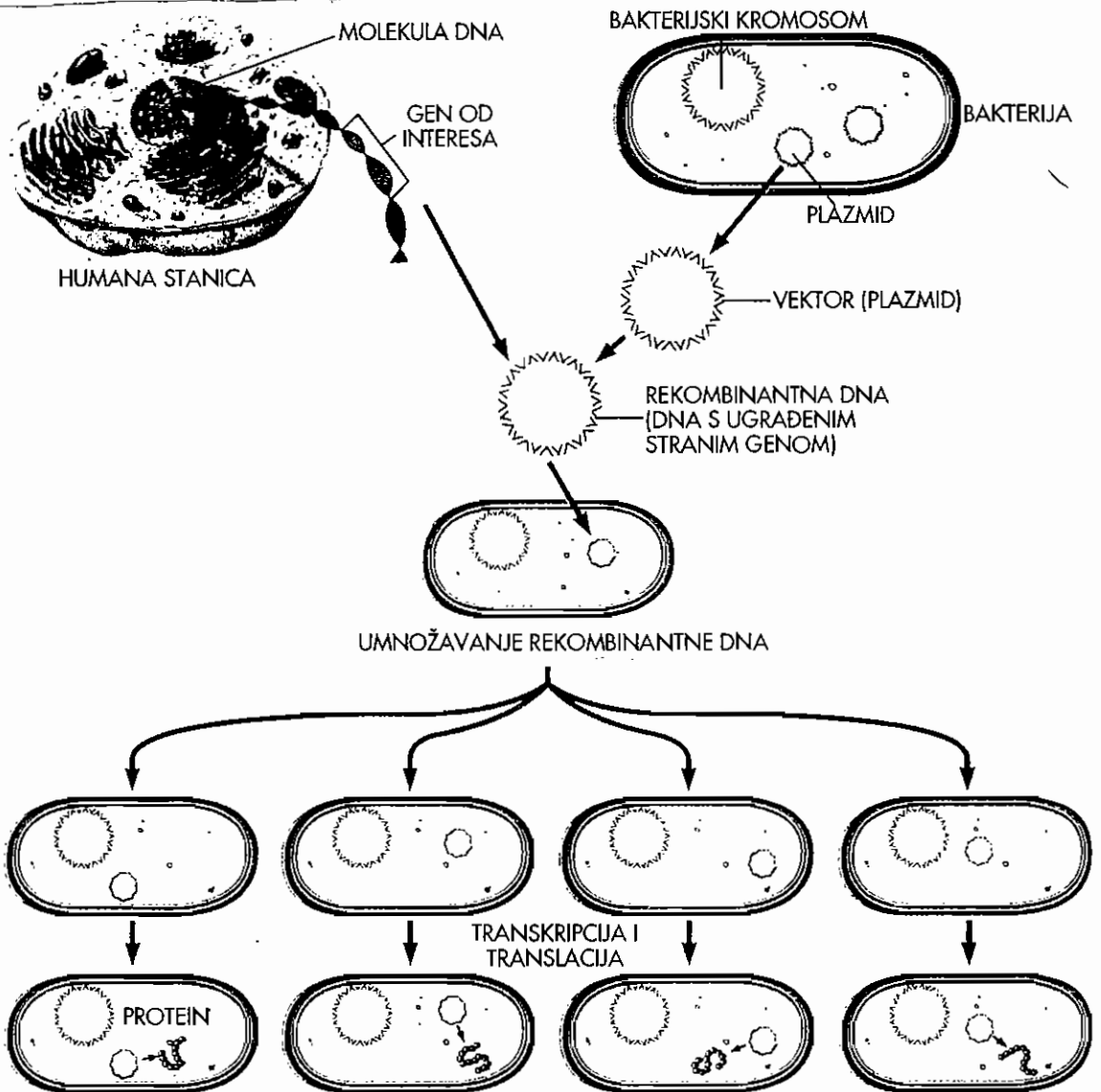


14.6. Ovca Dolly (desno) prvi je sisavac kloniran iz diferencirane stanice odrasle životinje; Postupak kloniranja ovce Dolly (lijevo)

# GENETIČKO INŽENJERSTVO

**Genetičko inženjerstvo** ili **rekombinantna DNA tehnologija** obuhvaća niz molekularnogenetičkih metoda s pomoću kojih je moguće **mijenjati nasljednu tvar žive stanice**. Današnje tehnike molekularne biologije omogućuju izolaciju, umnožavanje (amplifikaciju), sekvenciranje (određivanje redoslijeda nukleotida gena) i ugradnju gena te proučavanje njihove ekspresije (aktivnosti). Tehnologija rekombinantne DNA temelji se na unosu i ugrađivanju komadića strane DNA (strani gen čiji je produkt od posebnog interesa) u genom prokariotske ili eukariotske stanice. Razdoblje **rekombi-**

**nantne DNA tehnologije** (ili razdoblje **genetičkog inženjerstva**) započelo je otkrićem **restriktivskih enzima**, 70-ih godina prošloga stoljeća. **Restriktivski enzimi** cijepaju dvolančanu molekulu DNA na fragmente određene dužine. Izolirani su iz bakterija koje ih sintetiziraju radi zaštite od strane DNA (npr. virusne). Budući da te **enzime sintetiziraju samo neke bakterije** (bakterije domaćini za bakterijske viruse) nazivamo ih **restriktivskim enzimima**. Genetičko inženjerstvo ima značajnu primjenu u **biotehnologiji**. **Biotehnologija** je multidisciplinarno područje koje ujedinjuje biološka znanja i proizvo-



15.1. Rekombinantna DNA—tehnologija: strani se gen izrezuje iz molekule DNA i ugrađuje u plazmid bakterije. Pri tome nastaje rekombinantna DNA molekula koja ulazi u bakterijsku stanicu i umnožava se zajedno s bakterijom. Nastaju mnogobrojne kopije plazmida (s ugrađenim genom) i bakterija. Bakterija se koristi rekombinantnom DNA da bi sintetizirala bjelančevine, među kojima su i one od posebnog interesa (strani ugrađeni gen).

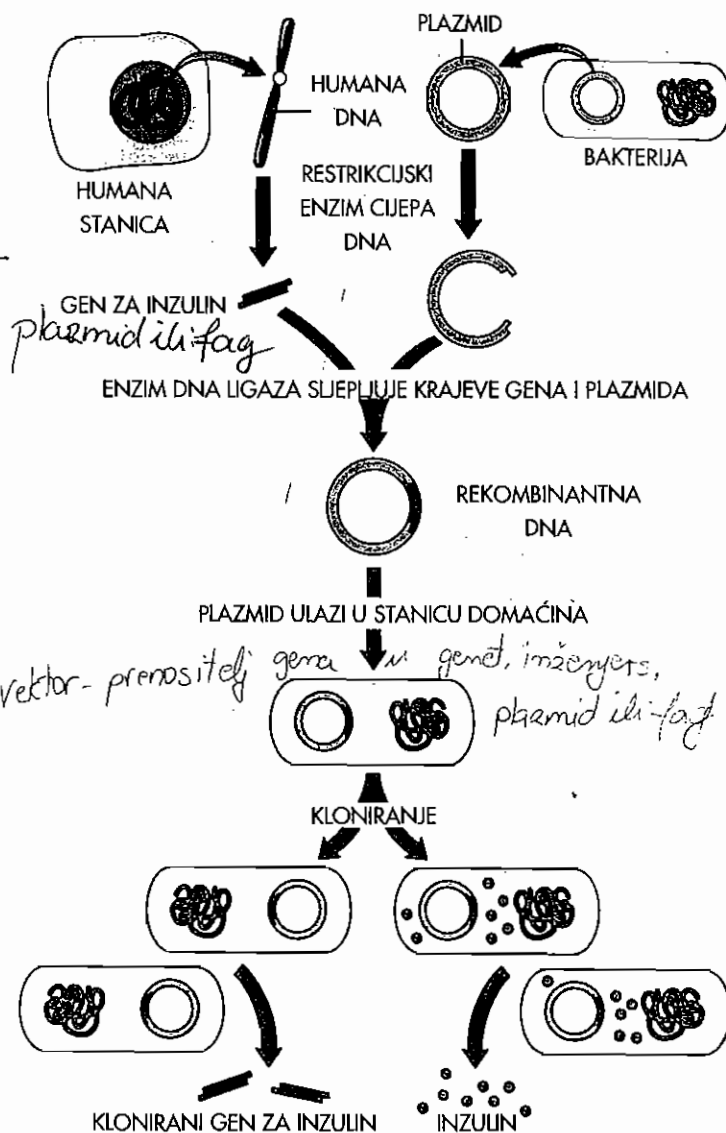


dnju (inženjerstvo) različitih produkata. Pri tome se rabe živi organizmi ili njihovi dijelovi.

Već je rečeno da se tehnologija rekombinantne DNA bazira na ugradnji stranog gena od posebnog interesa u genom prokariotske ili eukariotske stanice. To se radi s pomoću plazmida ili faga koje nazivamo **vektorima** (lat. vect = nošen). Postupak uključuje izolaciju strane DNA i izrezivanje željenih gena s pomoću restrikcijskih enzima te njihovu ugradnju (s pomoću enzima **ligaze**) u vektorsku DNA. Vektor (plazmid ili fag) ulazi u stanicu domaćina gdje se umnožava stvarajući mnogobrojne kopije strane DNA. Geni strane DNA koji su ugrađeni u vektor mogu se prepisati i prevesti u željeni bjelančevinski produkt. Kao stanica domaćin najčešće se rabi bakterija *E. coli* u koju se unose vektori sa željenim genima koji ekspresijom daju velike količine bjelančevinskih produkata (sl. 15.1.).

Takve genetički promijenjene bakterije uporblijuju se za proizvodnju velikih količina lijekova (npr. antibiotici) i drugih supstancija (npr. cjepiva) za liječenje ili za laboratorijska istraživanja. Također se rabe za čišćenje okoliša od onečišćivača, za obogaćivanje tla, za ubijanje kukaca nametnika, za otkrivanje minskih polja itd. Osim jednostaničnih organizama, danas se mogu genetički mijenjati i višestanični organizmi poput biljaka i životinja. Za medicinu je primjena genetičkog inženjerstva važna u genskoj terapiji koja će omogućiti liječenje teških i za sada neizlječivih bolesti poput raka, cistične fibroze i drugih.

Metodama genetičkog inženjerstva moguće je stvoriti stanice koje imaju strane gene sposobne za proizvodnju novih i različitih bjelančevina. **Rekombinantna DNA** sadrži DNA iz dvaju ili više izvora, a njezin nastanak započinje odabirom vektora, tj. načina prijenosa strane DNA u stanicu domaćina. Najčešći tip vektora jest plazmid. Plazmidi su male kružne molekule DNA koje se nalaze u nekim bakterijama, a nose određeni broj gena kojih nema u bakterijskom genomu. Plazmidi koji se rabe kao vektori uklanjaju se iz bakterijske stanice te se u njih ugrađuje strani gen (jedan ili više) čiji je produkt od posebnog interesa. Stanica domaćin može primiti plazmid sa stranim genom tek nakon odgovarajuće obrade. Tada započinje ciklus umnožavanja bakterije (stanica domaćin) i plazmida zajedno s ugrađenim genom (sl. 15.1.). Rezultat su umnožavanja mnogobrojne kopije plazmida i



15.2. Kloniranje ljudskog gena za inzulin

mnogobrojne kopije stranog gena. Tada kažemo da je taj gen kloniran (grčki *klon* = izdanak). Broj kopija plazmida (i ugrađenog gena) utječe na količinu željenog genskog produkta. Na taj su način već klonirani mnogi ljudski geni, primjerice gen za proizvodnju **inzulina**, bjelančevine prijeko potrebne u liječenju dijabetesa (sl. 15.2.). Osim plazmida, kao vektori se koriste i bakterijski virusi, odnosno bakteriofagi. U tom slučaju stanicu domaćina nije potrebno prethodno posebno tretirati da bi primila virusnu DNA sa stranim genom.

#### ■ PRIMJENA REKOMBINANTNE DNA-TEHNOLOGIJE

Jedna od prednosti primjene genetičkog inženjerstva u biotehnologiji jest proizvodnja velikih količina bjelančevina koje je teško dobiti na druge načine. Na taj način proizvode se mnogi hormoni

i slični tipovi bjelančevina poput **hormona rasta, inzulina, interferona, faktora zgrušavanja, te različitih cjepiva, koji se rabe u medicini. Biotehnološki proizvedena cjepiva sigurnija su od tradicionalno proizvedenih cjepiva. Naime, cjepiva dobivena iz bakterija i virusa tradicionalnim načinom pokatkad mogu uzrokovati bolest. Danas su dostupna biotehnološki proizvedena cjepiva protiv hepatitisa B, herpesa, bjesnoće, a cjepiva protiv klamidije, malarije i AIDS-a još su u fazi eksperimentalnih istraživanja.**

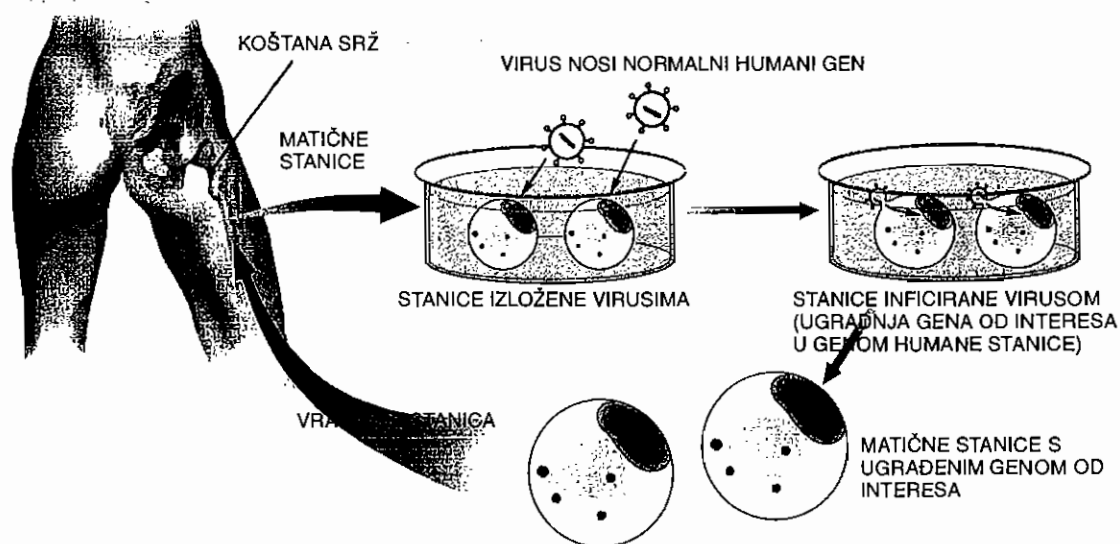
Rekombinantna DNA-tehnologija primjenjuje se i u **kartiranju humanog genoma**. Prva faza istraživanja, prema kojoj karta humanih gena sadrži **30 000–40 000 gena**, objavljena je početkom 2001. godine u znanstvenim časopisima *Nature* i *Science*. Počeci kartiranja humanog genoma 80-ih godina donijeli su preokret u medicinskoj genetici, jer su genetičari tada prvi put mogli **identificirati gene odgovorne za nasljedne bolesti**. Poznavanje humanog genoma pomoći će genetičarima i liječnicima ne samo u identifikaciji gena odgovornih za bolesti nego i u odabiru pravilnog i djelotvornog liječenja. Godine 1990. Američki institut za zdravlje odobrio je primjenu **genske terapije** u liječenju nekih **genskih bolesti**. Te je godine učinjen prvi pokušaj liječenja nasljednoga imunološkog poremećaja u četverogodišnje djevojčice metodom genske terapije. U bliskoj budućnosti tako će se liječiti mnoge bolesti poput AIDS-a, cistične fibroze, hemofilije, dijabetesa te nekih vrsta raka. Na sl. 15.3. prikazan je jedan način genske terapije.

## ■ GENETSKI PREINAČENE BILJKE (TRANSGENIČNE BILJKE)

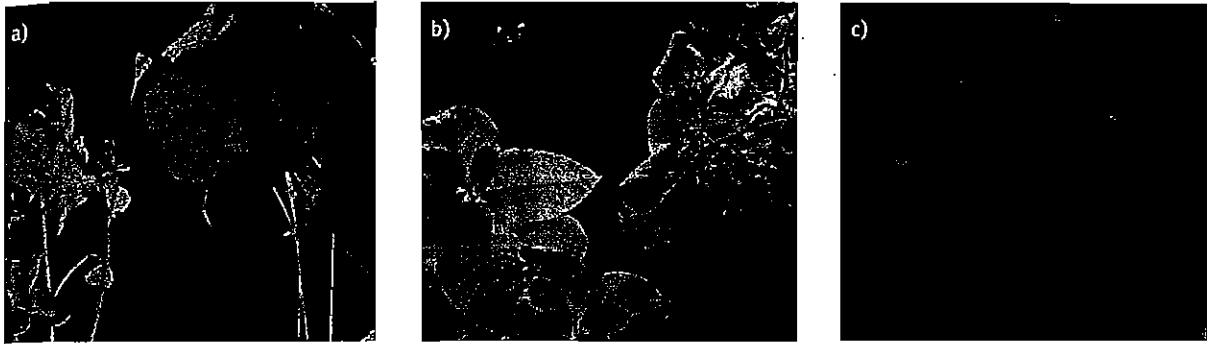
Za genetičku preinaku biljnih stanica vrlo često se kao vektor upotrebljuje plazmid iz bakterija roda **Agrobacterium**. Pripadnici toga roda uspješno inficiraju gotovo sve vrste biljaka. **Agrobacterium tumefaciens** je u genetičkom inženjeringu najčešće korišten vektor. Na taj su način uspješno proizvedene genetički preinačene biljke otporne na različite nametnike (kukci, virusi) te biljke otporne na herbicide (sl. 15.4). Trenutačno su na tržištu dostupne različite vrste genetički preinačenih biljnih vrsta poput soje, riže, rajčice, krumpira, duhana, kukuruza, pamuka, dinje, papaje i drugih, a u tijeku su mnogobrojna istraživanja kloniranja drugih biljnih vrsta. Znanstvenici žele proizvesti genetički modificirane biljke s osobinama poput: otpornost na sušu, hladnoću, visoku temperaturu, preveliku količinu soli; bolja prehrambena vrijednost; otpornost na loše uvjete skladištenja i transporta; proizvodnja lijekova za potrebe liječenja ljudi.

## ■ GENETSKI PREINAČENE ŽIVOTINJE (TRANSGENIČNE ŽIVOTINJE)

Iako se tehnika unošenja gena u životinjsku stanicu razlikuje od već opisanih u bakterija i biljnih stanica, moguće je proizvesti genetički preinačene životinje. Na taj su način dobivene krupnije životinje čije je meso bolje prehrambene kvalitete poput riba, svinja, krava, kunića i ovaca. Također su tehnikama rekombinantne DNA dobivene životinje



15.3. Liječenje bolesti krvi genskom terapijom: matične stanice koštane srži vade se i inficiraju virusima koji nose kopije normalnoga ljudskog gena. Normalni se gen ugrađuje u DNA matičnih stanica. Stanice se vraćaju u koštanu srž gdje se umnožavaju i proizvode bijele krvne stanice. Svaka je krvna stanica potomak matičnih stanica koštane srži s ugrađenim normalnim genom. U krvnim stanicama se sintetizira normalna bjelančevina koja liječi bolest.



15.4. Transgenične i normalne biljke: a) biljke pamuka neotporne na herbicid (lijevo) i otporne na herbicid (desno), b) biljke duhana otporne na kukce nametnike (lijevo) i neotporne na kukce nametnike (desno), c) plodovi rajčice otporni na kvarenje (lijevo) i plodovi podložni kvarenju (desno)

koje nose gene za proizvodnju nekih bjelančevina koje se rabe u farmakologiji u terapijske svrhe (sl. 15.5.), te u medicini za dijagnostičke svrhe. Te se bjelančevine izlučuju u mlijeku transgenične životinje. Znanstvenici rade na proizvodnji transgeničnih životinja s genima za proizvodnju lijekova za liječenje teških bolesti poput cistične fibroze, raka i dr.

## ■ PRIMJENA GENETIČKOG INŽENJERSTVA U INDUSTRIJI

U industriji se genetičko inženjerstvo primjenjuje za proizvodnju bakterija za razgradnju toksičnog otpada, za uzgoj algi u marikulturi radi proizvodnje hrane i ostalih sastojaka, za poboljšanje metoda u proizvodnji hrane, za proizvodnju genetski preinačenih kvasaca koji celulozu mogu pretvarati u alkohol itd.

Iz svega navedenog vidljivo je da je korist od primjene rekombinantne DNA tehnologije u biomedicini, farmakologiji, poljoprivredi, stočarstvu, industriji vrlo velika. No, ljude još uvijek zabrinjava potencijalna opasnost od proizvoda rekombinantne DNA-tehnologije. Od kada su proizvedene prve genetski preinačene bakterije javnost je



15.5. Transgenični bik i njegovi transgenični potomci posjeduju gen za humani bjelančevinski laktoferin. Ova se bjelančevina izlučuje u mlijeku životinja.

zabrinuta zbog mogućnosti da neki „opasni“ gen (npr. gen koji uzrokuje tumor ili gen za neki toksin) „pobjegne“ iz laboratorija što bi moglo imati fatalne posljedice za ljudsku populaciju. No takve se opasnosti mogu izbjeći pravilnom uporabom tehnologije i, naravno strogom kontrolom.

## SAŽETAK

- Rekombinantnom DNA-tehnologijom ili genetičkim inženjerstvom moguće je mijenjati nasljednu tvar žive stanice.
- Razdoblje genetičkog inženjerstva započinje otkrićem restrikcijskih enzima. To su enzimi izolirani iz bakterija koji mogu cijepati dvolančanu DNA na određene fragmente.
- Tehnologija rekombinantne DNA bazira se na ugradnji strane DNA u genom prokariotske ili eukariotske stanice.
- Prenositelj strane DNA jest vektor, a to može biti plazmid ili bakteriofag.
- Osim restrikcijskih enzima koji cijepaju DNA u genetičkom se inženjerstvu rabi i enzim ligaza koji povezuje krajeve izolirane strane DNA s krajevima vektorske DNA.
- Rekombinantnom DNA tehnologijom danas se proizvode različite bjelančevine koje se rabe u terapijske ili u druge svrhe (hormon inzulin, hormon rasta, interferon, cjepiva itd.).

## POVJERI SVOJE ZAVAN

Što su restrikcijski enzimi?

Što je genetičko inženjerstvo?

Što je rekombinantna DNA?

Što se rabi kao vektor u genetičkom inženjerstvu?

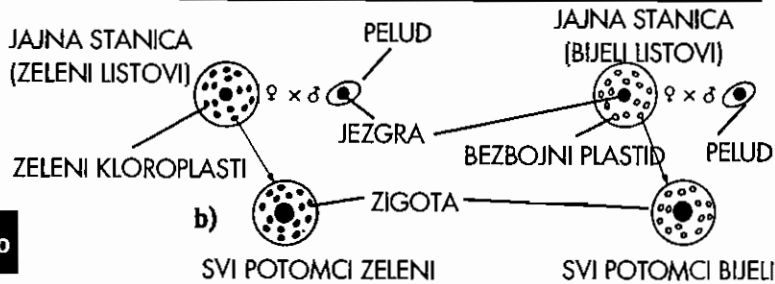
Više o transgenim biljnim i životinjskim vrstama saznajte na Internet adresama:

<http://www.sdcma.org>; <http://www.hugi.hr>

Što mislite, odakle toliko nepovjerenje i strah od genetički modificiranih organizama (GMO). Napravite u razredu anketu za GMO i protiv njega.

# CITOPLAZMATSKO NASLJEĐIVANJE

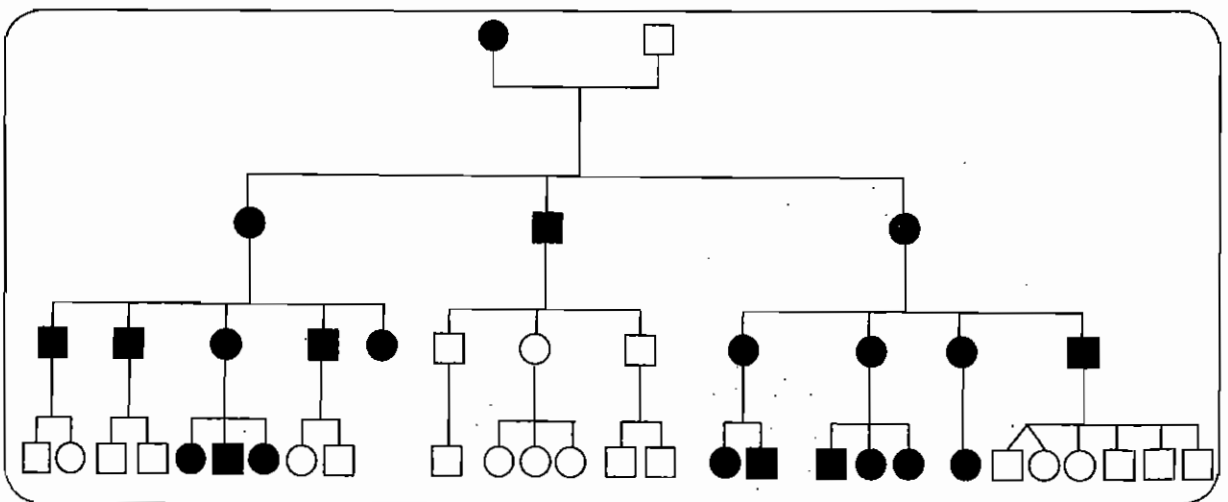
Podsjeti se što su to kloroplasti, a što mitohondriji? Imaju li vlastitu nasljednu tvar?



16.1. a) Šarolikost listova u rajčice; b) nasljeđivanje šarolikosti listova u vrste *Mirabilis jalapa*. Svojstvo kontroliraju geni u kloroplastnoj DNA. Potomci nasljeđuju kloroplastne gene od majke, jer jajna stanica zigoti, osim jezgre, daje i citoplazmu u kojoj se nalaze kloroplasti, dok peludno zrno daje samo jezgru.

Neka svojstva ne kontroliraju geni iz jezgre, nego oni koji se nalaze u citoplazmi. Citoplazmatski geni jesu geni plastida i mitohondrija, organela s vlastitom DNA. Molekula DNA plastida i mitohondrija dvolančana je i prstenasta molekula poput DNA bakterijske stanice. Nasljeđivanje citoplazmatskih gena nije u skladu s Mendelovim zakonima nasljeđivanja, a nazivamo ga **nekromosomskim** ili **citoplazmatskim nasljeđivanjem**.

Citoplazmatski geni prvi su put opaženi i opisani u biljaka. Karl Correns [Korens] je 1909. godine istraživao nasljeđivanje šarolikosti listova (sl. 16.1.a) ukrasne biljke noćurka, *Mirabilis jalapa*. Uočio je da je boja listova potomaka uvijek istovjetna boji listova majčinske biljke. Kasnija su istraživanja pokazala da se geni koji kontroliraju obojenost listova nalaze u molekuli kloroplastne DNA, dakle, u kloroplastima u citoplazmi. Tijekom oplodnje jajna stanica daje jezgru i citoplazmu s organelima, a muška gameta daje samo jezgru (sl. 16.1.b). Razvoj zigote zbiva se, prema tome, u majčinskom okruženju, jer citoplazma jajne stanice izravno utječe na razvitak zigote. Budući da zigota nasljeđuje kloroplaste iz citoplazme jajne stanice, obojenost listova biljke potomka istovjetna je majčinskoj biljci. Takvo se nasljeđivanje naziva još i **majčinskim nasljeđivanjem**.



16.2. Rodoslovlje nasljeđivanja mitohondrijskoga svojstva. Vidljivo je da svi potomci, bez obzira na spol, nasljeđuju mitohondrijsko svojstvo od majke.

## ■ NASLJEĐIVANJE

### MITOHONDRIJSKIH GENA U ČOVJEKA

Mitohondriji su organeli s vlastitom molekulom DNA, pa je nasljeđivanje mitohondrijskih gena specifično poput nasljeđivanja kloroplastnih gena u biljaka. Ljudska stanica ima stotine mitohondrija, a svaki ima nekoliko prstenastih molekula DNA. Mitohondriji se u sisavaca nasljeđuju citoplazmom jajne stanice. Kako nazivamo takvo nasljeđivanje? Rodoslovlje nasljeđivanja svojstva kontroliranog genima mitohondrija pokazuje da sva djeca, bez obzira na spol, nasljeđuju to svojstvo od majke (sl. 16.2.).

## ■ PLAZMIDI

Primjer citoplazmatskog nasljeđivanja nalazimo u nekih bakterija koje, osim bakterijskoga kromosoma, u stanici imaju plazmide. Plazmidi su male kružne molekule DNA, nositeljice gena za neka bakteriji korisna svojstva (sl. 16.3.). To su npr. geni za otpornost na antibiotike (R plazmid), geni koji određuju spol bakterijske stanice (F plazmid, faktor fertiliteta), geni za sintezu nekih toksina (Col plazmid, toksin kolicin). U genetičkom inženjerstvu biljaka često se kao prenositelj (vektor) stranih gena koristi Ti plazmid iz bakterije *Agrobacterium tumefaciens*. Plazmidi se repliciraju potpuno neovisno o bakterijskom genomu, ali se mogu i ugraditi (integrirati) u bakterijski kromosom. Također se mogu prenositi iz jedne bakterijske stanice u drugu te tako prenijeti i neka korisna svojstva (sl. 16.3.b).

## SAŽETAK

- Nasljeđivanje svojstava pod kontrolom gena mitohondrija i kloropasta citoplazmatsko je ili nekromosomsko nasljeđivanje.
- Geni kloropasta nasljeđuju se citoplazmom jajne stanice pa stoga govorimo još i o majčinskom nasljeđivanju.
- Geni ljudskih mitohondrija nasljeđuju se također citoplazmom jajne stanice, dakle, samo od majke.
- Primjer citoplazmatskog nasljeđivanja nalazimo i u bakterija koje u stanici imaju plazmide, male kružne molekule DNA s genima za neka bakteriji važna svojstva. Plazmidi su vrlo važni u genetičkom inženjerstvu jer se rabe kao prenositelji (vektori) stranih gena.

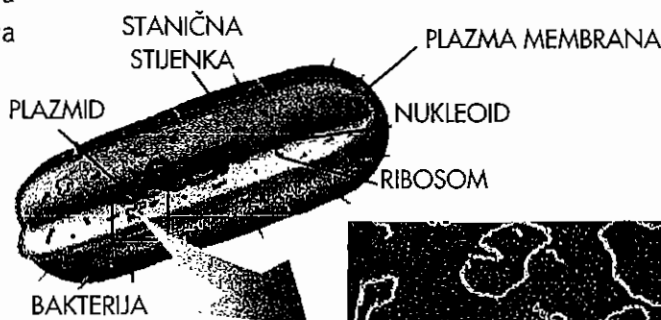
## PROVJERI SVOJE ZNANJE

Objasni razliku između citoplazmatskog i majčinskog nasljeđivanja!

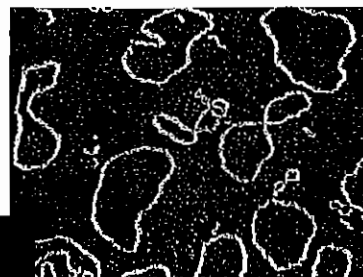
Koji organeli eukariotske stanice imaju vlastitu molekulu DNA i kakva je to molekula?

Kako se nasljeđuje svojstvo koje je pod kontrolom mitohondrijskih gena u čovjeka?

Što su plazmidi i zbog čega su važni?



a)



b)

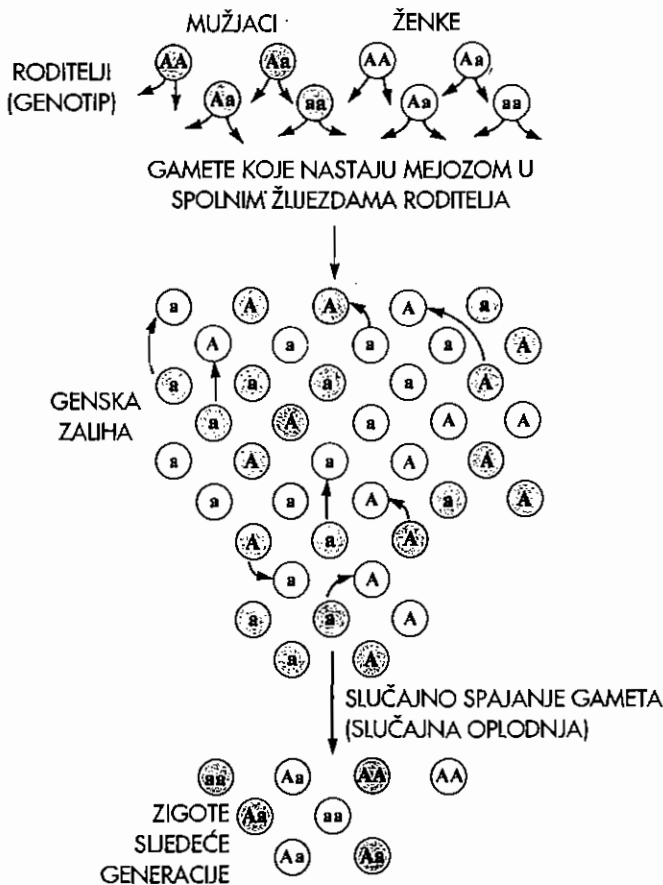
16.3. a) Plazmid u bakterijskoj stanici, b) plazmidi se mogu prenositi iz jedne bakterijske stanice u drugu citoplazmatskim mostićem tijekom konjugacije (spolno razmnožavanje)

# GENI U POPULACIJI

W

**Populacijska genetika** bavi se **genetičkom strukturom populacije**, što znači analizom učestalosti alela i genotipova u prirodnim populacijama, te čimbenika koji ih određuju. **Populacija** je skup jedinki iste vrste koje žive na određenom prostoru. Jedinke iste vrste spolno se razmnožavaju i pri tome dijele zajedničku zalihu gena. Ukupni broj gena u spolnim stanicama (gametama) svih članova populacije čini **gensku zalihu** (engl. = gene pool),

*dijele zajedničku zalihu gena*



17.1. U velikoj populaciji u kojoj svaka jedinka ima jednaku mogućnost da se pari s bilo kojim članom populacije suprotnoga spola, svi geni u gametama čine gensku zalihu. Slučajnom oplodnjom nastaju zigote sljedeće generacije.

(sl. 17.1.). To je zato što svaki član populacije ima jednaku mogućnost da se pari s bilo kojim drugim članom populacije suprotnoga spola (slučajno parenje). Budući da izmjenjivanje gena podliježe zakonima Mendelova nasljeđivanja, takve se lokalne zajednice nazivaju još i Mendelovim. Neku vrstu čini veliki broj lokalnih populacija s različitim stupnjem izmjene gena. U otvorenim je populacijama protok gena maksimalan, a u zatvorenoj populaciji nema protoka gena pa je stoga jedini izvor genetičke varijabilnosti mutacija. Populacijska genetika promatra Mendelovu populaciju kao osnovnu jedinicu istraživanja u kojoj analizira raspodjelu gena i njihovo nasljeđivanje, te razliku genetičke strukture između lokalnih grupa.

## ■ UČESTALOST GENA I GENOTIPOVA U POPULACIJI

*genetička struktura*

Gen s dva alela (**A** i **a**) u dominantno-recesivnom odnosu, u populaciji će dati tri različita genotipa **AA**, **Aa** i **aa**. Gen s više alela dat će mnogo više kombinacija. Udio različitih genotipova u populaciji daje **učestalost ili frekvenciju genotipova**. **Frekvencija gena (alela)** je relativni udio alela, gena u populaciji. Nazivi frekvencija gena i frekvencija alela imaju isto značenje.

Ako znamo učestalost nekih dvaju alela u populaciji (npr. **A** i **a**) i uz pretpostavku da tri moguća genotipa (**AA**, **Aa** i **aa**) imaju jednaku šansu da stvaraju gamete, tada možemo izračunati učestalost genotipova kroz nekoliko generacija.

Na primjer:

**A = 0,6** — frekvencija dominantnog alela **A**

**a = 0,4** — frekvencija recesivnog alela **a**

$A+a = 0,6 + 0,4 = 1$  — zbroj frekvencija dominantnog i recesivnog alela

Prigodom oplodnje, slučajnim kombinacijama gameta, nastat će genotipovi potomaka s frekvencijom:

|         |           |           |
|---------|-----------|-----------|
|         | A (0,6)   | a (0,4)   |
| A (0,6) | AA (0,36) | Aa (0,24) |
| a (0,4) | Aa (0,24) | aa (0,16) |

U pravilu, vrijedi da se učestalost gena i genotipova u nekoj populaciji ne mijenja kroz nekoliko generacija uz uvjet da nema vanjskih utjecaja na tu populaciju. To je zato što se aleli slučajno kombiniraju u parove u diploidnoj zigoti i, ako im je frekvencija 0,6 A i 0,4 a, oni će uvijek davati genotipove istih frekvencija 0,36 AA + 0,48 Aa + 0,16 aa.

### ■ HARDY-WEINBERGOV ZAKON (PRAVILO)

Engleski matematičar G. H. Hardy i njemački genetičar W. Weinberg otkrili su pravilo o stalnoj frekvenciji gena i genotipova.

**Hardy-Weinbergov zakon** — u velikoj populaciji u kojoj dolazi do slučajnog parenja stalan je odnos frekvencija gena i genotipova u odsutnosti selekcije, migracije i mutacije, a te frekvencije oštaju stalne iz generacije u generaciju. To pravilo vrijedi za populaciju u genetičkoj ravnoteži, a to su populacije bez mutacije, migracije, genetičkog drifta i prirodne selekcije.

### ■ KVANTITATIVNO NASLJEĐIVANJE

Do sada je bilo riječi o nasljeđivanju svojstava koja su pod kontrolom jednoga gena (monogeno nasljeđivanje). Svojstva koja su pod kontrolom jednoga gena ili nekoliko gena (oligogeno nasljeđivanje) jesu **kvalitativna svojstva**. To su svojstva s diskontinuiranom varijabilnošću i jednostavno se svrstavaju u fenotipske klase s predvidivim omjerima (prisjeti se Mendelova monohidnoga i dihibridnog križanja!).

Mnoga svojstva pokazuju kontinuiranu varijabilnost i pod kontrolom su velikog broja gena (poligeno nasljeđivanje), od kojih svaki daje tako mali udio u fenotipu da pojedinačni učinak gena ne može biti detektiran klasičnim Mendelovim me-

todama. Poligena su svojstva neka ekonomski važna svojstva poput uroda voća i povrća, prinosa zrna po hektaru, prinosa mlijeka, mesa, zatim svojstva poput visine i težine organizma, inteligencije u ljudi (IQ) te nekih bolesti (v. poglavlje Genetika čovjeka). Takva poligena svojstva pokazuju kontinuiranu varijabilnost, a nazivamo ih još kvantitativnim svojstvima. Fenotipska varijabilnost kvantitativnih svojstava uvelike ovisi o utjecaju čimbenika okoliša. Dvije jedinke istoga genotipa mogu biti fenotipski različite zbog fiziološkog statusa, prehrambenih uvjeta i drugih okolišnih čimbenika koji utječu na fenotip. Prisjeti se primjera jednojajčanih blizanaca i načina prehrane (v. poglavlje Genetika čovjeka).

### SAŽETAK

- ⇒ Populacijska genetika bavi se genetičkom strukturom populacije.
- ⇒ Genetičku strukturu populacije čini učestalost frekvencija gena i genotipova.
- ⇒ Populacija je skup jedinki iste vrste koje žive na istom prostoru te zbog toga što se spolno razmnožavaju dijele zajedničku zalihi gena.
- ⇒ Svi geni sadržani u gametama svih spolno zrelih članova neke populacije čine njezinu gensku zalihi.
- ⇒ Ako svaki član populacije ima jednaku šansu pariti se s bilo kojim drugim članom te populacije, govorimo o slučajnom parenju ili panmiksiji.
- ⇒ Hardy-Weinbergov zakon govori o stalnoj učestalosti gena i genotipova u populaciji koja je u genetičkoj ravnoteži.
- ⇒ S pomoću Hardy-Weinbergove jednadžbe može se izračunati učestalost gena i genotipova neke populacije.

### ŠTA JE PANMIXIJA?

Što misliš jesu li prirodne populacije u genetičkoj ravnoteži?

Što je genska zalihi populacije?

Čime se bavi populacijska genetika?

Čemu služi Hardy-Weinbergova jednadžba?

# ČOVJEK I GENETIKA

Došli smo do kraja priče o genetici. Ova je znanost oduvijek imala, ima i imat će značajan utjecaj na ljudsko društvo. U dalekoj se prošlosti čovjek „poigravao“ s genetikom pokušavajući uzgojiti biljke i životinje dobrih svojstava. Danas to čini svjesno i ciljano. Dakako, svako čovjekovo poigravanje s prirodom i njezinim zakonitostima donosi i posljedice. Pročitaj o njima u sljedećem poglavlju.

Čovjek od pradavnih vremena pokušava uzgojiti razne vrste biljaka i životinja sa što boljim svojstvima. Svi oblici biljaka i životinja kojima se danas koristimo u prehrani ili za različite druge potrebe potječu od divljih vrsta. Većina je vrsta pripitomljena i udomaćena prije nekoliko tisuća godina. Odabir (selekcija), uzgoj i oplemenjivanje vrsta do 20. su stoljeća više bili zanat i umjetnost nego znanost. Tek nakon otkrića principa nasljeđivanja bilo je moguće objasniti odabir i oplemenjivanje svojstava s kontinuiranom raznolikošću.

## ■ BILJKE

Čovjek je od davnina nastojao uzgojiti sorte biljaka što boljih svojstava. U početku je to činio jednostavnim odabirom ili selekcijom biljaka željenih svojstava, naravno na razini fenotipskih svojstava koja su pokazivala kontinuiranu raznolikost (sl. 18.1.). Budući da su mnoge biljke samooplodne takva su se ustaljena i povoljna svojstva prenosila iz generacije u generaciju. Na taj su način dobivene čiste linije biljaka koje su poslužile za kontrolirana križanja ili hibridizaciju. Hibridizacija omogućuje dobivanje potomstva poboljšanih svojstava. Pri tome se iskorištavaju roditelji različitog genotipa koji su čiste linije (homozigoti) s dobro poznatim svojstvima (vidi poglavlje Mendel i zakoni nasljeđivanja). Križanci imaju nove kombinacije svojstava. Mnoge vrste žitarica, voća i povrća te drugih vrsta biljaka do sada su uspješno selekcionirane i oplemenjene, iako se i danas nastavlja s njihovim oplemenjivanjem. Osim hibridizacije, u stvaranju novih sorata biljaka primjenjivane su i mutacije koje također pridonose stvaranju novih i poboljšanih svojstava. No, budući da su mutacije u

prirodi vrlo rijetki događaji, primjenjuju se većinom inducirane mutacije (vidi poglavlje Mutacije).

## ■ ŽIVOTINJE

Pas je jedna od prvih životinja koju je čovjek pripitomio od vuka (10 000 g. pr. n. e.). U početku je pas čovjeku služio pretežno za pomoć u lovu te kao čuvar. Danas je ponajprije čuvar i kućni ljubimac. Uzgoj domaćih životinja povezan je s hibridizacijom, dakle kontroliranim križanjima. Kao i u biljaka i u životinja je važno dobiti čiste pasmine (rase). No u viših životinja koje su čovjeku zanimljive za uzgoj nema samooplodnje, pa se, prema tome, čiste linije mogu dobiti križanjem u bliskom srodstvu (engl. inbreeding). No potomci iz bliskoga srodstva često su podložni nasljednim bolestima zbog očitovanja recesivnih svojstava. Stoga je bolje provoditi križanja između različitih pasmina (engl. outbreeding). Tako se mogu dobiti pasmine konja, svinja, goveda, kokoši i dr. s vrlo dobrim i čovjeku korisnim svojstvima. U životinja se najuspješnije mogu križati pripadnici iste vrste. Katkad je, međutim, moguće križati pripadnike različitih vrsta. No takvi su hibridi rijetki i najčešće neplodni. Primjerice križanjem kobile i magarca dobiva se mula, a križanjem konja i magarice magarica. Oba su hibrida neplodna. Osim hibridizacije, u stočarstvu se vrlo često za poboljšavanje svojstava primjenjuju inducirane mutacije.

Posljednjih su godina tehnikama rekombinantne DNA tehnologije dobivene genetički preinačene biljke i životinje s novim i korisnim svojstvima.

## ■ POSLJEDICE UMJETNE SELEKCIJE

Koliko je umjetna selekcija ili selekcija koju je nametnuo čovjek pomogla u dobivanju mnogih vrsta biljaka i životinja korisnih svojstava, toliko je i odmogla prirodi. Naime, čovjek se neprestano bori s drugim vrstama u okolišu za prostor, hranu i ostala prirodna bogatstva. Uzgoj biljaka i životinja vrlo je često ugrožen zbog različitih štetnika (kukci, gljivice, bakterije, korov itd.). Neki od njih uzrokuju različite bolesti u ljudi (npr. bakterije),

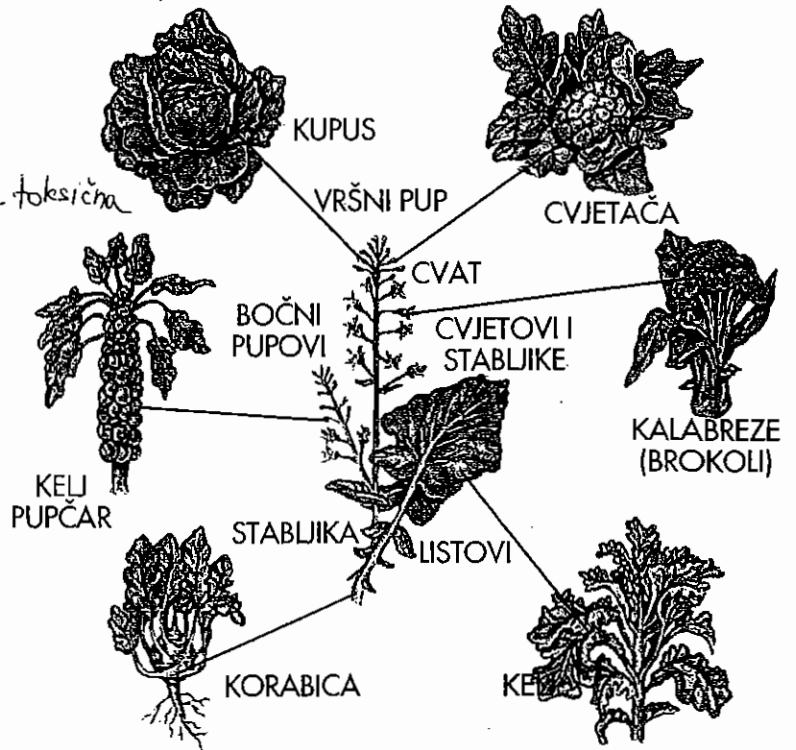


otpornost = rezistentnost

a drugi se samo natječu s čovjekom i ostalim vrstama za osnovne životne uvjete (vodu, svjetlost i hranu). Čovjek se protiv tih štetočinja bori različitim sredstvima koja su vrlo djelotvorna, ali imaju i neke negativne učinke. Primjerice, pesticidi su vrlo djelotvorne kemijske tvari za uništavanje različitih štetočinja u poljoprivrednim kulturama. No, većina pesticida izrazito je toksična ne samo za štetne organizme nego i za ostale organizme u okolišu. No, neke su vrste štetočinja, zbog učestale primjene pesticida, razvile otpornost (rezistentnost) kako bi preživjele nepovoljne uvjete. Razvrtak otpornosti na pesticide posljedica je genske mutacije koja uzrokuje promjenu genetičke strukture u populaciji i tako omogućuje preživljenje u nepovoljnim uvjetima.

Poznat je i primjer rezistentnosti bakterija na antibiotike. Antibiotici su tvari koje proizvode različiti mikroorganizmi, a onemogućuju rast i razmnožavanje drugih mikroorganizama. Neke su bakterije izrazito patogene za ljude jer uzrokuju vrlo teške bolesti poput tuberkuloze, kolere, boginja, infekcije dišnih i mokraćnih putova itd. Zbog učestale i nekontrolirane uporabe antibiotika u liječenju bolesti mnoge su vrste bakterija razvile otpornost na neke antibiotike. Poseban su problem bakterije roda *Staphylococcus* koje izazivaju tzv. bolničke infekcije (naročito u prostorijama za operacije). Te su bakterije izrazito otporne na gotovo sve vrste penicilinskih antibiotika. Otpornost bakterija na antibiotike vrlo se brzo može proširiti na sve bakterije iste vrste (binarnom diobom) pa čak i na druge vrste bakterija s pomoću plazmida R na kojem se nalaze geni za otpornost na antibiotike.

Umjetna selekcija ili selekcija koju je nametnuo čovjek mnogo je brži i intenzivniji proces od prirodne selekcije. Raznolikost biljnih i životinjskih vrsta dobivenih umjetnom selekcijom ide u prilog teoriji evolucije prirodnom selekcijom.



18.1. Umjetnom selekcijom čovjek je dobio različite varijete biljaka. Iz divljega kupusa dobiveni su varijeteti poput cvjetače, običnog kupusa, korabice, kelja, kelja pupčara, kalabrezea (brokoli).

### SAŽETAK

- ⇒ Čovjek je umjetnom selekcijom i oplemenjivanjem dobio mnoštvo biljnih i životinjskih vrsta.
- ⇒ Kontroliranim križanjima ili hibridizacijom dobivaju se potomci poboljšanih svojstava.
- ⇒ Mutacije su također važne u dobivanju novih sora-ta biljaka ili pasmina životinja.
- ⇒ Umjetna je selekcija brži i intenzivniji proces od prirodne selekcije.
- ⇒ Neke od posljedica umjetne selekcije jesu otpornost na pesticide, što zadaje velike probleme u poljoprivredi, kao i otpornost na antibiotike koja je veliki problem u liječenju.

### PONOVIMO

Kako je čovjek u davnim vremenima pravio odabir ili selekciju?

Što se dobije umjetnim križanjem ili hibridizacijom?

Kako se u životinja dobivaju čiste pasmine?

Jesu li u životinja moguća križanja između različitih vrsta?

# Evolution

Nekóć sam zamislio da taj čitav život  
prebiva u životnoj stari  
bez ritma.

Sada znam da sam ja sfera i da se  
čitav život, u ritmiziranim ušmecima  
giba u meni.

(H. Džubran)



## PREDGOVOR

Ljudi koji, na nasreću, ne vide, obično izoštre neka druga osjetila (sluh, opip i dr.) tako da se mogu dosta dobro snalaziti u prostoru i vrlo uspješno obavljati mnoge složene poslove. Štoviše, takve su osobe upućenije na svoj unutarnji svijet i na razmišljanje tako da često mnogo dublje procjenjuju ljude i sve što se događa u njihovoj okolini. Zato slijepi ljudi, nama koji ih žalimo, katkad znaju reći: „Vi gledate, mi vidimo!”

Nešto slično dogodilo se s ljudima u smislu razumijevanja svijeta prirode i čovjeka. Gledali su svijet, a slabo su razumjeli kako je taj šaroliki, neživi i živi svijet postao. Gledali su a nisu *vidjeli*, nisu dublje razumjeli njegovu narav.

S napretkom ljudskog znanja, kako se čini, danas smo zaista došli do dubokih uvida o svijetu. Shvatili smo da je sav taj neživi i živi svijet rezultat procesa neprekidne promjene koju zovemo *evolucijom*. Njezino je temeljno obilježje stvaranje raznolikosti. U području života to je životna raznolikost. Biološka evolucija je neprekidno nastajanje novih vrsta. I čovjek je jedna od bioloških vrsta nastala evolucijom.

U ovom dijelu udžbenika proširit ćete mnoge već prije stečene spoznaje o evoluciji živoga svijeta. Moći ćete naučiti ne samo koji su dokazi za evoluciju nego i to da se tijekom evolucije neprestano povećava biološka raznolikost, čime se neprekidno otvaraju nove mogućnosti boljeg iskorištavanja životnih resursa i uspostavljaju sve složeniji oblici komunikacije među organizmima. Moći ćete također naučiti da su se u procesu evolucije otvorile najviše mogućnosti komunikacije upravo s pojavom i rastom fenomena kulture. Mi ljudi današnjice imamo golemu moć u obliku dijelova kulturnog naslijeđa koje zovemo znanost i tehnologija. Ta moć može se i okrenuti protiv nas samih.

Ukratko, spoznavši više o veličanstvenom procesu evolucije naučit ćemo poštovati različitost, čuvati životnu raznolikost i razvijati odgovornost prema velikom daru života koji uživamo. Nikad ne smijemo zaboraviti: ovako lijepog svijeta ne bi bilo da ga je netko prije nas – uništio. Moramo misliti i na budućnost koja počinje svaki dan, sada.

Autor

# 1 UVOD: ZAŠTO OPET UČITE O EVOLUCIJI ŽIVOGA SVIJETA I ČOVJEKA?

**Pokušajte, najprije, odgovoriti na ova pitanja:**

1. Koliko je otprilike prošlo godina od postanka Zemlje?
2. Kada se pojavio prvi život na Zemlji?
3. Koja prirodna znanost nastoji odgovoriti na prvo pitanje?
4. Koja znanost odgovara na drugo pitanje?

**Podsjetite se sada na ono što ste o prošlosti Zemlje i evoluciji već prije učili i što ste, možda, više ili manje zaboravili.**

## ■ ZEMLJA POSTOJI MILIJARDAMA GODINA; ŽIVI SVIJET REZULTAT JE DUGOTRAJNOG I POLAGANOG PRIRODNOG PROCESA EVOLUCIJE; I ČOVJEK JE NASTAO EVOLUCIJOM

Dugo, kroz cijeli srednji vijek, općenito se smatralo da Zemlja ne postoji više od nekoliko tisuća godina. Danas znamo da je naš planet vrlo star, da je nastao prije otprilike 5 milijardi godina. Sigurno znate da je u početku bio u užarenom stanju, pa na njemu nije moglo biti nikakvih živih bića. Znao, također, da razne vrste organizama nisu nastale sve odjedanput, nego da *su se postupno razvile* u prirodnom procesu dugotrajne i polagane *evolucije*. Naime, kad se površina Zemlje oh-

ladila i prilike na njoj postale pogodne za život, razvili su se najprije jednostavni organizmi, a zatim sve složeniji. Poznato vam je da su se životni oblici nakon pojave prvog života, prije više od 3 i pol milijarde godina, neprekidno više ili manje mijenjali tako da je živi svijet u različitim geološkim razdobljima bio različit. Isto tako, sjećate se da ste učili kako je život svoje relativno jednostavne početke vjerojatno imao u moru, gdje se tijekom dugog vremena jako razvio i odakle je prešao na kopno, zavladao rijekama, jezerima i močvarama, zrakom i podzemnim prostorima. Znao, također, da je u dalekoj prošlosti bilo većih ili manjih, katkad i masovnih izumiranja raznih skupina biljaka i životinja. Naposljetku, učili ste da smo i mi ljudi dio te iste evolucije života i da smo tu na Zemlji relativno kratko, vjerojatno „samo” oko 2 milijuna godina.

## ■ ZAŠTO PONOVRNO UČITE O EVOLUCIJI ŽIVOGA SVIJETA

O prošlosti Zemlje i evoluciji živoga svijeta vi, dakle, sigurno, već nešto znate, a na neke stvari trebate se samo podsjetiti. Zašto to ne bi bilo dovoljno? Zašto o evoluciji „morate” ponovno i opširnije učiti?



Moglo bi se dati više odgovora. Možda je najbolje reći da ste sada zreliji, da ste kadri učvrstiti neke osnovne znanstvene spoznaje o evoluciji i, što je možda još važnije, sposobni ste bolje *razumjeti* važnost poznavanja procesa evolucije za sam naš opstanak. Premalo su ljudi današnjice svjesni da su dio velikoga prirodnog procesa evolucije, a da je sva živa i neživa priroda poput velikog i vrlo osjetljivog organizma. Svi dijelovi Zemljine litosfere, hidrosfere, atmosfere i biosfere povezani su, u svakom trenutku, mnogostrukim vezama uzajamne ovisnosti. Upravo nam teorija evolucije pokazuje kako se uspostavlja, mijenja i održava duboka međuovisnost organizama i njihova okoliša. Ali mehanizme evolucije nije dovoljno samo **poznavati**. Znanje nam mora nešto značiti za naš život, mora djelovati na našu savjest. Moramo priznati da, unatoč tolikom znanju i napretku, mi ljudi današnjice kobno remetimo temeljne odnose u prirodi. Zbog grube nepažnje, ali još više zbog slijepog koristoljublja, čovjek izaziva brzi nestanak mnogih vrsta i srozava (degradira) cijele ekosustave, čak u planetarnim razmjerima. (Sjetite se tzv. učinka staklenika i pojave ozonskih rupa! Ili što ljudi rade s kitovima i s tropskim šumama! A imamo, nažalost, mnogo bezumlja u tom pogledu i u vlastitoj sredini, u našoj domovini.)

Dakle, sada, kao zreliji mladi ljudi, pokušajte nešto više naučiti o načelima i mehanizmima evolucije da biste sami bili novi naraštaj, dio zdrave ljudske zajednice koja postupa *razumno i etično, koja čuva i duboko poštuje* svu tu tajanstvenu neživu i živu prirodu. Svi smo iz nje proizašli i upravo iz nje crpimo sve što nam je nužno za život. Zato nije pametno potkopavati prirodu, vrelo i temelj svojeg postanka, niti uništavati taj izvor svoga održanja i svakovrsnog napretka. Zemlja je mali planet, a ljudska je moć sve veća. Mnogi čovjekovi zahvati na jednom mjestu imaju posljedice za cijelu Zemlju! O tome ćete, eto, moći ove godine nešto više naučiti u ovome kratkom tečaju evolucije.

## ■ RAZVOJ ŽIVOTA NA ZEMLJI PROUČAVA EVOLUCIJSKA BIOLOGIJA

Poznato vam je da se postankom svemira, Sunčeva sustava i Zemlje bave razne prirodne znanosti, npr. kozmologija, astronomija, astrofizika. Na pitanje kako se pojavio *život na Zemlji* nastoje odgovoriti biokemija i molekularna biologija. Što

se dogodilo s prvim životnim oblicima, kako su i zašto su se mijenjali, govori nam upravo *evolucijska biologija*. To je posebna grana biološke znanosti. Zove se kadšto i *teorija evolucije* ili, jednostavno, *evolucija*. Pod „evolucijom” se, dakle, može misliti na samu *prirodnu pojavu* ili činjenicu razvoja, ali isto tako izraz „evolucija” katkad se rabi kao istoznačnica za evolucijsku biologiju ili *teoriju evolucije*.

Evolucijska je biologija vrlo obuhvatna biološka znanost koja u rješavanju svojih problema mnogo koristi rezultate suvremene molekularne biologije i genetike. Ona nastoji odgovoriti na mnoga teška pitanja. Na primjer: Zašto ima toliko raznovrsnih organizama i kako nastaju nove vrste? Zašto pridpadnici različitih vrsta imaju međusobno toliko sličnosti, ali i toliko razlika? Zašto organizmi — od bakterija do čovjeka — imaju neke zajedničke osobine, primjerice, zašto svi organizmi imaju jedinstveni genetički kôd i sl.?

## ■ EVOLUCIJA JE KLJUČ ZA RAZUMIJEVANJE SVIH GRANA BIOLOGIJE, ALI PRUŽA SVE VEĆU POMOĆ I NEKIM DRUGIM ZNANOSTIMA, POSEBNO ETOLOGIJI, SOCIOBIOLOGIJI I PSIHOLOGIJI

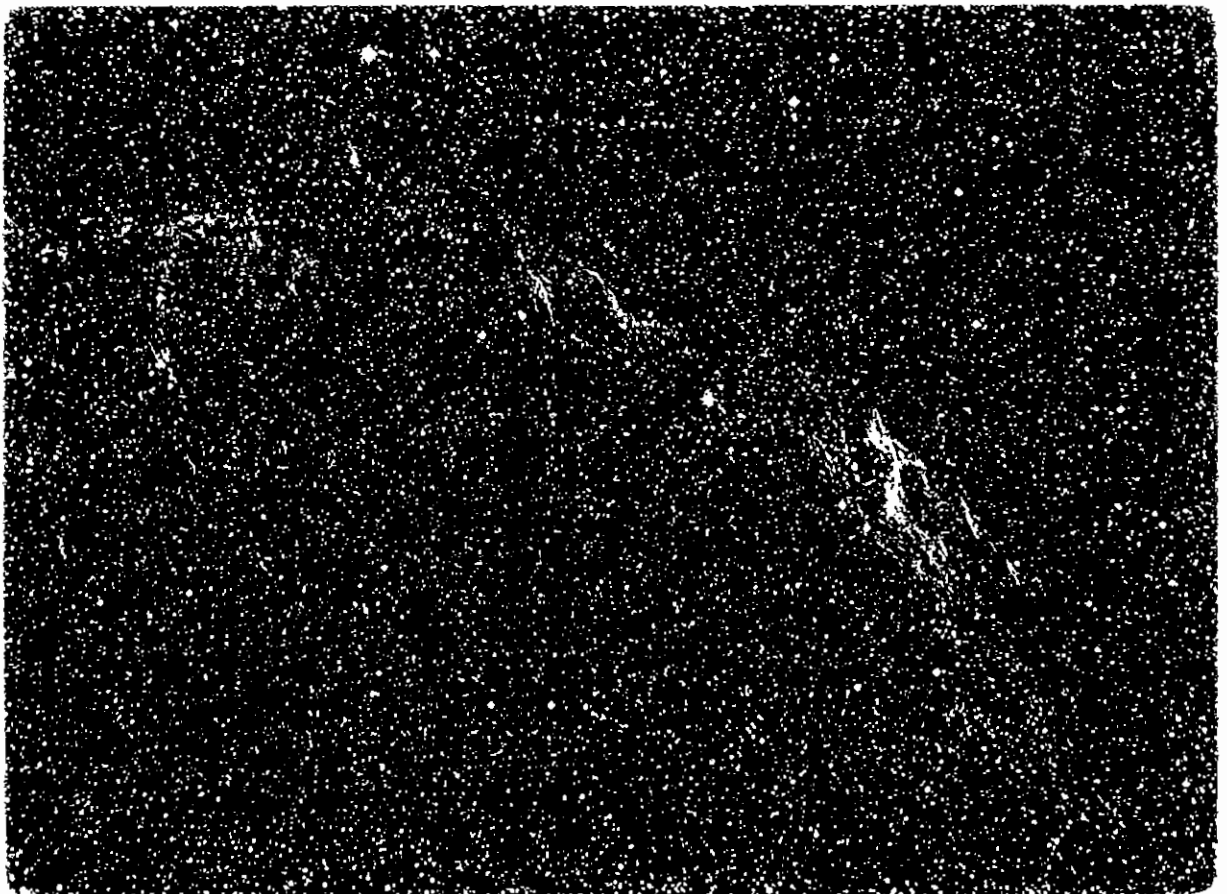
O evoluciji učite, također, da biste bolje razumjeli neke druge sadržaje o kojima govore neke druge znanosti. Tako teorija evolucije u prvom redu mnogo pomaže dubljem razumijevanju predmeta ostalih bioloških znanosti, npr. genetike, ekologije, sistematike, embriologije, fiziologije i anatomije. U novije vrijeme evolucija pruža izvrsna nadahnuća i poticaje novoj filozofijskoj disciplini koja se zove *sociobiologija*, a koja nastoji otkriti evolucijska (biološka) ishodišta raznih oblika ljudske društvenosti, npr. obitelji, nesebičnosti, morala, etike i sl. Vama konkretno, ove godine, poznavanje osnova evolucije može pomoći da dublje povežete svoje znanje iz drugih dviju grana o kojima učite (genetika i ekologija). *Evolucijska biologija, genetika i ekologija svojim spoznajama uzajamno se potpomažu, rasvjetljuju i upotpunjuju.*

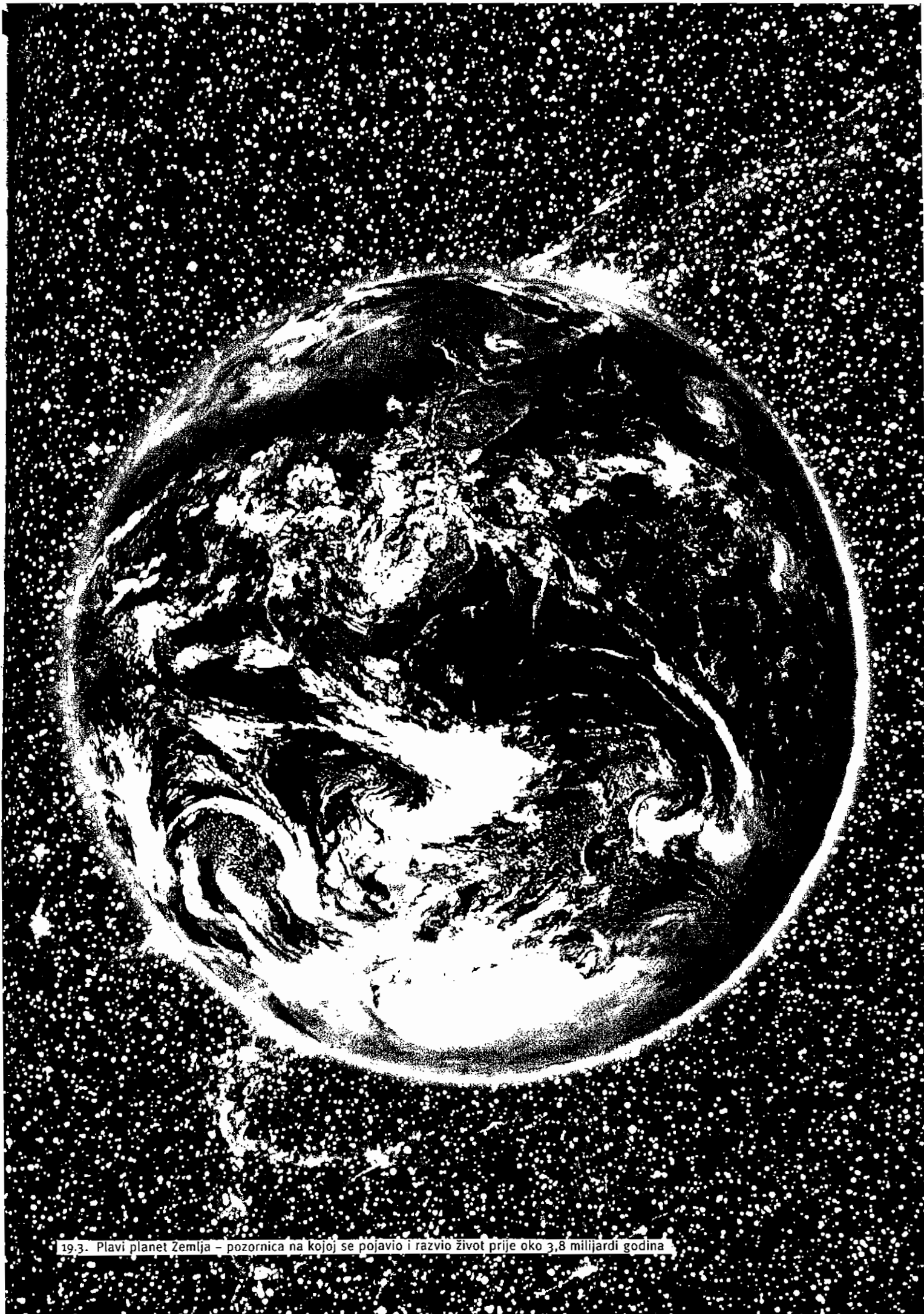
Danas već mnogo znamo o postanku Sunčeva sustava i planeta Zemlje prije oko 5 milijardi godina. Isto tako znamo da su se prvi jednostavni organizmi na Zemlji razvili postupno, iz nežive tvari, prije više od 3,5 milijardi godina. Općeprihvaćena je i činjenica da smo i mi ljudi nastali evolucijom iz „nižih” oblika što bi u nama moralo buditi suosjećanje sa svakim oblikom života jer smo povezani zajedništvom postanka ili podrijetla. No, isto tako, poznavajući putove evolucije, u kojoj je svaka etapa rezultat mnoštva međusobno isprepletenih ovisnosti nežive i žive prirode, znamo da je i ova, naša „etapa” u kojoj se nalazimo danas vrlo osjetljiva i da prirodu trebamo čuvati, a ne je nerazumno iskorištavati.

Evolucija je *ključ za razumijevanje* živoga svijeta, biotske raznolikosti, osobina jedinki, populacija i životnih zajednica, kao i njihova ponašanja. *Omoгуčuje nam dublje razumijevanje predmeta svih grana biologije pa i nekih pitanja kojima se bave sociologija i filozofija.* U tom smislu, imao je pravo veliki evolucijski biolog i genetičar Theodosius Dobzhansky (č. Dobžanski) kad je napisao: *U svjetlu evolucije sve u biologiji postaje razumljivo, bez nje ne razumijemo ništa.*

1. *Razlike izražene u potomstvu ili varijabilnost* presudne su za evoluciju. Što je to varijabilnost:
  - a) promjenjivost u *nasljednoj osnovi* (genotipu), koja se očituje u *fenotipu* potomaka, npr. u njihovom izgledu i svojstvima,
  - b) razlike koje nastanu u potomstvu nakon rođenja pošto, primjerice, pripadnici nekog legla dobivaju dulje vrijeme različite količine hrane, svjetla, prostora i sl.?
2. Objasnite izraze „evolucija,” evolucijska biologija i „teorija evolucije”.
3. Jesu li sve to istoznačnice?
4. Ima li jedan od tih izraza još jedno značenje osim toga što znači „razvoj”?
5. Sjetite se što ste učili u genetici pa svojim riječima, na temelju onoga što ste dosad naučili, pokušajte opravdati tvrdnju koju je izrekao poznati biolog Th. Dobzhansky *da je u svjetlu evolucije moguće razumjeti — genetiku.*

19.2. Jedna od milijardi galaksija u svemiru, kakva je i ona u kojoj se nalazi naš Sunčev sustav





19.3. Plavi planet Zemlja – pozornica na kojoj se pojavio i razvio život prije oko 3,8 milijardi godina

# 2002 CIJELI SVEMIR JE U RAZVOJU

1. Jeste li pročitali koju zanimljivu knjigu o postanku svemira? Možda knjigu Carla Sagana *Plava točka u beskraj*, budućnost čovjeka u svemiru (koja je prevedena i na hrvatski)?
2. Poznato je da neki mikroorganizmi (neke bakterije npr.) mogu živjeti u relativno vrlo vrućim termalnim vodama; ne znači li to možda da je na Zemlji bilo takvih organizama i kad je ona još bila užarena kugla?
3. Neki kažu da su prvi jednostavni organizmi na Zemlji možda došli iz svemira (unutar meteorita, kao djelića nekog planeta, npr., koji se rasprsnuo); jesmo li time riješili pitanje postanka života? Ili možda pitanje njegove evolucije?
4. Ako pod *kemijskom evolucijom* mislimo na postanak atoma sve težih *elemenata*, zatim na postupnu pojavu molekula sve složenijih *spojeva*, što mislite ima li takve, *kemijske evolucije*, i danas? Na Zemlji? Ili možda negdje drugdje u svemiru?

nju su iz Zemljine utrobe pod velikim tlakom izbijali mnogobrojni vulkani, koji su izbacivali lavu, vrelu vodu, vodenu paru i plinove. Vodena se je para iznad Zemlje kondenzirala pa su povremeno padale dugotrajne kiše. Tako su nastali *oceani, jezera, rijeke, mora. Mora i Zemljina praatmosfera* nastali su, dakle, *djelovanjem vulkana*.

Užarena kugla prvobitne Zemlje početno se sastojala od slobodnih atoma, najviše od atoma vodika, a kako se nastavila okretati, dolazilo je do stvaranja atoma sve većih atomskih masa. Teži atomi, primjerice željeza, nagomilali su se bliže središtu Zemlje. Atomi srednje težine, kao što su silicij i aluminij, izgradili su omotač oko te središnje jezgre, a još lakši atomi, npr. vodika, dušika, kisika i ugljika, najviše su u vanjskom omotaču, a ta četiri elementa ujedno tvore gotovo svu našu atmosferu. Nadalje, tijekom mnogih milijuna godina Zemlja se postupno hladila, a iz slobodnih atoma spomenutih elemenata nastale su *molekule* sve složenijih spojeva. Tako je atomosferski vodik, kao najreaktivniji od tih četiriju elemenata, s kisikom dao prvu *vodu* ( $H_2O$ ), s dušikom *amonijak* ( $NH_3$ ), s ugljikom *metan* ( $CH_4$ ). Konačno, na Zemlji su se već u davnim počecima spajali ugljik i kisik u *ugljkov dioksid* ( $CO_2$ ), dok su vodik, ugljik i dušik stvorili i *cijanovodik* (HCN). Takve procese postanka sve složenijih atoma i molekula nazivamo *kemijskom evolucijom*. Njome su mogli nastati i dosta složeni spojevi, npr. *šećeri* iz aldehida, *bjelančevine* iz aminokiselina, *nukleinske kiseline* iz fosfata, šećera, dušičnih baza. Neke tvorevine izgrađene iz takvih spojeva jednom su započele očitovati životna obilježja, pa su to bile prve **stаницe**, tj. prvi, jednostanični organizmi (prokarioti). Čini se da je do toga došlo prije otprilike 3,8 milijardi godina. Četiri elementa koji su prvobitno tvorili molekule Zemljine praatmosfere (vodik, kisik, dušik i ugljik) zaista pretežito i danas izgrađuju svaku „živu tvar.“ Netom spomenuti procesi postanka sve složenijih molekula, koji su prethodili pojavi prvih organizama, označuju se, dakle, kao *kemijska evolucija*.

## ■ POSTANAK I EVOLUCIJA SVEMIRA (KOZMIČKA EVOLUCIJA)

*Svemir* u kojem se nalazimo nije nastao odjednom u ovakvu stanju kakvo vlada danas. Znanost kaže da je naš svijet imao svoj početak i da je prošao svoju *evoluciju (kozmička evolucija)*. U raznim dijelovima svemira ta je evolucija dosegla različit stupanj ili fazu svojeg razvoja.

Čini se da je ovaj „naš“ svemir započeo svoj razvoj tzv. *Velikom praskom* (engl. *Big Bang*) prije oko 13 milijardi godina. Nakon toga, Zemlja, kao planet *Sunčeva sustava*, vjerojatno je nastala spajanjem nekoliko manjih planeta koji su se oblikovali od prašine i plinova otrgnutih, vjerojatno, iz izvanjskih dijelova Sunca, prije oko 4,8 milijardi godina.

### **Evolucija Zemlje i kemijska evolucija**

*Zemlja* je tijekom duga vremena bila sve kompaktnija užarena kugla koja se na površini polako hladila (dok u središtu Zemlje i danas vladaju vrlo visoke temperature i od nekoliko desetaka tisuća Celzijevih stupnjeva!). Prije oko 3,8 milijardi godina postojala je već dobro skrutnuta *kora*. Kroz



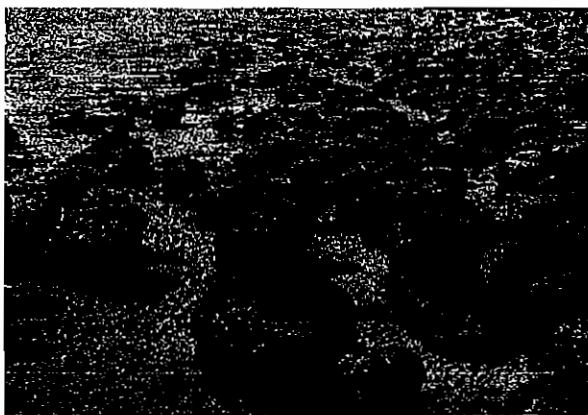
## EVOLUCIJA ŽIVOTA ILI BIOLOŠKA EVOLUCIJA

Pojavom prvih organizama na Zemlji započela je, međutim, *biološka evolucija*. Evolucijom nežive tvari pojavila su se ustrojstva koja su očitovala značajke života. To danas tvrdi znanstvena hipoteza *abiogeneze* (grč. *a* — ne, *bios* — život, *genesis* — postanak) koja pojavu prvih vrlo jednostavnih organizama, tj. postanak prve žive tvari tumači kemijskom evolucijom. Drugim riječima, *biološkoj evoluciji* prethodila je *kemijska evolucija*.

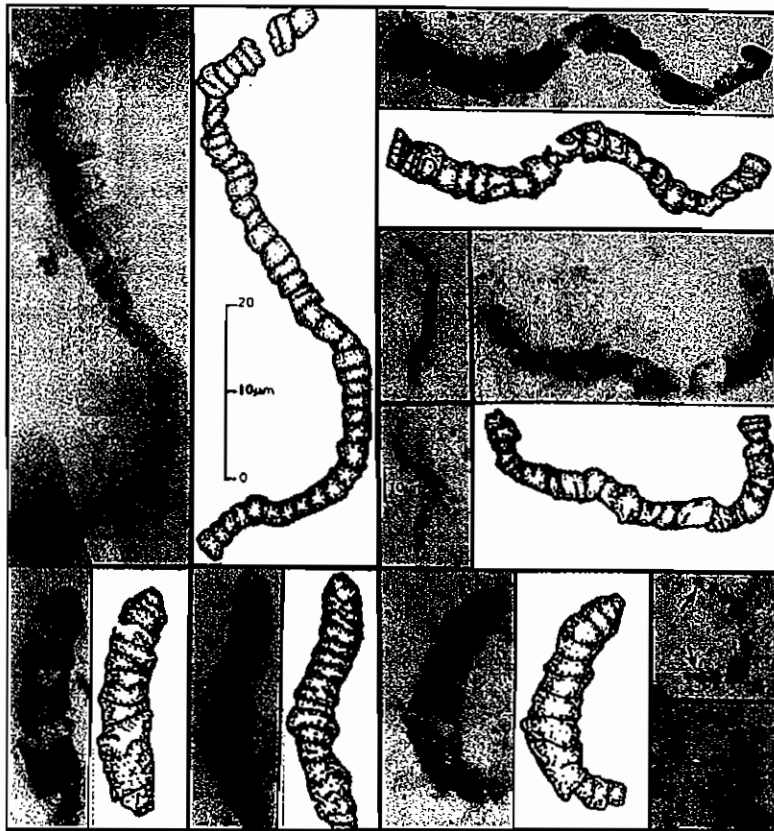
Veliku starost prvih organizama potvrđuje paleontologija.

Tragovi najstarijih dosad poznatih primitivnih organizama pronađeni su u taložnim stijenama iz prekambrija. Ti najstariji, prekambrijski (vidi Tablicu geoloških doba) sferični i nitasti organizmi nalikovali su na današnje modrozelene bakterije. Fosilni tragovi tih sferičnih i nitastih prokariota pronađeni su u zapadnoj Australiji i u južnoj Africi u grumenju poput kamenja, koje je staro oko 3,5 milijardi godina. To su poznati **stromatoliti** (grč. *stroma* znači postelja, ležište, a *lithos* znači stijena, kamen), (sl. 20.1.). Čini se, međutim, da tu već imamo jednostanične organizme koji su imali i sposobnost fotosinteze (modrozelene bakterije), koji su, dakle, proizvodili i kisik. *Iz toga bi slijedilo da se život na Zemlji pojavio mnogo prije, valjda prije oko 3,8 milijardi godina.*

Na temelju toga možemo također zaključiti (jer je Zemlja stara oko 4,8 milijardi godina) da je prije pojave prvih organizama, vjerojatno oko milijardu godina, tekla tzv. *kemijska evolucija* koja je dala velike molekule raznih organskih spojeva.



20.1. Jedan od najstarijih tragova života pronađen je u tzv. *stromatolitima*, tj. u grumenju koje je poput kamenja; smatra se da su te tvorevine nastale djelovanjem primitivnih prokariota, nekih organizama koji su slični *modrozelenim bakterijama*. Takve su nakupine pronađene u Africi i Australiji, a starost im je procijenjena na oko 3,5 milijardi godina.



20.2. Ovako pod mikroskopom izgledaju fosilne bakterije sačuvane u stromatolitima; to su do sada najstarije okamine ili fosili stari oko 3,5 milijardi godina; otkriveni 1965. god. (Južna Afrika)

Dakako, dalek je bio put od kemijskih sastojaka koji izgrađuju živu tvar do ostvarenja vrlo složene organizacije jednoga najjednostavnijeg jednostaničnog organizma kakva je bakterija. Ali, prvo, zasigurno je materija od koje je ovaj svijet izgrađen imala u sebi mogućnosti za takav razvoj, na temelju „sila” koje znanost opisuje kao fizička i kemijska svojstva subatomske i atomske dijelova materije, te raznih njezinih molekula, što se obično kaže: u skladu s „prirodnim zakonima”. Drugo, od svojega početka do pojave prvih organizama planet Zemlja trajao je već dovoljno dugo da se na njemu dogode netom spomenuti prirodni procesi. I, treće, bila je dostupna i potrebna energija koja se morala utrošiti pri ostvarenju svakog od stupnjeva sve složenije ili „više” organizacije.

Dakle, organske velike molekule još nisu bile živa bića (organizmi), nego sastojci koji su se tek na nekom stupnju *organizacije* mogli ponašati kao *protobionti*, kao prvi primitivni organizmi koji su vjerojatno bili nalik na današnje bakterije (arheobakterije), (sl. 20.2.).

*Život je organizacija na razini stanice. Zato za viruse kažemo da su „na granici” živog i neživog svijeta.*

## ■ KAKVI SU BILI PRVI ORGANIZMI (TZV. PROTOBIONTI)

Nakon kemijskih procesa koji su trajali stotinama milijuna godina, otprilike prije 3,8 milijardi godina razvili su se, dakle, prvi jednostanični organizmi. Čini se da za te *protobionte* (prema grč. *protos* — prvi, *biont* — živući) možemo reći da su bili nekakav općenit oblik organizma, ni biljka ni životinja. Njihov *genetički aparat* uključivao je i mehanizam za očitavanje ili prevođenje genetičkih informacija. Pretpostavlja se da su ti prvobitni organizmi imali oko 2 000 gena (u stanici današnjih eukariota ima barem nekoliko desetaka tisuća gena). Čini se da se tijekom vremena postupno razvila eukariotska stanica, a da su unutar takve stanice uklopljena ustrojstva iz okoline koja su postala njezini organeli (primjerice, ribosomi, mitohondriji, plastidi itd.). Isto tako, organizacijom kolonija stanica nastali bi prvi vrlo jednostavni višestanični organizmi (nalik na današnje spužve), došlo bi do specijalizacije pojedinih stanica za razne životne funkcije u obliku tkiva i sl.

### S a ž e t a k

Nema dvojbe da u početku života na Zemlji nije bilo. Život je, dakle, jedanput započeo. Kad kažemo „prva živa tvar“ i za nju kažemo da je morala nastati iz „nežive tvari“ tu pod izrazom „živa tvar“ mislimo na najjednostavniju **staničnu** organizaciju. Neke tvorevine nastale iz kombinacija sve složenijih organskih spojeva počele su se ponašati kao primitivni *organizmi* koji su imali staničnu organizaciju i dobro nam poznata životna svojstva (podražljivost, sposobnost izmjene tvari, razmnožavanja itd.). **Najprije su, dakle, kemijskom evolucijom nastali jednostanični organizmi.** Pojavom prve jednostanične organizacije započela je *biološka evolucija* (tj. evolucija živih bića na Zemlji), koja već traje barem 3,8 milijardi godina.

2037. Djelovanjem vulkana prije gotovo 4 milijarde godina

### Pitanja

1. *Danas živo ne nastaje iz neživoga:*
  - a) zbog redukcijskog djelovanja današnje atmosfere ili hidrosfere,
  - b) nema odgovarajućih vlažnih sredina u kojima bi se dogodili procesi polimerizacije,
  - c) život je na Zemlji sveprisutan i lako potroši svaku organsku tvar koja mu je dostupna.
2. *Stromatoliti su:*
  - a) abiotski, tj. iz neživoga proizvedene nakupine organskih molekula,
  - b) meteoriti koji sadrže aminokiseline i koji su mogli donijeti život na Zemlju,
  - c) skupina drevnih eukariota,
  - d) grumenje slično stijenama koje sadrži slojeve prvih poznatih fosila prokariota (prabakterija).

### Ponovimo

U evoluciji Zemlje došlo je, dakle, do pojave prvih živih bića u nekoliko etapa:

1. *Djelovanjem vulkana stvorena je takva prvobitna atmosfera* u kojoj je bilo metana, ugljikova dioksida, ugljikova monoksida, vodene pare i drugih plinova.
2. *Energijom* ultraljubičastih zraka i munja atomi i molekule raznih plinovitih spojeva spajali su se u složenije molekule, npr. riboze (šećera), aminokiseline, dušičnih baza. Neke kemijske reakcije do kojih je moglo doći u prvobitnoj atmosferi, mogle su proizvesti prve organske spojeve, tj. građevne jedinice bioloških makromolekula.
3. Kiše su ispirale takve spojeve iz praatmosfere u rijeke i mora. Tako bi zemaljske vode, nakon mnogih milijuna i milijuna godina, bile sličile „rijetkoj juhi“ najrazličitijih organskih spojeva.
4. Neke kombinacije takvih sustava prolazile su selekciju u nadmetanju za manje molekule spojeva (primitivni metabolizam), a neke su zadobile sposobnost autoreplikacije, množenja (zbog posjedovanja genetičkog aparata). Ima mišljenja da su to bile najprije molekule RNA, a ne DNA.

## ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

### 1. Laboratorijski pokušaji oponašanja uvjeta koji su vladali pri postanku prvih organizama na Zemlji

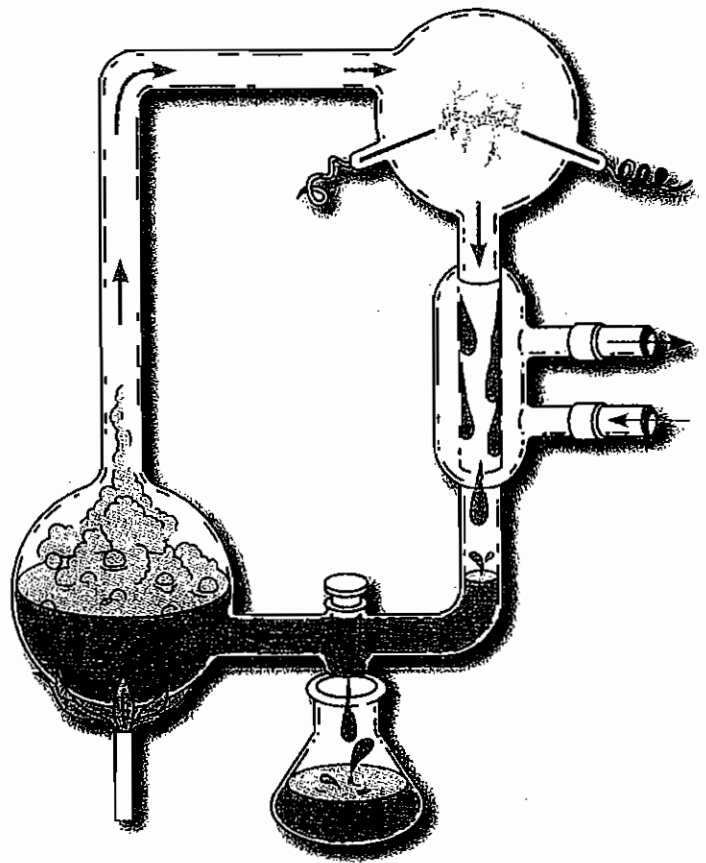
Smatra se da su se, postupnim hlađenjem Zemljine kore, djelovanjem vulkana, oslobodili razni plinovi koji su ušli u sastav prvobitne atmosfere. Ti su procesi trajali barem milijardu godina. Ta prva atmosfera ili praatmosfera bila je (kako se u kemiji kaže) reducirajuća pa u njoj nije bilo slobodnog kisika ( $O_2$ ) a imala je velike količine vodene pare ( $H_2O$ ), ugljikova dioksida ( $CO_2$ ), ugljikova monoksida ( $CO$ ), dušika ( $N_2$ ), molekularnog vodika ( $H_2$ ), te metana ( $CH_4$ ) i amonijaka ( $NH_3$ ).

Znanstvenici 20. stoljeća, da bi dokazali tu modernu hipotezu abiogeneze, učinili su mnogobrojne pokuse u kojima su pokušali oponašati sastav i uvjete koji su vladali u prvobitnoj atmosferi. Osobito je poznat pokus američkih biokemičara Stanleyja L. Millera i Harolda Ureyja godine 1955. (sl. 20.4.). Oni su od amonijaka, metana, vodika, vode (dakle, od tvari kojih je bilo i u praatmosferi), uz povremena električna izbijanja, dobili neke vrlo složene organske spojeve, kao *nukleinske kiseline* i *aminokiseline*, uz oslobađanje kisika.

Prirodoslovna znanost biokemija omogućila je razumjeti kako su se u uvjetima ranih stadija razvoja (evolucije) naše Zemlje mogli pojaviti vrlo složeni kemijski spojevi koji su u međusobnom „nadmetanju” prolazili svojevrsnu selekciju i konačno postigli organizaciju koju biolozi zovu *stanica*. Put do složenih organskih spojeva i prvih početnih i jednostavnijih oblika stanica bio je vrlo dug, uz beskonačno mnogo raznih „pokušaja”, „uspjeha” i „promašaja”. *Miller-Ureyev pokus bio bi laboratorijski dokaz da se na Zemlji, prije početka biološke evolucije, zaista dogodila kemijska evolucija.*

### 2. Usporedba stare teorije samorodstva i modernih teorija kemijske i biološke evolucije

Moderna znanost poput starih znanstvenika govori također o postanku živih organizama iz nežive materije. Bitna je razlika u tome što su stari znanstvenici bitno nekritički, tj. bez ispitivanja uzroka, govorili o nekakvom tajnovitom i neshvatljivom događanju u kojem odjedanput sami od sebe (spontano) nastaju cijeli organizmi, a moderna znanost uzima u obzir neke osnovne činjenice koje smo upoznali proučavanjem prirode i izvodeći pokuse. Tako smo utvrdili da su svojstva dijelova materije, od subatomske čestice do velikih molekula, u međusobnim kombinacijama po fizikalnim i kemijskim prirodnim zakonima mogla proizvesti prva jednostanična živa bića. Budući da je riječ o zbivanjima koja su daleka prošlost koju



20.4. Američki znanstvenici Stanley Miller i Harold Urey pokušali su (1955.) u laboratoriju oponašati uvjete koji su vjerojatno vladali u prvobitnoj atmosferi, prije pojave života na Zemlji. Ta „atmosfera” sadržavala je  $H_2O$ ,  $H_2$ ,  $CH_4$  i  $NH_3$ , a znanstvenici su tijekom sedam dana električnim iskranjem oponašali munje koje su sijevale u takvoj atmosferi. Istodobno sustav je lagano zagrijavan pa je dolazilo do kondenzacije vodenih para („kiše”) i isparavanja iz tako nastalog „praoceana”. Iz dana u dan njegova je boja bila sve mutnija, i kad su izveli analizu kemijskog sastava, utvrdili su da u „moru” ima različitih organskih spojeva, pa i aminokiselina, od kojih su inače građene bjelancevine organizama. Ovaj pokus smatra se potvrdom da je *kemijskom evolucijom* moglo doći do pojave prvih složenih kemijskih spojeva iz kojih su nastali prvi jednostanični organizmi, kad je započela *biološka evolucija*.

je nemoguće eksperimentalno do u pojedinosti ponoviti, o nastanku prvog života imamo više hipoteza. Nekim pokusima (već spomenutih S. Millera i H. Ureyja npr.) potvrđena je takva mogućnost abiotičke sinteze složenijih tzv. organskih molekula u uvjetima prvobitne zemaljske atmosfere. Staro vjerovanje o spontanom rađanju života, u sadašnjim uvjetima koji vladaju na Zemlji, konačno je oboreno Pasteurovim pokusima. Zbog uvjeta stvorenih tijekom evolucije života danas je nemoguća kemijska evolucija. Naime, zbog kisika i postojećih organizama već prvi rezultati takve evolucije odmah bi se „potrošili”. Svaki novi život (organizam) u današnjim prilikama nastaje samo iz nečega što je već živo, dakle, iz nekoga živog organizma (lat.: *omne vivum ex vivo*).

## ■ POSTANAK AUTOTROFNIH ORGANIZAMA I AEROBNOGA STANIČNOG DISANJA, POSTANAK JEDNOSTANIČNIH I VIŠESTANIČNIH EUKARIOTA

Prve su stanice bile, suočene s dva velika problema: (1) kako doći do potrebne energije i (2) kako se razmnožiti.

Potrebna se energija dobije u metabolizmu, tj. razgradnjom složenih organskih spojeva. Prvotni organizmi bile su, vjerojatno, heterotrofne bakterije koje su uzimale gotove organske sastojke iz okoliša, odnosno hranile su se topljivim organskim tvarima u moru, koje su djelovanjem enzima (anaerobno disanje) pretvarale u svoju citoplazmu. Kako su prabakterije izgledale? Bile su vjerojatno nalik na one prokariote otkrivene u stromatolitima (sl. 20.1.). Tijekom vremena, međutim, slobodne organske tvari bilo je sve manje pa je među prvobitnim jednostaničnim organizmima u igri varijabilnosti i selekcije došlo do pojave jednostaničnih organizama koji su imali enzim za dobivanje složenih organskih spojeva iz *anorganskih tvari* oceana. Bio je to početak *autotrofne* prehrane.

Imamo li nekog dokaza za takvu pretpostavku? Danas ima bakterija koje dobivaju hranu na taj način, npr. poznate sumporne bakterije mogu dobiti energiju za sintetiziranje organskih tvari koje trebaju za održavanje života i razvoj, spajanjem sumporovodika i kisika tako da pritom, osim energije, nastane voda i sumpor. To je proces *kemosinteze*. Za takve se organizme kaže da su *kemoautotrofni*.

Ali u netom spomenutom slučaju i sama kemosinteza zbiva se uz spajanje nekih anorganskih spojeva s *kisikom*. No, slobodnog kisika u prvobitnoj atmosferi još nije bilo. Prvi autotrofni organizmi mora da su, dakle, bile neke *anaerobne* kemosintetske prabakterije. A takvih oblika kemosinteze ima i danas. Pri svemu tome, anaerobno stanično disanje nije osobito djelotvoran oblik dobivanja energije! Usto, anaerobni organizmi, kad su se jako namnožili, vrlo brzo nisu imali dovoljno anorganskih tvari ni za svoju kemosintezu. Čini se da se život održao i dalje razvio pronalaskom novog i praktično neiscrpnog izvora energije — Sunčeva svjetla. Neki su jednostanični organizmi, mutacijom svojih gena, dobili sposobnost za sintezu *klorofila*, kao katalizatora za vrlo važan proces *fotosinteze*.

Autotrofni fotosintetski organizmi (tzv. cijanobakterije) bili su veliko dostignuće u evoluciji živoga svijeta. Oni su u procesu stvaranja hrane fotosintezom počeli u atmosferu proizvoditi prvi slobodni kisik. Pretpostavlja se, doduše, da je taj prvi slobodni kisik u morima brzo nestajao u procesima oksidacije elementarnog željeza. Tako bi se iz voda praoceana, otprilike prije dvije milijarde godina, bilo istaložilo sve željezo u obliku željeznih oksida. Tek nakon toga kisik koji su stvorile cijanobakterije mogao se početi gomilati u atmosferi.

Sve netom opisano bilo bi se dogodilo već u prekambriju. I sada, mogle su se razviti i *aerobne* cijanobakterije koje su kudikamo djelotvornije mogle dobivati *energiju* novim oblikom staničnog disanja u kojem se hrana u stanicama spaja s kisikom („izgara“). Time su *pospješile vlastitu evoluciju* (postanak biljnog svijeta), ali i evoluciju heterotrofnih oblika života (životinjski svijet).

Pojavom autotrofnih fotosintetskih organizama bile su na raspolaganju praktično neograničene količine **energije** (Sunce!) i time je ostvaren temeljni preduvjet za ubranu **evoluciju višestaničnih životinja**. Danas, dakle, imamo dosta uvjerljivu znanstvenu hipotezu o tome kako su nastali prvi organizmi i kako su oni uspješno riješili problem svoje prehrane.

Mnogo je teže pitanje dostignuća sposobnosti razmnožavanja! Kako je postignuta sposobnost samoumnožavanja nukleinskih kiselina. Danas je u tom procesu replikacije, kao enzim, nužna RNA. Zato ima mišljenja da se najprije pri postanku prvih stanica stvorio svijet velikih molekula RNA, sa svojim sintezama bjelančevina, a tek potom u tom pogledu mnogo uspješniji svijet DNA kakav imamo uglavnom danas.

U svjetlu svega što ste upravo pročitali razumijete zašto već u gornjem prekambriju, prije oko 1,5 milijardi godina, postoje ne samo jednostanični eukarioti (nasljedna tvar organizirana u posebnoj jezgri) nego i vrlo raznovrsni *višestanični organizmi* i da se pojavilo već nekoliko tipova organizacije (koljena) životinja (bičaši, beskolutičavci, člankonošci). Oni su, počevši od kambrija, prije više od 580 milijuna godina, dalje doživjeli evolucijsku radijaciju i mnoštvo divergencija. U kambriju (tijekom oko 90 milijuna godina) došlo je do takva bujanja „tipova organizacije“ morskih životinja da se u paleontologiji govori o „eksploziji života“. Dalje, bujna evolucija teče tijekom pa-

leozoika (trajao je gotovo 300 milijuna godina), zatim u mezozoiku (trajao je gotovo 200 milijuna godina) i u kenozoiku (koji već traje više od 60 milijuna godina, do naših dana), (sl. 20.5.). Sve

se to dobrim dijelom pripisuje obogaćenju atmosfere kisikom nakon evolucijskog dostignuća fotosinteze.

| EON         | Vrijeme (u milijunima godina od početka epohe) | Glavni evolucijski događaji |                 |               |  |  | Vrijeme (u mjerilu od 24 sata nakon početka života) |
|-------------|--|-----------------------------|-----------------|---------------|--|--|---|
|             |  | Era (geološko doba)         | Epoha (perioda) | Tip evolucije | Prva                                       | Vrh radijacije                                 |   |
| FANEROZOIK  | 1  |                             | Pleistocen      | kulturni      | čovjek                                     | biljke cvjetnjače, kukci                       | 23 h 59   |
|             | 10   |                             | Pliocen         |               |  | koštane ribe                                   |   |
|             | 30   | Kenozoik                    | Miocen          |               |  |  |   |
|             | 40   |                             | Oligocen        |               |  | sisavci  |   |
|             | 60   |                             | Eocen           |               |  |  |   |
|             | 75   |                             | Paleocen        |               |  |  | 23 h 00   |
|             | 135  |                             | Kreda           |               | sisavci                                    |  |   |
|             | 165  | Mezozoik                    | Jura            |               | cvjetnjače                                 | gmazovi  |   |
|             | 205  |                             | Trijas          |               |  |  | 21 h 30   |
|             | 230  |                             | Perm            |               |  | kritosjemenjače                                |   |
| 280         |  | Karbon                      |                 |               | gmazovi                                    | vodozemci                                      | 20 h 30   |
| 325         |  | Devon                       |                 |               | vodozemci, kukci                           | paprati  |   |
| 360         | Paleozoik                                      | Silur                       | organski        |               | kopnene biljke, ribe                       |  | 20 h  |
| 425         |  | Ordovicij                   |                 |               | alge                                       |  |   |
| 500         |  | Kambrij                     |                 |               | sva glavna razvojna stabla beskralješnjaka |  | 18 h  |
| PRETKAMBRIJ | 3000   |                             | Proteozoik      |               |  | prvi fosili (3500)                             | 13 h  |
|             |  |                             | Arheozoik       | kemijski      |  | prvi život (3800)                              | 0 h (o ponoć)                                       |
|             | 5000   |                             |                 | nuklearni     |  | postanak Zemlje (prije oko 5 milijardi godina) |   |

20.5. Tablica vremena i povijest života na Zemlji

# MISAO O PROMJENJIVOSTI ŽIVOGA SVIJETA PRIJE CHARLESA DARWINA (1809. – 1882.)

1. Pokušajte odgovoriti na samo naizgled jednostavno pitanje: *Zašto su ljudi od davnine gledali na svijet i na čovjeka u svijetu kao na nešto što je jednom za svagda tako stvoreno i zapravo se ne mijenja?*
2. Sjećate li se iz I. razreda imena Lamarck?
3. Kako je, po Lamarcku, žirafa stekla dugi vrat?
4. Biste li znali odgovoriti, ako bi vas tko zapitao, što je evolucija?

Odakle je i kakav je svijet u kojem živimo?

## ■ NEKI ODGOVORI DREVNIH KULTURA ANTIKE I SREDNJEG VIJEKA

Prvi odgovor: *Svijet je u osnovi stvoren jedanput i dalje se bitno ne mijenja.*

Na temelju svojeg iskustva i razmišljanja, drevni narodi Indije, Kine, Mezopotamije, Babilona, Egipta, Grčke, Rima, obiju Amerika, Afrike, Oceanije itd. u svojim pričama i mitovima najčešće pretpostavljaju da je neki temeljni uzrok svega (Bog ili bogovi) „u početku” unio red u opći nered (kaos) i da je oblikovao zvijezde, Zemlju i stvorio razna živa bića.

Takve drevne predaje o Bogu stvoritelju svega živoga i neživoga zabilježili su, nekoliko stoljeća prije Krista, i židovski svećenici ljetopisci u knjigama svojeg naroda. Spisi o postanku poslije se, zbog svojeg sadržaja, navode kao prva knjiga Biblije (knjiga Postanka). Riječ je o sažetim prikazima postanka neba, Zemlje, živih bića i čovjeka na pučki način. Biblijski stručnjaci ističu da se tu, uz uporabu raznih metafora, ističe apsolutna Božja različitost od svega stvorenja, te njegova briga za svijet i čovjeka. Jednostavnim riječima i književnim slikama iznose se religijski i vjerski sadržaji. Tu nema i ne treba tražiti prirodno-znanstvenih tvrdnji o tome *kako je sve postalo*, nego tu je za vjernike vjerska pouka da je sve od Boga. Drugim riječima, Biblija je vjerska, a ne (prirodno) znanstvena knjiga.

Mnogi o tome nisu vodili računa u prošlosti. Mnogi, s obzirom na to siju zbrku na raznim stranama svijeta i danas (npr. tzv. znanstveni kreacionizam, osobito u SAD-u, koji smatra da u Bibliji imamo znanstveni prikaz o postanku svijeta i čovjeka).

Drugi odgovor: U svijetu ipak ima promjena, ali one su nagle, tajanstvene i hirovite.

Ako se čitaju stare priče, od grčkih mitova do fantastičnih priča iz srednjega vijeka, vidjet ćemo da su ljudi vjerovali u mogućnost naglog pretvaranja biljaka ili životinja u druga bića. Takva tajanstvena ili magična „pretvorba” (*transmutacija*) jednog bića u drugo dogodila bi se odjednom i naglo. Tu nije, dakle, riječ o kakvom polaganom i postupnom prirodnom procesu, nego o tobožnjim „čudesnim” i čudnovatim događajima u kojima se drvo ili životinja mogu pretvoriti u čovjeka, čovjek u životinju itd.

I u prirodnoj znanosti, u biologiji i paleontologiji, katkad se govori o velikim i naglim promjenama, o velikim mutacijama, makromutacijama i sl. Uostalom i moderna teorija evolucije zapravo je transmutacijska teorija: iz jednih vrsta nastaju druge. Ipak, dvije stvari različite su ovdje od magičnih pretvorbi starih transmutacionista. Prvo, kad se spominje brza ili nagla promjena u prirodi, to obično ne znači da se nešto dogodilo trenutačno ili „u hipu”. Kad se u prirodnoj znanosti govori o „naglim” ili „brzim” promjenama u prošlosti života na Zemlji, može biti riječ o desecima tisuća pa i o milijunima godina. Općenito govoreći, proces evolucije dugotrajan je i postupan, ali evolucija nije tekla i ne teče uvijek i u svim skupinama živoga svijeta jednako brzo. Drugo, sve to su prirodni procesi i nema tu nikakve „magije”, tajanstvenosti. To, dakako, nipošto ne znači da za misaonog čovjeka cijela evolucija nije na svoj način izazovna tajna kojoj nastojimo otkriti neki dublji smisao i značenje za naš život.

## Ponovimo

U obje slike svijeta u prošlosti, svijet prirode bio je bitno postojan i nepromjenjiv. U antičkoj slici svijeta, sve u prirodi vječno je ponavljanje istoga (poput izmjene dana i noći ili godišnjih doba; cikličko ponavljanje). Ljudima europskoga srednjeg vijeka ovaj svijet, doduše, nije odvijeka, ali u prirodi postoji određen broj oblika života koje je Bog jedanput stvorio „po vrstama njihovim” i oni se bitno ne mijenjaju. Kako za stare Grke, tako i za lju-

de srednjega vijeka svaka *promjena na biljkama ili životinjama* u prirodi samo je nešto posve površno i sporedno (kontingentno) što ne dira esenciju ili bit živih bića. Ljudi europskoga srednjeg vijeka događaje u svijetu, doduše, više ne gledaju kao puko kružno ili ciklično ponavljanje. Pod utjecajem kršćanstva zbivanja u svijetu su im linearna, tj. imaju početak i idu k svomu svršetku na kraju vremena (Sudnji dan). Ipak, ni u takvu poimanju u živome svijetu *nema procesa ili zbivanja* u kojima iz jednih oblika (vrsta) nastaju nove vrste. Ako su ljudi srednjega vijeka u prirodi zamislili neku *naglu promjenu* jednog bića u drugo, to je za njih moglo biti samo po čudu ili po nekoj magiji.

### Iz toga proizlazi važan zaključak

Već iz ovih nekoliko misli lako možemo zaključiti da ni u antici ni u srednjem vijeku ljudi nisu mogli niti pomisliti na evoluciju kao na postupnu *promjenu* i posve prirodno nastajanje jednih vrsta živih bića iz drugih, tijekom procesa njihova prirodnog rađanja.

### 2. Odgovor transformizma:

#### Jean Baptiste Lamarck

Od 13. stoljeća u srednjem vijeku, zatim od humanizma i renesanse, u 15. i 16. stoljeću, filozofi i prirodoslovci sve više su se usmjerili na promatranje fizičkoga svijeta tako da je od kraja 16. stoljeća došlo do ubrzanog razvoja prirodnih znanosti. Najprije, razvile su se matematika, astronomija i fizika. Od 18. stoljeća sve je više zanimanja za Zemlju, razvijaju se kemija i geologija, te biološke znanosti anatomija, fiziologija i botanika (ponajprije u vezi s medicinom). Otkriveno je mnogo fosila, uočeno je da se oni nalaze u zemaljskim slojevima. Slijedio je zaključak da su dublji slojevi stariji, a oni koji dolaze iznad njih da su mlađi. U vezi s time, uočene su dvije stvari: idući odozdo prema gore živi svijet se mijenja i postaje sve sličniji današnjemu; zatim, slojeva je mnogo, a znalo se da nastaju polagano, pa je uslijedio zaključak da je Zemlja mnogo starija nego što su neki izračunali na temelju biblijskih genealogija.

Tako se od kraja 18. stoljeća pojavljuju hipoteze o polaganom i dugotrajnom mijenjanju flora i fauna, tj. njihovih vrsta. Takva polagana i povezana promjena zove se *transformacija* (preobrazba), a pokušaji takva tumačenja promjene živih bića *transformizam*.



21.1. Jean Baptiste de Lamarck (1744. – 1829.), tvorca prve cjelovite teorije preobražavanja ili transformacije živoga svijeta

Prvu jasnu spoznaju o nekakvom mijenjanju vrsta, uz pokušaj da pruži uvjerljivo objašnjenje, iznio je Francuz Jean Baptiste de Lamarck (1774. – 1829.), (sl. 21.1.). On je naučavao *da je sav živi svijet na Zemlji, uključujući čovjeka, plod transformacije ili preoblikovanja jedinki*, tj. rezultat njihove prilagodbe okolišu.

Misao o polaganom preobrazbi ili transformaciji vrsta iznio je Lamarck u svojem najpoznatijem djelu *Philosophie Zoologique* (č. filozofija zoologička, Zoologijska filozofija), (1809.). Lamarck je bio uvjeren da se *preoblikovanje vrsta događa postupno, bez skokova, da je riječ o izvanjskim promjenama na jedinkama i da se te promjene nasljeđuju*.

*gradualizam*

### Glavne zásade Lamarckove teorije

Lamarckova polazišta i glavne zásade ili postavke njegove teorije mogli bismo izreći ovako:

1. *Zemlja je jako stara* i, prema tome, proteklo je dosta vremena u kojem se preobrazba organizama mogla dogoditi,
2. *okoliš je promjenljiv i organizmi mu se moraju stalno prilagođavati*,
3. *prilagođavanje organizama* zbivalo se i zbiva se tako da promijenjene prilike stvaraju u živim bićima nove potrebe koje ta bića na svaki način nastoje zadovoljiti i pri tome *jedne organe upotrebljavaju*, a druge ne upotrebljavaju, jedne upotrebljavaju više, druge manje,
4. *organi koji se upotrebljavaju jačaju*, a oni koji se ne upotrebljavaju kržljaju,
5. tako nastale promjene, dakle pojedinačno, za života *stečena obilježja* jedinke prenose na potomstvo, tj. *za života stečene značajke se nasljeđuju*.

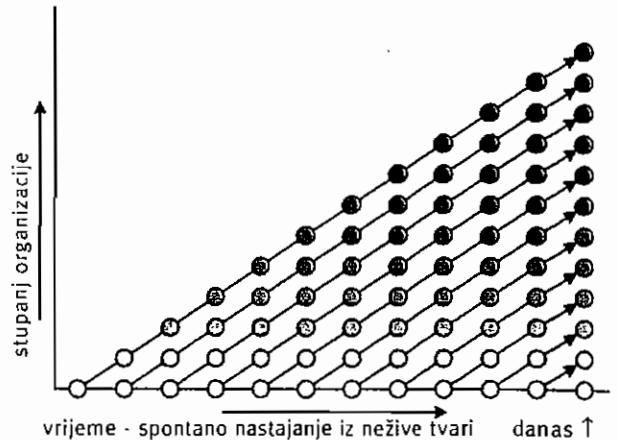
## Neki Lamarckovi

### primjeri prilagodbi na okoliš

Lamarck nije bio kadar navesti neke prirodne uzroke koji izazivaju transformaciju vrsta. Govorio je o promjenljivom okolišu, o potrebama koje jedinke moraju zadovoljiti, o unutarnjoj težnji k „usavršavanju” kao pokretaču evolucije. U prilog tim tvrdnjama iznio je tek niz primjera gdje promjenljivi okoliš zahtijeva promjene tjelesnog ustroja ili prilagođavanje. Tako ptice koje gacaju po vodi, čaplje npr., moraju naći hranu pod vodom, pri dnu, pa generacijama izdužuju vratove: u svakom naraštaju vrat se nešto više izdužio, a to je prenošenjem na potomstvo konačno dalo vrlo dugačke vratove. Slično je bilo s kožnim opnama, na primjer među nožnim prstima žaba, ptica plivačica i sl. Klasičan je Lamarckov primjer prilagođavanja žirafa sa svojim dugačkim vratom (sl. 21.2.).



21.2. Nužda da se prehrani brsteći lišće koje je na rijetkom drveću u savani bilo visoko natjerala je, po Lamarcku, žirafa da istežu svoje vratove, a za života stečena sve veća dužina prenosila se na potomstvo, pa danas žirafe imaju izrazito dugi vrat.



21.3. Lamarckova teorija napretka živih bića. Tijekom vremena od početka života do danas organizmi (vrste) nastaju spontano iz nežive tvari (samorodstvo) i dalje se usavršavaju; najranije tako nastale vrste ujedno stoje na najvišem stupnju savršenstva u nekom trenutku vremena, npr. danas (stupac na slici posve desno!). Što biste prigovorili ovakvoj hipotezi ako znate da su bakterije najstariji organizmi (što Lamarck, dakako, nije mogao znati)?

### Lamarckov pojam usavršavanja ili uspinjanja živoga svijeta

Prema Lamarckovu shvaćanju, vrste su tipovi ili osnovni oblici života koji su dio prirodnoga sklada i „punine” same prirode, a nastaju neprestano tijekom vremena tzv. samorodstvom. Nove vrste, dakle, nastaju uvijek iznova, otpočetak, kad god promjena u okolišu to zahtijeva. On je, naime, dobro znao da je u prošlosti bilo, pa onda da ima i sada slučajeva kad neke vrste nestanu (izumru, zgasnu) i tada bi „spontano” nastale vrste koje novonastalu prazninu popune. Jednom nastale vrste, međutim, ne daju nove vrste, nego se prilagodbom uvjetima okoliša samo transformiraju i sve zajedno „usavršavaju”. Tako, **sva se živa priroda penje i uspinje kao cjelina**, poput golemih **pokretnih stuba**, na kojima su sve vrste bića u nekom trenutku vremena pojedine stepenice, a sve se uspinje „prema savršenstvu”. To jest nekakav *razvoj*, ali nije proces postupnog postanka jednih vrsta iz drugih, *nije evolucija* u modernom smislu te riječi (sl. 21.3.).

Poboljšavanje ili transformacija *jedinki*, dok vrste *'bitno' ostaju iste*

### S a ž e t a k

Na drevno pitanje o postanku svijeta i čovjeka ljudi su odgovarali u svojim pričama i mitovima da je svijet jednom za svagda stvoren ovakav kako ga danas gledamo. Još potkraj 18. st. i na europskom Zapadu računalo se da Zemlja nije starija od 5 do



6 tisuća godina. Tada je nakon razvitka geologije i paleontologije bilo sve jasnije da su Sunčev sustav i Zemlja u njem vrlo stari i da se mora govoriti čak o stotinama tisuća godina. Istodobno, na temelju iskopavanja, spoznato je kako su se biljke i životinje prošlosti često vrlo razlikovale od današnjih. Od kraja 18. stoljeća pojavili su se prvi prirodoslovci koji su govorili o tome da su i Zemlja i živi svijet u neprestanoj preobrazbi (transformaciji). Sukladno tadašnjim filozofijama, priroda se promatrala kao postizanje punine i sklada (harmonije) i kao nazaustavljivo ostvarivanje napretka (progres). U tom duhu, a poznajući dobro zoologiju, botaniku i paleontologiju, francuski biolog J. B. Lamarck postavio je jednu cjelovitu teoriju transformacije živih bića (1809). Uočio je dvije činjenice: okoliš je u neprestanoj promjeni, a pripadnici vrsta međusobno se razlikuju pa neki bolje zadovolje svoje potrebe u promijenjenom okolišu od drugih. Jedni se, dakle, bolje prilagode pa ostaju na životu, a drugi nestaju. Nadalje, oni koji uspiju opstati, neko svojstvo, koje im je bilo prednost, uporabom su pojačali (načelo uporabe ili neuporabe organa), dok su neupotrebljavani organi zakržljali i nestali. Konačno, pojedinačno tako stečena ili ojačana svojstva prenose na potomstvo (glasoviti Lamarckov primjer žirafe).

*Lamarck svoje suvremenike nije uspio uvjeriti jer za svoje tvrdnje nije pružio dokaze, nego samo opise nekih pojava. Slično tomu, i katastrofizam G. Cuviera nije mogao pružiti zadovoljavajuće objašnjenje zašto je živi svijet današnjice drukčiji od onoga u prošlosti. Uskoro će Charles Darwin postaviti svoju teoriju evolucije, temeljito je obrazložiti i potkrijepiti mnoštvom dokaza. Lamarckizam će konačno pasti do kraja 19. st., kad se eksperimentalno dokaže da nema nasljeđivanja individualno, za vrijeme života stečenih svojstava. Nakon Darwinove teorije postat će suvišan i katastrofizam.*

### Pitanja

1. Zašto je Lamarck važan u povijesti biologije:
  - a) jer je prvi upozorio na promjenjivost živoga svijeta,
  - b) jer je prvi razradio jednu cjelovitu teoriju promjene (transformacije) živih bića,
  - d) jer je ukazao na važnost nasljeđivanja za života stečenih (fenotipskih) značajki,
  - e) jer je otkrio postojanje fosila.

### ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

#### Teorija uzastopnih katastrofa

*Još jedan neuspjeli pokušaj tumačenja promjena u živome svijetu*

Lamarckov najpoznatiji protivnik slavni francuski prirodoslovac George Cuvier (č. Žorž Kùvijé), (1796. — 1832.) znao je dobro kao i on da se živi svijet mijenjao. On je to pokušao objasniti teorijom katastrofa ili kataklizama. Cuvier se vrlo vješto kretao geološkim epohama, te je smatrao da drukčije biljne i životinjske svjetove nalazimo u prošlosti stoga što je nekoć, u više navrata, došlo do velikih propasti cjelokupnih flora i fauna, dakle, dogodile su se prave katastrofe. Tako su mnogo puta nastupile nagle i velike promjene u rasporedu kopna i mora, tektonski pokreti, izdizanje planina i morskoga dna, provala vulkana, velike poplave i sl. (franc. *les revolutions, les catastrophes*). Posve je stoga shvatljivo što su tako više puta uništeni cjelokupni dijelovi živoga svijeta. To je Cuvierov (č. kivišov) *katastrofizam*.

Nakon takvih naglih i razornih događaja, kaže teorija, živi bi se svijet na mjestu nesreće ponovno pojavio, ali se više ili manje razlikovao od prethodnoga koji je uništen. Zašto? Po Cuvieru, zato što je, po načelu sklada i punine, trebalo dopuniti praznine u prirodi, ali sada sukladno promijenjenom okolišu.

Prema tome, krivo se čini autoru teorije prirodnih katastrofa ili kataklizama kad se kaže da bi po njemu Bog iznova stvarao ondje gdje je došlo do uništenja. Cuvier je govorio o ponovnom naseljavanju s područja koja nisu bila pogođena kataklizmama! Pri-useljavanju, u novim uvjetima, dotični živi svijet bio bi odgovarajuće izmijenjen prilagodbom ponešto drukčijim uvjetima u koje se uselio. Cuvier, dakle, nije govorio o neprestanim Božjim intervencijama u svijetu. O uzastopnim novim stvaranjima pisali su njegovi pristaše, npr. paleontolog Alcide D'Orbigny i poznati zoolog Louis Agassiz.

Cuviera se inače smatra utemeljiteljem paleontologije. Nije bio transformist, tj. nije poput Lamarcka smatrao da se vrste neprestano transformiraju, nego samo u nekim vrlo kratkim razdobljima, nakon kataklizama kad se odnekud usele na mjesto katastrofe. Važno je što je i on svratio pozornost na činjenicu da se organizmi mogu prilagoditi promjenama okoliša. Misao adaptacije je važna, kako smo vidjeli, i u malo starijeg njegova suvremenika Lamarcka.

Od poznatijih hrvatskih prirodoslovaca druge polovice 19. stoljeća katastrofizam su zastupali, primjerice, Ljudevit Vukotinović i Josip Torbar, ali su obojica, nakon ozbiljna proučavanja pitanja promjenljivosti živoga svijeta, prihvatila darvinizam.

# CHARLES DARWIN I NJEGOVA VARIJACIJSKA TEORIJA EVOLUCIJE

(*Descent with Modification*, tj. podrijetlo uz preinačivanje populacija)

1. Čuli ste, dakako, za Charlesa Darwina. Što najprije pomislite kad čujete njegovo ime?
2. Na hrvatski je preveden njegov zanimljiv putopis „Putovanje jednoga prirodoslovca oko svijeta”; postoji prijevod njegovoga glavnog djela „Postanak vrsta”. Jeste li štogod čitali od toga velikog prirodoslovca? Pokušajte pronaći u nekoj knjižnici neku od tih knjiga i sastaviti referat za čitanje u razredu, a možda vaš članak o nečemu što vas se pri čitanju Darwina možda jače dojmilo objavi časopis „Priroda”?
3. Što mislite, zbog čega mnogi ni danas ne žele prihvatiti Darwinovu teoriju o „životinjskom podrijetlu” čovjeka?



22.1. Portret mladog Darwina u dobi od oko 29 godina, na vrhuncu njegova stvaralačkog i istraživačkog rada

## ■ O DARWINOVU ŽIVOTU I NJEGOVU PUTU OKO SVIJETA

Charles Darwin (sl. 22.1.) jedan je od najvećih znanstvenika svih vremena. Utemeljitelj je moderne teorije evolucije koja vrijedi i danas.

Rođen 1809. u Shrewsburyju u Engleskoj, a umro u Down Houseu 1882. Otac, liječnik, poslao je Charlesa najprije na studij medicine u Edinburgh. Kad se ubrzo vidjelo da ne želi biti liječnik, šalje ga na studij teologije u Cambridge. Tu se vrlo strastveno bavio i učenjem prirodopisa družeći se s

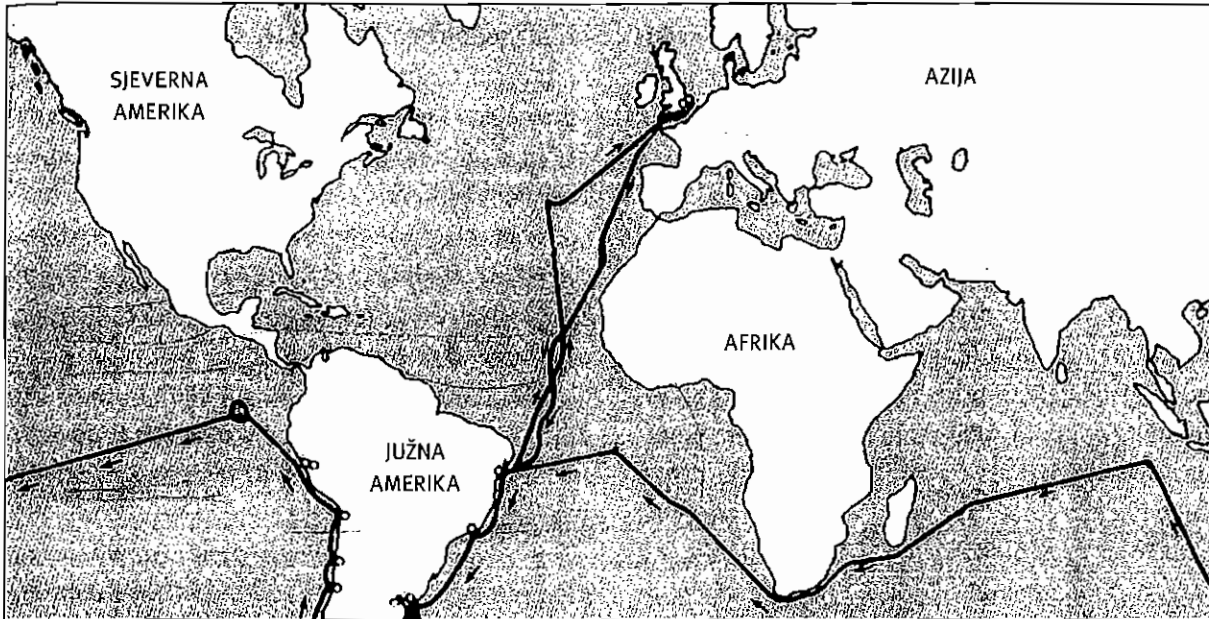


22.2. Na putu oko svijeta *Beagle* se zadržao i na Galapagoskim otocima, udaljenima oko 900 km od južnoameričke obale, gdje je Darwin zatekao mnogo vrlo neobičnih životinja i biljaka kakvih nema na tome najbližem kopnu, što je u njemu uzdrmlalo vjeru u postojanost vrsta

uglednim sveučilišnim profesorima zoologije, botanike i geologije. Kad je 1831. uspješno završio teološki studij, jedan od njegovih profesora i prijatelja, botaničar John Henslow, preporučio ga je britanskom admiralitetu da ga uzme kao prirodoslovca na brod koji je kretao na put u prekomorske zemlje, da obavi neka istraživanja i mjerenja. Iz Downporta isplovili su potkraj prosinca 1831. Za petogodišnjeg putovanja brod je pristao i uz istočnu obalu Južne Amerike, prošao Magellanovim prolazom, sidrio se uz zapadnu obalu i otoke. Pritom je Darwin imao prilike istražiti unutrašnjost Južne Amerike i živi svijet nekih otoka od kojih su najpoznatiji Galapagoski otoci (sl. 22.2.).

Korveta *Beagle* („njuškalo”) kojom je Darwin krenuo na putovanje koje će promijeniti sav njegov život i biti presudno za postavljanje njegove nove teorije evolucije.

Taj „put oko svijeta” (sl. 22.3.) postao je glasovit i jedno je od najpoznatijih putovanja u povijesti znanosti. Na tome putu Darwinu su se rodile prve sumnje u nepromjenjivost vrsta. Vrativši se u Englesku (1836.), posvetio se znanstvenom proučavanju svojih zbirki i objavljivanju stručnih, najprije geoloških izvješća o putovanju. Oženio se, kupio kuću blizu Londona, (Dow House) i tu živio



22.3. Karta puta Charlesa Darwina brodom *Beagle* oko svijeta (1831. — 1836.)

do kraja života (umro 19. travnja 1882. u dobi od 73 godine).

Svoju teoriju evolucije, na kojoj je radio više od 20 godina, konačno je iznio u glasovitoj knjizi *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (London, 1859.); Postanak vrsta putem prirodnog odabira.

## ■ KAKO JE CHARLES DARWIN DOŠAO DO SVOJE TEORIJE EVOLUCIJE

### Važnost poznavanja geologije

U svijet prirodne znanosti Darwin je ušao uz pomoć geologije, uz pomoć znanosti o postanku i razvoju Zemlje, koja se, potkraj 18. i prvih desetljeća 19. stoljeća, ubrzano razvila. Već 1785. osnivač moderne geologije James Hutton iznio je svoju postavku (nazvanu uniformitarizmom, aktualizmom, uniformizmom) kojom je ustvrdio da danas u prirodi djeluju iste sile koje su djelovale i u prošlosti. Zato, ako proučimo kako danas djeluje, primjerice, erozija tla, kako djeluju vulkani, potresi, oborine i sl., možemo objasniti mnoge stvari iz prošlosti Zemlje. Drugi veliki geolog, Sir Charles Lyell (č. Lajl), jako je utjecao na svoje suvremenike, osobito djelom *Principles of Geology* (Načela geologije, od 1831. dalje). Lyell je prihvatio spomenutu Huttonovu misao i, na temelju brzine taloženja i sl., nepobitno dokazao da je Zemlja kudikamo starija od nekoliko tisuća godina a,

k tomu, da se promjene, u pravilu, događaju polagano i postupno (gradualizam). Te dvije spoznaje, naime spoznaja o velikoj starosti Zemlje i o postupnosti procesa na njoj, prihvatit će i Charles Darwin u izgradnji svoje evolucijske teorije.

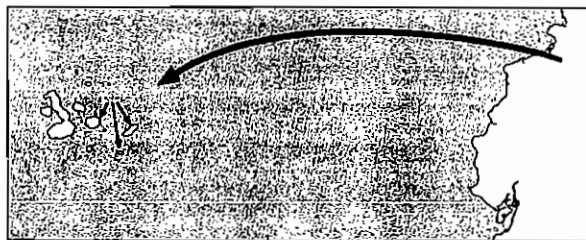
### Važnost poznavanja biogeografije ili rasprostranjenosti živoga svijeta

Za vrijeme svojeg putovanja oko svijeta vidio je koliko su biljke i životinje različite, čak u odvojenim područjima istih zemljopisnih širina, u podjednakim klimatskim uvjetima. Da je Bog odjedanput sve u početku stvorio, kako se do tada općenito smatralo, zašto bi tako postupio?! Zato je Darwin zaključio da se vrste sigurno mijenjaju i da su se tijekom vremena, zauzimajući nove prostore, razvijale jedne iz drugih. Drugim riječima, već za vrijeme svojeg puta oko svijeta došao je do čvrstog uvjerenja da živi svijet nije nastao posebnim stvaranjem pojedinih vrsta i odjedanput, nego da se postupno razvijao. U prirodnom procesu razvoja iz jednih vrsta organizama nastale su druge vrste.

Za takvo Darwinovo uvjerenje od presudne je važnosti bilo proučavanje znatnih Galapagoskih otoka, koji leže u Tihnom okeanu tisuću kilometara udaljeni od najbližega južnoameričkog kopna. Ti su otoci vhovi i gasilni vulkani i nikada nisu bili dijelom južnoameričkoga ili bilo kojega drugog kopna. Darwin je morao pretpostaviti da je život ovamo dospio, morem ili zrakom, s južnoameričkog kopna.

Sjetimo se nekih začuđujućih pojava na Galapagoskim otocima. Tako na raznim otocima istog otočja žive različite vrste divovskih kornjača. Čak su mornari s Beaglea nakon nekoga vremena znali reći s kojeg je otoka koja od njih doplivala! Zašto bi Bog bio stvorio na pojedinim otocima, koji svi leže u tropskom pojasu, drukčije vrste kornjača?! Isto tako, u fauni ptica Darwin je prikupio više oblika raznopojava (engl. *mockingbirds*) za koje mu je stručnjak za ptice John Gould, kad se vratio u Englesku, utvrdio da je riječ o pravim vrstama. Utvrđeno je da na svakome od triju otoka živi posebna vrsta raznopojava. Te tri vrste ptica svakako bi morale potjecati iz Južne Amerike. Ali tih vrsta tamo nema! Tamo živi samo jedna vrsta raznopojava (sl. 22.4.). Darwin je zaključio da su galapagoske vrste raznopojava nastale upravo od te južnoameričke vrste. Dakle, iz jedne vrste nastale su barem tri nove vrste. Slično je zaključio s obzirom na razne vrste nekih drugih tamošnjih ptica, npr. zeba, poslije prozvanih Darwinovim zebama (rod *Geospiza*). Iz svih tih biogeografskih činjenica uslijedio je opći zaključak da u prirodi prilagodbom na različite načine života, na različitu hranu i slično, u uvjetima odijeljenosti ili izolacije, nastanu nove vrste.

*Galapagoski otoci, Galapagoski otoci*  
**Ideja o zajedništvu podrijetla**  
 Sada je Darwinu sinulo da su srodstveno povezana sva živa bića. Ako su naseljavanjem jedne vrste raznopojava s južnoameričkog kopna grananjem iz te vrste radijacijom nastale tri vrste na trima galapagoskim otocima, onda se može zaključiti da su, poput tih galapagoskih raznopojava, i njihovi predci sa svim ostalim raznopojcima na svijetu nekoć potekli od zajedničkog predačkog oblika, od pretka svih raznopojava. Nadalje, taj davni predak svih raznopojava i, na primjer, ptice slič-



22.4. Darwin je utvrdio da na trima velikim Galapagoskim otocima žive tri vrste raznopojava (ptica sličnih drozdovima) kakvih nema na najbližem južnoameričkom kontinentu. Iz toga je ispravno zaključio da je neki raznopojava-predak na Galapagoske otoke otamo doletio i da su od jedne nastale tri nove vrste.

ne raznopojcima kao što su drozdovi, vjerojatno su nastali od nekoga zajedničkog pretka; dalje, taj predak i predci svih ostalih ptičjih skupina nastali su od nekog kraljeznjaka od kojega su se razvile sve ptice!

Slijedeći takav lanac zaključaka, Darwin je došao do općeg zaključka da su sve današnje skupine biljaka i životinja potekle od nekoga prvog, možda čak samo jednog oblika života. Darwin je shvatio da su sva živa bića na Zemlji (kao i ona koja su izumrla) u dubokoj srodstvenoj povezanosti. Drugi riječima, da ih veže descendencija ili zajedništvo podrijetla.

Završavajući svoje glavno djelo, Darwin je napisao: *Ima veličanstvenosti u ovakvu poimanju života, s raznim njegovim moćima, koje su početno udahnute u nekoliko oblika, ili samo u jedan oblik; i što su se, dok ovaj planet u skladu sa stalnim zakonima kruži svojom putanjom, od tako jednostavna početka razvili ti bezbrojni najljepši i najdivniji oblici, a i dalje se razvijaju.* (Darwin, *Postanak vrsta*, hrv. prijev., str. 372) To je teorija zajedničkog podrijetla (engl. *common descent*).

## ■ KAKO SE I ZAŠTO ŽIVI SVIJET RAZVIJA

Ali kako iz jedne vrste nastane druga vrsta, ili možda više vrsta? Zašto nastanu faunističke razlike među pojedinim otocima, iako svi leže u istome tropskom pojasu? Zašto tolike razlike u sastavu biljnoga i životinjskoga svijeta tog otočja u odnosu prema kopnu? Uzrok tomu nije mogla biti klima.

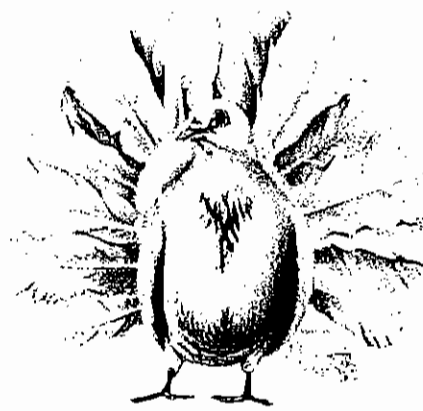
## ■ PRESUDNA VAŽNOST — VARIJABILNOSTI (TJ. PROMJENLJIVOSTI POTOMSTVA)

Darwin nije htio, poput Lamarcka, pribjeći nekoj nutarnjoj „težnji” prema zadovoljenju potreba ili prema savršenstvu. Lamarck je transformaciju vrsta postavio kao pravocrtno prilagođavanje, pri čemu je svaka vrsta započela samorodstvom kao nekakav naljevnjak (pripadnik skupine infuzorija), a onda se tijekom vremena „usavrši” u svoju vrstu koja dalje postaje sve savršenija, npr. čaplja, žirafa itd.

Za razliku od Lamarcka u kojeg se transformacija događa na jedinkama vrsta i ide poput iznutra usmjerenih pravaca a da pritom vrste nemaju međusobne povezanosti, Darwin se, suočen s pi-

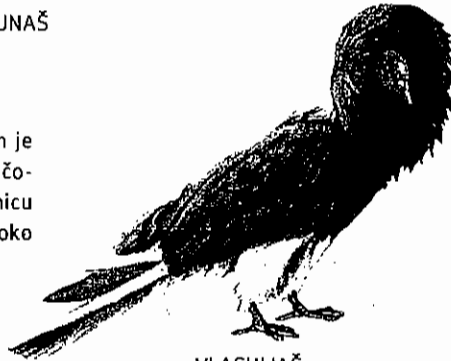


GUŠAN

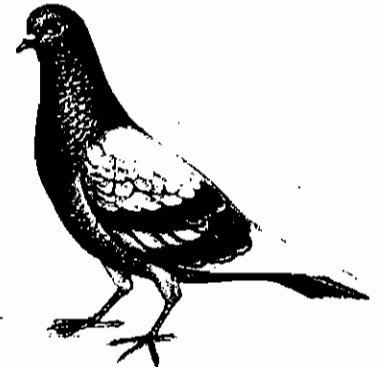


PAUNAŠ

Čavapina  
Slaven  
Martić



VLASULJAŠ



DIVLJI GOLUB

22.5. Snagu umjetnog (čovjekova) odabira Darwin je spoznao videći i pasmine raznih golubova koje je čovjek uzgojio od divljeg goluba, iskoristivši činjenicu prirodne varijabilnosti potomstva; dugo se mučio oko pitanja tko u prirodi „odabire“.

tanjem evolucije, okrenuo činjenici razmnožavanja i velikom broju jedinki koji tako nastaje. Njegovu su pozornost privukli uspjesi uzgajivača raznih žitarica, voćaka, domaćih životinja i životinja za zabavu. Očito je da su ljudi od davnina opazili kako se potomstvo istih roditelja u mnogočemu razlikuje pa da se može, primjerice, neke životinje ne samo pripitomiti nego odabirom dobiti i nove vrste, pasmine, sojeve i sorte. To je čovjek postigao odabirući u potomstvu primjerke koji imaju poželjne osobine i omogućujući njihovo daljnje razmnožavanje.

Darwin je, dakle, vidio da je u odabiranju koje provodi čovjek presudno mjesto ima upravo nasljedna varijacija. Zato je svoju pozornost usmjerio na procese, kako je napisao, „običnoga prirodnog rađanja“ u kojemu „priroda pruža uzastopne varijacije“. Htio je dokučiti zakone nasljeđivanja pojedinih osobina. Učinio je mnoge pokuse (i sam je uzgajao golubove), provodeći križanja i prateći pojedine značajke u potomstvu. Dokazao je da svi današnji golubovi (sl. 22.5.) sigurno vuku podrijetlo od divljeg goluba pećinara (Columba livia). Osim vlastitog iskustva s uzgojem pasmina golubova i iskustava drugih uzgajivača, Darwin je proveo i dugotrajna istraživanja na rakovima vitičarima

(skupina lupara). I tu se uvjerio u činjenicu varijabilnosti i da svaka jedinka ima neka jedinstvena obilježja. Svaka jedinka je unikat. (Zašto je tako? Vidjeti u *Genetici*). Za te varijacije bio je uvjeren da im nema granice. Danas znamo da je tako.

No Darwin se našao pred drugim teškim pitanjem. Naime, pri umjetnom odabiranju, za nastanak novih sorti, te sojeva i pasmina životinja, osim varijabilnosti potomstva, drugi presudni čimbenik jest čovjekovo odabiranje. Pri umjetnom gajenju postoji, dakle, odabiratelj ili selektor. Nešto slično, razmišljao je Darwin, zasićurno se događa i u prirodi. Nije mu, međutim, bilo jasno tko u prirodi obavlja taj odabir? Morao je naći znanstveni odgovor. Drugim riječima, Boga u to nije smio miješati.

#### Otkriće mehanizma prirodnog odabira

Kao što je poznato, odgovor mu je sinuo kad je 1838. čitao djelo Thomasa Malthusa (kraj 18. st.) *On Population* (O pučanstvu). Malthus se bavio pitanjem kako dolazi do regulacije broja stanovništva s obzirom na raspoložive životne namirnice. Njegova je teza da neka zajednica u nekom razdoblju količinu hrane može povećavati, u najboljem slučaju, aritmetičkom progresijom (tj. nizom vrijed-

nosti u kojem je svaki član za istu veličinu veći od prethodnoga, npr. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 itd.). Ljudska pučanstva, primijetio je, teže množenju eksponencijalnim rastom ili geometrijskom progresijom (u nizu veličina gdje je omjer između dvaju susjednih članova stalan, npr. „puta dva“: 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512 itd.). Analiziramo li tu pojavu vidimo da bi se u nekom vremenu količina hrane teoretski povećala pet puta, dok bi se u isto vrijeme pučanstvo povećalo 32 puta. Očito, zbog takvoga zbivanja u ljudskim društvima dolazi do napetosti, osvajačkih pohoda, ratova, bolesti itd. pa se broj stanovnika neke zemlje automatski, kako je Malthus izračunao, svakih otprilike 25 godina, sam od sebe, ratovima, bolestima i slično regulira, odnosno smanjuje.)

Dok je to čitao, Darwinu je sinula misao da se u prirodi, samo od sebe, događa upravo to, što i u ljudskome društvu i to je nazvao prirodnim odabirom.

Otkriće načela prirodnog odabira bilo je ključ za razumijevanje glavne snage evolucije. Darwin je bio duboko svjestan važnosti svojeg otkrića. Potkraj života, u svojoj Autobiografiji je zapisao: U listopadu 1838, to jest petnaest mjeseci nakon što sam započeo svoje sustavno istraživanje, slučajno sam čitao Malthusovo djelo „Pučanstvo.“ Dugotrajnim pramatranjem životinja i bilja upoznao sam borbu za opstanak, koja se posvuda vodi, pa sam pomislio da se u takvim okolnostima podobne osobine očuvaju, dok nepodobne lako propadaju. Posljedica toga bio bi postanak novih vrsta. Tako sam dobio svoju teoriju, ali sam htio pod svaku cijenu izbjeći da se ne prenaglim. Odlučio sam da još neko vrijeme o tome ne pišem.

O svojem otkriću Darwin je govorio nekim svojim učenicim prijateljima, a 1842. napisao je i prvi prikaz koji im je dao na čitanje, ali nije taj članak objavio, jer je htio nastaviti s prikupljanjem dokaza, radeći u svome laboratoriju. Godinama je proučavao anatomiju, fiziologiju i paleontologiju jedne vrlo zanimljive i dotad slabo poznate skupine rakova vitčara (*Cirripedia*). Objavio je o tome dvije važne knjige i napravio solidnu klasifikaciju tih beskralježnjaka na temelju njihove građe i njihove evolucije. Od goleme je važnosti što se Darwin na tisućama temeljito proučenih jedinki dokraja uvjerio kako je svaka jedinka jedinstveni primjerak tako da ni dva primjerka nisu posve jednaka. On je shvatio da u prirodi ne postoji neka apstraktna esencija ili bit

neke vrste, nego da postoje varijeteti prirodnih skupina koji su povezani zajedničkim podrijetlom (to su populacije).

*lovde*  
**Alfred Russell Wallace** — suotkrivač prirodnog odabira

Život piše drame: objavljivanje glavnog Darwinova djela *Postanak vrsta*

Tada se, međutim, dogodilo nešto što u povijesti znanosti i nije velika rijetkost: do iste misli o mehanizmu prirodnog odabira došao je, neovisno o njemu, jedan drugi prirodoslovac. U ljeto 1856. prirodoslovac Alfred Russell Wallace (č. uvolis), koji je u tom času živio na Malajskom otočju, poslao je na ocjenu svoj članak u kojemu je iznio misao: potomstvo teži neograničenom variranju, a okoliš koji odabire podobne varijacije odlučujući je činitelj u nastanku novih vrsta. Kako je, međutim, bilo neporecivo da je Darwin već dvadeset godina prije otkrio načelo prirodnog odabira, on se smatra otkrivačem, a Wallace suotkrivačem toga evolucijskog mehanizma. Potaknut Wallaceovim pismom, a na nagovor prijatelja, Darwin je u nepune dvije godine dovršio kraće djelo nego što je prvotno planirao i u njemu iznio svoju teoriju evolucije potkrijepivši je mnoštvom dokaza. Kako smo već spomenuli, knjiga se zove *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (Postanak vrsta putem prirodnog odabira), a izašla je u Londonu 1859.

### Vажnost izolacijskih mehanizama

Izolacija je neki oblik odvojenosti među skupinama biljaka ili životinja, tj. među vrstama, tako da se one međusobno ne dodiruju (geografska ili prostorna izolacija) ili se zbog raznih uzroka međusobno ne miješaju (npr. zbog razlika u ponašanju, navikama prigodom hranjenja i sl.). Važnost je izolacije među skupinama organizama velika jer bez nje ne bi bilo novih vrsta. Darwin je toga bio duboko svjestan jer je znao koliko je važno spriječiti miješanja poželjnih varijeteta s onima nepoželjnim pri umjetnom uzgoju.

U prilog Darwinovoj teoriji o zajedničkom podrijetlu svih vrsta, u kojem su glavni čimbenici varijabilnost potomstva i mehanizam prirodnog odabira, danas se nabrajaju mnogi dokazi. Osim iz paleontologije, oni su iz morfologije, embriologije, biogeografije i molekularne biologije, o čemu ćemo učiti u posebnome poglavlju.

## Darvinizam kratko

Darwin je eliminatorno djelovanje okoliša (tzv. prirodni odabir) povezao s činjenicom promjenljivosti potomstva, odnosno s nasljednim varijacijama. Da nema nasljedne varijabilnosti potomstva, ne bi bilo evolucije. Zato je darvinizam varijacijska teorija evolucije. Time što je presudnu važnost pridao varijabilnosti potomstva, Darwin je prvi u povijesti znanosti uočio prednosti razmnožavanja kao ishodišta nasljedne varijacije (danas kažemo mutacije).

Budući da ta teorija prirodnu selekciju smatra najvažnijim faktorom koji određuje koje će varijante u populacijama preživjeti, darvinizam se često zove i *teorija selekcije*.

Vrlo shematski, možemo reći da Darwinova teorija evolucije ima četiri temeljne tvrdnje ili konstatacije i jedan zaključak:

1. Među jedinkama neke vrste postoje morfološke, fiziološke i ponašajnske razlike.
2. Obično se pri spolnom razmnožavanju pojavljuje veći broj potomaka nego što ih u danim okolnostima okoliša može dobiti hranu, svjetlo, životni prostor itd.
3. Među potomstvom nastaje utakmica ili nadmetanje u „borbi za opstanak“.
4. Ostaju oni koji su najpodobniji zahtjevima okoliša (engl. *the fittest*), dok ostali nestaju; oni koji ostaju mogu imati potomstvo i prenijeti na njega svoju bolju prilagodbu. Automatsko eliminacijsko djelovanje okoliša zove se *prirodni odabir* (engl. *natural selection*).
5. Zaključak: gomilanjem sitnih nasljednih varijacija na dulji rok nastane velika promjena, pa se pojavi i nova vrsta kad pripadnici srodnih populacija više ne daju plodno potomstvo. Po Darwinovu uvjerenju, prirodne podvrste (rase) zapravo su „vrste u nastajanju“ ili začetne vrste (engl. *incipient species*).

To bi bio darvinizam ili Darwinova teorija evolucije. Katkad se govori i u množini, tj. o Darwinovim teorijama evolucije. Što se pod tim misli? Najkraće rečeno, time se misli na pet manjih teorija:

1. Osnovna teorija evolucije (tj. *teorija nestalnosti vrsta*, vrste nisu nepromjenjive).
2. *Evolucija grananjem* (tj. svaka skupina organizama najčešće nastane *divergencijom* od nekoga zajedničkog pretka).
3. U evoluciji *nema skokova* (tj. evolucija je postupan proces).

4. *Evolucija je izvor raznolikosti* (tj. *evolucijom* tijekom vremena *nastaje sve više vrsta*).
5. *Najveća je važnost prirodnog odabira*; to je okoliš, tj. izvanjski čimbenik. Gledano iznutra, od presudne je važnosti varijabilnost potomstva. Ako bolje razmislimo, vidjet ćemo da se ti čimbenici uzajamno uvjetuju.

## Darwin i danas suvremen

Veličina Charlesa Darwina nije ni danas upitna. Ona je u tome što je on spoznao uzroke promjenive vrste: kako selekcija (tj. okoliš) iz mutiranih nasljednih osnova (tj. genskih zaliha) izabire ono što je ujedno najfunkcionalnije u posve stvarnim životnim okolnostima. On je na znanstvenoj razini otkrio važnost varijacije. On vrste vidi kao lokalne skupine koje danas nazivamo populacijama. U populacijama se zapravo događa sva evolucija putem nasljednih varijacija i prirodnog odabira. Mjesna ili lokalna populacija katkad se zove *dem*.

Što se pak tiče nasljednih varijacija (odnosno mutacija), danas znamo da je Darwin također bio u pravu kad je tvrdio da nakupljanjem sitnih nasljednih varijacija, na dulji rok, mogu nastati velike promjene, bez obzira na činjenicu da tek na oko milijardu mutacija dolazi po jedna koja stvarno znači prednost ili poboljšanje. Naime, većina mutacija za organizam najčešće je štetna ili indiferentna. Ipak, one rijetke, izražene u fenotipu kao podobne, gomilanjem i na dugi rok daju velik učinak. Sve to, dakle, kako je Darwin odlučno tvrdio, događa se brže ili sporije, ali uvijek u biti postupno. Usvojio je načelo da priroda ne čini skokove (*Natura non facit saltus*). U takvu zbivanju, prirodni je odabir isključivanje (eliminacija) nekih manje podobnih jedinki putem okoliša. Sam razvoj (evolucija) zbiva se na prirodnim skupinama koje zovemo populacijama. A to je i Darwin tvrdio.

Osnovne Darwinove pojmove, varijaciju i selekciju, nije dovela u pitanje ni molekularna biologija. Naprotiv, pruživši dublje uvide u narav nasljedne varijacije, molekularna je biologija uvelike učvrstila darvinizam. Ona je, na primjer, potvrdila da je nasljeđivanje stečenih tjelesnih značajki nemoguće. Prepisivanje genetičke informacije ide od DNA prema bjelančevinama. Nipošto obrnuto. Isto tako, molekularna biologija analizom sekvencija gena već obilato potvrđuje Darwinovu teoriju o zajedništvu podrijetla i pomaže pri respektivanju nekih pitanja biološke klasifikacije. Možemo reći

Handwritten note: *Evolution is the most important thing*

da je Darwinova varijacijska teorija evolucije posve u skladu s najboljim dostignućima današnje biologije.

### S a ž e t a k

Za evoluciju i danas navodimo dokaze iz paleontologije, iz anatomske sličnosti, iz embriologije i biogeografije, ali je darvinizam najveću potporu dobio iz molekularne biologije. Pokazalo se da razvojem te nove grane biologije nipošto nisu dovedeni u pitanje ni darvinsko poimanje varijacije ni selekcija. Naprotiv, dublje razumijevanje naravi genetičke varijacije samo je učvrstilo darvinizam. Tako je potvrđeno da zaista nema nasljeđivanja pojedinačno za života stečenih fenotipskih značajki. Analizom sekvencija DNA pokazuje se točnost Darwinove teorije o **zajedničkom podrijetlu**, primjerice, pripadnika svih vrsta nekog roda od jednoga zajedničkog oblika ili pretka. **Molekularni dokaz najbolja je potvrda evolucije kao prirodne činjenice, ali istodobno i Darwinove varijacijske teorije evolucije.**

### Pitanja

- Odgovorište s „da” ili ne” jesu li točne navedene tvrdnje, a onda to pokušajte kratko obrazložiti.
  - Loše prilagođene jedinke nikad ne ostave potomstvo.
  - Evolucijski, uspjeti znači opstati u borbi za život.
  - U nekim uvjetima u okolišu najpodobniji (*the fittest*) jest onaj organizam koji preživi i daje brojno potomstvo.
  - Jedinke kojih nasljedne osobine čine da su najprilagođenije okolišu, obično će imati i najviše potomstva.
  - Nejednak (diferencijalni) rasplodni uspjeh vodi boljem prilagođavanju populacije.
  - Prirodni je odabir zapravo djelovanje okoliša.
- Najbolji dokazi o zajedništvu podrijetla (descendenciji) svih organizama jesu:
  - iz poredbene anatomije,
  - iz fiziologije,
  - iz poredbene embriologije,
  - iz biogeografije,
  - iz molekularne biologije,
  - iz paleontologije.
- Darwinova teorija, kako je prikazana u djelu *Pastanaka vrsta* (1859.), usredotočena je najviše:
  - na sam način kako nastaju nove vrste,
  - na postanak života,

- na pitanje kako teče evolucijska prilagodba,
- kako dolazi do izumiranja pojedinih skupina,
- na genetiku evolucije,
- na tvrdnju da je evolucija činjenica i da ima mnoštvo dokaza.

4. Što se tijekom vremena zapravo razvija:

- pojedina stanica,
- pojedini organizam (jedinka),
- populacije,
- vrste.

### ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

#### Sudbina darvinizma

Kad se počela razvijati *genetika* početkom 20. stoljeća, velika je pozornost posvećena mutaciji i mnogi su bili uvjereni da se u evoluciji ne bi ništa moglo postići malim nasljednim varijacijama (mutacijama), nego da su najvažnije makromutacije, velike i nagle genetičke promjene u prilagodbama fenotipa. Nekako slično promatrao je pojedine nasljedne varijabilne osobine sam Mendel, tražeći i nalazeći im uzrok u pojedinačnim nasljednim faktorima. Razumljivo je što su tako na njih onda gledali i prvi, tzv. mendelski genetičari početkom 20. st., tvrdeći da je teorija selekcije, koja za evoluciju traži dugotrajno nakupljanje malih mutacija, neuvjerljiva.

Mnogi su se tada, u krizi darvinizma, sjetili Lamarcka i njegovih nutarnjih „potreba” (psihologizam) težnji k savršenstvu (finalizam). Neki su pomišljali da se velikim i naglim mutacijama pokazuje kako su „smjеровi” evolucije unaprijed određeni (ortogenizam).

Osim teškoća s područja mlade genetike, i dalje su stizali prigovori iz *paleontologije* koja nije uspijevala naći male prijelaze, tj. fosilne ostatke koji bi dokumentirali kako je potanko tekla evolucija među raznim skupinama biljaka i životinja. Bilo je premalo takvih fosila. Tako se još početkom 20. stoljeća činilo da i paleontologija govori u prilog mišljenju o evoluciji kao skokovitom procesu, suprotno Darwinovu shvaćanju evolucije kao postupnog mijenjanja (gradualizam).

Nadalje, sam Darwin priznao je neku evolucijsku vrijednost pojedinačno *stečenim osobinama*, a već je do kraja 19. stoljeća dokazano da se takve osobine ne prenose na potomstvo.

Zbog svega toga, potkraj 19. i prvih desetljeća 20. stoljeća govorilo se i pisalo o krizi, pa i o „smrti darvinizma”.

*Evolucijska sinteza (nova sinteza) 30-ih i 40-ih godina 20. st.*



Rješenje se našlo pojavom populacijske genetike. Ona je usmjerila svoju pozornost na složenu nasljednu varijaciju unutar populacija i na važnost genetičke složenosti raznih svojstava jedinki. Otkriveno je da postoji *poligensko nasljeđivanje*, tj. da su složene osobine (spomenuta 'brzina kretanja' npr.) pod djelovanjem većega broja genskih lokusa (VIDJETI u ovoj knjizi), i da predmet evolucije nije jedinka, nego populacija. Praktički, rješenje mnogih poteškoća oko Darwinovih teorija našlo se u *evolucijskoj sintezi*, poznatoj od 1940-ih godina. Protagonisti su joj bili taksonom Ernst Mayr, paleontolog George G. Simpson, botaničar Ledyard Stebbins, genetičar Theodosius Dobzhansky (č. Dobžanski) i dr. Sintezom se naziva stoga što sa spoznajama dobivenim iz biogeografije, taksonomije, paleontologije i dr. spaja otkrića iz područja populacijske genetike. U *evolucijskoj sintezi istaknuta je važnost varijabilnih populacija kao jedinica evolucije, središnja uloga prirodnog odobira kao najvažnijeg mehanizma u adaptivnoj promjeni (tj. evoluciji) i činjenicu evolucijske postupnosti (gradualizam)*.

Evolucijski biolozi počeli su shvaćati zašto postoje dvije vrste evolucije, tj. postupna promjena u jednom smjeru (anageneza) i evolucija grananjem (kladogeneza). Drugim riječima, bolje su razumjeli evoluciju kao proces prilagodavanja i kao proces u kojem raste biotska raznolikost.

### Hrvatski darvinisti

Nakon pojave Darwinova glavnog djela *Postanak vrsta* (1859) započele su žučne raspre između protivnika i pristaša nove teorije. Osobito je poznat sukob oxfordškoga biskupa Wilberforcea s Th. H. Huxleyem god. 1860. Jedni su prikazivali Darwinove teorije kao suprotne Božjem stvaranju svijeta o kojemu piše u Bibliji. Drugi su, počevši od spomenutog Th. H. Huxleya i Ernsta Haeckela do K. Marxa, posegnuli za darvinizmom kao za sredstvom u borbi protiv religije i kršćanstva.

Treba, međutim, istaknuti da je odmah od početka bilo ozbiljnih i učenih vjernika koji su smatrali da se evolucionizam i vjera ne isključuju. Tako je mislio i pisao D. Gorjanović Kramberger, otkrivač krapinskih praljudi. Poznatiji hrvatski prirodoslovci 19. stoljeća koji su prihvatili darvinizam bili su npr. S. Brusina (Zadar, 1845.-Zagreb, 1908.), Lj. Farkaš Vukotinić, J. K. Schlosser, B. Šulek, O. Kučera, J. Janda, D. Gorjanović-Kramberger.

Vrlo rano u Hrvatskoj je također bilo uglednih teološki obrazovanih pisaca koji su pristali uz tzv. umjereni evolucionizam. Smatrali su da je Bog prirodi dao zakone ("drugotne uzroke") po kojima se sve razvilo. Zanimljivo je da su se u takvome svome stavu mogli pozivati na samog Darwina koji se jednako izrazio u svome glavnom djelu. Za razliku od njih, dakako, Darwin kao prirodoslovac nije mogao prihvatiti da je evolucija planirani proces.

Među takvim umjerenim teološki obrazovanim evolucionistima u nas u spomenutom su razdoblju djelovali svećenici Josip Torbar, svestrani prirodoslovac, i Antun Kržan, ugledni profesor na zagrebačkom Teološkom fakultetu, te znameniti biskup dakovački Josip Juraj Strossmayer.



Spiridon Brusina



Ljudevit Farkaš Vukotinić



Dragutin Gorjanović-Kramberger

# DOKAZI ZA EVOLUCIJU

Kad pročitate ovo poglavlje, naučit ćete sljedeće.

1. Što u prilog činjenice evolucije živoga svijeta govori 'fosilni zapis', odnosno znanost o izumrlim oblicima života — paleontologija.
2. Kako se na evoluciju s obzirom na zajedništvo podrijetla mora zaključiti videći današnji raspored živoga svijeta: npr. da su organizmi na *otocima* srodniji (sličniji) organizmima na *obližnjem kopnu* nego li onima na udaljenim *otocima* — dokaz iz proučavanja biogeografije.
3. Kako poredbena anatomija otkriva homologna ustrojstva što ih je evolucija preradila za različite funkcije — dokaz iz poredbene (komparativne) anatomije.
4. Kako poredbena anatomija upozorava na odgovarajuće homologije u razvitku zametka, kojih nema u razvijenom stanju dotičnih organizama — dokaz iz embriologije.
5. Kako molekularna biologija ispisuje zadnje poglavlje dokaza u prilog teoriji evolucije upozoravajući na očite molekularne sličnosti (homologije) u svih živih bića, iz čega se zaključuje na bliskosti zajedništva u podrijetlu; npr. srodnije su one vrste koje imaju veće sličnosti u ustrojstvu svojih DNA, odnosno bje-lančevina.

## U prilog evoluciji govori paleontologija (znanost o životnim oblicima prošlosti)

Darwin je predvidio da će se tijekom vremena naći dosta dokaza kako je izgledao život u daljoj i bližoj prošlosti. Bio je duboko svjestan kako su se u većini slučajeva teško mogli sačuvati razni lako propadljivi oblici života, kako su naknadne promjene u okolišu, sigurno, uništile mnoge fosilne zapise. Ipak, već do kraja 19. st. otkriveni su mnogi fosili koje su evolucionisti doživjeli kao potvrdu tvrdnji o postanku jednih velikih prirodnih skupina od drugih.

*Fosili su ostaci organizama iz davnih razdoblja Zemljine prošlosti.*

Opravdano se očekuje da je povijest života, makar djelomice i u tragovima, ostala „zapisana” u raznim taložnim ili sedimentnim stijenama i da se na temelju raznih ostataka prošlog života može

rekonstruirati kako je on izgledao i kako je tekao razvoj pojedinih skupina. Da bismo stekli barem bližnju sliku o kolikim je velikim razdobljima riječ, pozorno promotrimo tablicu I.

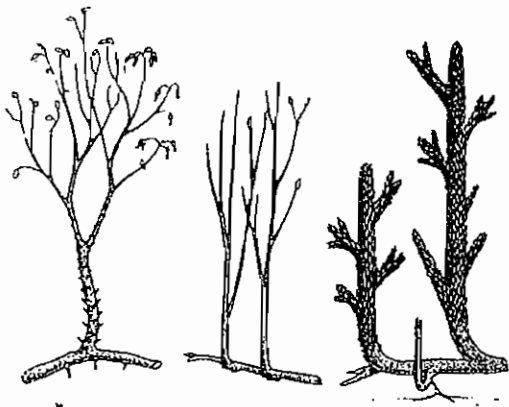
Fosile proučava posebna grana znanosti, paleontologija. Paleontologija (grč. *paleos* — drevan, star; *on*, gen. *ontos* — biće) znanost je o oblicima i uvjetima života u prošlosti Zemlje. Bavi se proučavanjem, svrstavanjem i tumačenjem mnogobrojnih i raznolikih svjedočanstava toga negdašnjeg života (lat. *fossilis* znači nešto što je „iskopano”). Riječ je o ostacima koji su svojevrsno „sjećanje” na prošlost. Paleontolozi govore o „fosilnom zapisu” (engl. *fossil record*).

Fosil ne mora biti samo neka kost, školjka, zub ili neki drugi čvrst dio organizma koji se sačuvao, nego se tom riječju označuje svaki otisak i svaki trag života iz minulih vremena: fosilizirane kosti, bilje, tragovi stopala i sl. (slika praprtice ili stopala istarskih dinosaura). Naši su stari za fosile uveli izraz okamine. Iako mnogi fosili ne nastaju okamenjivanjem ili petrifikacijom, okamina u hrvatskom znači isto što i fosil.

*Nekoliko važnijih paleontoloških pojmova važnih za evolucionističku biologiju*

## ■ RELATIVNA I APSOLUTNA STAROST

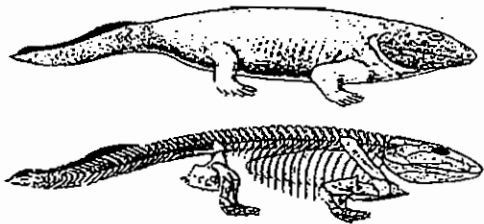
U geologiji se govori o relativnoj starosti: „Ovaj je sloj stariji, ovaj mlađi”, „Ovaj je organizam iz paleozoika, ovaj iz mezozoika”. Geolozi su uočili postojanje pet glavnih slojeva stijena, od kojih svaki ima u sebi podslojeve pa su geološku prošlost Zemlje i života na njoj podijelili u pet geoloških doba (ere) i više manjih razdoblja (periode i epohe). Za određivanje takve, relativne starosti geoloških slojeva mogu od velike pomoći biti provodni fosili. Absolutna starost („Ovaj je fosil star, primjerice, dva milijuna godina”) izračunavala se isprva prema debljini karbonatskih stijena, vapnenaca, jer se zna otprilike kolikom se brzinom taloženjem stvaraju te stijene. Novije su metode preciznije i osnivaju se na mjerenju količine elemenata koji su nastali procesom radioaktivnog raspadanja.



23.1. Tri vrste psilofitina koje su bile među prvim kopnenim biljkama, dosta jednostavne građe (devon, prije oko 370 mil. godina)

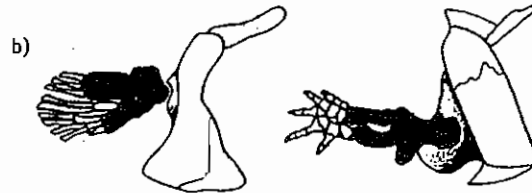
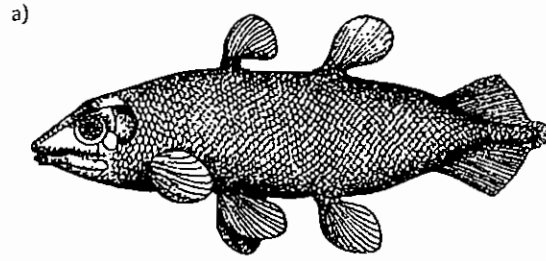
### ■ PRIJELAZNI OBLICI

To su životni oblici organizama koji uključuju osobine dviju skupina, od kojih je jedna bila ishodište za postanak druge. Takvi životni oblici, koji su uključivali značajke dviju skupina, starije i mlađe, nazvani su prijelaznim oblicima. Takve prijelazne značajke imaju predstavnici nekih rodova fosilno sačuvanih drevnih papratnjača, npr. *Psilophyton*, *Rhynia* (sl. 23.1.) koje tjelesnom građom stoje između alga (steljnjača) i papratnjača (prvih stablašica). Neki fosilni štitoglavci (*Stegocephala*) iz devona i karbona ukazuju osobinama na prijelaz iz riba u vodozemce, tj. u prve kopnene kralježnjake (sl. 23.2.).



23.2. Prvi kopneni kralježnjak, vodozemac štitoglavac *Ichtyostega*. Kostur (niže) i rekonstrukcija životinje (iznad). Takvi su otprilike bili prvi kopneni kralježnjaci koji su još imali neke značajke riba skupine resoperki iz kojih su se vjerojatno razvili (škržni poklopci i riblje ljuščice na truhu).

Vrlo je poznat prijelazni oblik fosilna riba resoperka. Zašto? Smatra se da su se kopneni kralježnjaci razvili iz takvih riba koštunjača koje su u sistematici poznate kao resoperke (*Crossopterigii*). U njihovih je fosila jasno opaženo da u svojoj peraji imaju kosti koje su očito bile osnova za razvoj nogu prvih polukopnenih kralježnjaka (vodozemaca), (slika 23.3.)



23.3. Izgled (a) izumrle devonske ribe resoperke, iz roda *Undina*, od kakvih su oblika mogli nastati prvi vodozemci i (b) usporedba kostiju prsne peraje resoperke i odgovarajućih kostiju prednje noge vodozemca (crveno). U peraji ribe bila je osnova za početke kretanja na kopnu i razvoj nogu kopnenih kralježnjaka.

### ■ „ŽIVI FOSILI”

Znanstvenici su bili uvjereni da su resoperke izumrle u mezozoiku, prije oko stotinjak milijuna godina. No, veliko je bilo njihovo iznenađenje kad su, najprije 1939. godine, a zatim 1952., u Indijskom oceanu (južna Afrika) ulovljena iz velike dubine dva primjerka te ribe. Živeći u dosta stabilnim uvjetima, taj se oblik u proteklih 200 milijuna godina (devon) gotovo nije promijenio: živi, a kao da se okamenio, pa za takve vrste kažemo da su „živi fosili”.

U epohi devon (era paleozoik) živjele su također ribe dvodihalice (*Dipnoi*), od kojih neke vrste, kao „živi fosili”, žive i danas u tropskim vodama. One mogu u povoljnim uvjetima disati na škrge, ali u vrijeme suše preživljavaju dišući preobraženim ribljim mjehurom, tj. plućima. Iako se dvodihalice ne smatra prethodnicima pravodozemaca, njihovo fosilno i današnje postojanje svjedoči o mogućnosti prijelaza kralježnjaka iz vode na kopno.

O tom nam procesu izravnije svjedoče prijelazni oblici fosilno sačuvani iz devona i karbona, za koje se smatra da su ostaci prvih kopnenih kralježnjaka. To su najprije štitoglavci (*Stegocephali*, stegocefali), pravodozemci koji su se vjerojatno razvili iz resoperki. Neki od njih, npr. fosilni ihtiostege, smatra se prijelaznim oblikom između riba i vodozemaca. Neki pak štitoglavci, kao sejmurija (*Seymouria*, prema tekstaškom gradu u kojemu je fosil pronađen), bili bi prijelazni oblici između vo-



23.4. U procesu evolucije iz velike skupine gmazova razvili su se sisavci i ptice. Ovdje je slika arheopteriksa, jednog od fosilno sačuvanih oblika koji svjedoče o postanku ptica.

dozemaca i gmazova. Svi se istraživači slažu da su se sisavci razvili iz gmazova, pa čak postoji i fosilna skupina *Tericonodonta* s kraja trijasa i iz jure koju neki uvrštavaju u gmazove, a drugi u sisavce. Toliko su svojstva ispremiješana, toliko su to „prijelazni oblici”. Gmazovi iz gornjega perma i donjega trijasa imaju već zvjerolike zube pa su ih sistematičari nazvali zvjerogušterima, *Theriodontia*. Smatraju se izravnom ishodišnom skupinom svih sisavaca. Otkrivene su i okamine predstavnika dvaju rodova praptica (sl. 23.4.), koje uključuju osobine gmazova od kojih su ptice potekle i ptica. Ne kažemo da su baš to prijelazni oblici, nego da su to svjedočanstva da ptice potječu od gmazova (sl. 23.5.).

#### ■ RAZVOJNI NIZOVI

Zatim, u paleontologiji su poznati i razni tzv. *razvojni nizovi*, tj. uzastopni fosilni ostaci predstavnika nekih vrsta kojih se promjene u građi tijela mogu pratiti odozdo naviše, u zemaljskim slojevima. Imamo dvije vrste evolucije: anageneza i divergentna evolucija. Prva evolucija ponajprije odražava promjenu u okolišu. U nas u Slavoniji otkriven je takav razvojni niz živorodnog ogrca (paludina, danas rod *Viviparus*) iz pješćanih pliocenskih naslaga kod Novske. Zbog promjena u okolišu, se-

lekcijom je evolucija tekla od kućica koje su bile glatke do sve kvrgavijih oblika. Tu nema slijepih ogranaka. Drugi je slučaj općenito važnija evolucija razilaženjem, divergencijom (kladogeneza). Tu i nije posve opravdano govoriti o „nizu”; svakako nema tu neke linije koja iz davnih oblika ravno vodi u neki današnji oblik. Pogledajte prikaz fosilno poznatih raznih rodova koji su nastali tijekom više od 50 milijuna godina, od eocenskog roda *Hyracotherium*. To što je mnoštvo rodova izumrlo, a rod konja (*Equus*) ostao, daje dojam da je u evoluciji konja postojala težnja prema onome što se dogodilo upravo u današnjih konja, tj. težnja prema povećanju tijela, smanjenju broja prstiju i preinačivanju zuba za pasenje trave. Zapravo današnji konj samo je jedan ogranak evolucijskoga grma, a raznih težnji bilo je mnogo.

#### ■ POJAM NEDOSTAJUĆE ILI IZGUBLJENE KARIKE-U RAZVOJU

U zamisli da mora postojati neki oblik koji je, u postanku oblika što ga označujemo kao novu vrstu, bio spona ili karika u lancu između prijašnjeg ishodišnog i novonastalog oblika, često se u stručnoj literaturi spominje kao „izgubljena” ili „nedostajuća karika” (engl. *missing link*).



23.5. U gornjojurskom vapnencu pronađeni su fosilni otisci triju predstavnika roda arheopteriksa koje su se razvile iz nekih gmazova. Usporedbom kostura praptice i jedne današnje ptice (goluba) vide se znatne razlike nastale daljnjom evolucijom.

## Dokaz iz biogeografije

### Različitoš žīvoga svijeta po kontinentima

Sve vrste životinja i biljaka ne žive podjednako posvuda na Zemlji. U srednjoj Africi nalazimo npr. slonove, gorile, čimpanze, lavove i antilope, dok u Brazilu sa sličnom klimom tih životinja uopće nema. Sadašnji raspored ili rasprostranjenost žīvoga svijeta može se razumjeti samo u svjetlu evolucije pojedinih skupina u prošlosti.

Naime, neke činjenice koje proučava biogeografija, znanost o rasprostranjenosti žīvoga svijeta, moguće je objasniti ako se pođe od pretpostavke da se živi svijet razvijao i da pojedini dijelovi kopna nisu bili raspoređeni jednako kao danas. Tako je posve shvatljivo što područja poput Australije i Novog Zelanda, koja su bila odvojena od ostaloga svijeta u davnoj prošlosti, već početkom krede, imaju jedinstveni životinjski i biljni svijet. Tada su još postojali samo niži, neplacentalni sisavci. Došlo je do odvajanja spomenutih kopnenih površina od Azije, gdje su se razvili viši sisavci koji su potisnuli one niže. U Australiji su se u mnoštvu oblika razvili samo niži, aplacentalni sisavci, kljunaši i tobolčari.

Postavlja se pitanje zašto nije isti proces tekao i u Australiji. Tu se pojavljuje pojam središta postanka ili razvojnoga središta novih vrsta. Biogeografija je došla do spoznaje da se neka vrsta životinje ili biljke razvije samo jednom. Zato je nastanak novoga razvojnog stupnja vezan uz ograničeno područje, tzv. središte razvoja. A viši, placentalni sisavci razvili su se tek nakon epohe krede u razvojnim središtima na azijskom i afričkom kontinentu. Tada u Australiju nisu mogli prijeći. Slično se dogodilo i s australskom florom: od oko 10 000 tamošnjih vrsta biljaka oko 8 000 vrsta raste samo u Australiji.

### Fauna i flora udaljenih otoka. Endemi i relikti

Na otocima koji su katkad na stotine i tisuće kilometara udaljeni od velikog kopna poznate su osebujne faune. Najčešće vulkanskog podrijetla, očito je da su u davnini naseljeni s najbližeg kopna, ali je zbog izolacije i posebnih prilika na njima s vremenom došlo do znatnih razlika u usporedbi s polaznim oblicima. U pravilu, razlike su to veće što su takvi otoci udaljeniji od najbližega kopna i što je proteklo više vremena od njihova postanka. Tako je i to dokaz za evoluciju.

Od poznatijih takvih slučajeva spomenimo otočje Galapagos u Tihom oceanu koje je od južnoame-

ričkog kopna udaljeno oko 1 000 km. Ti su otoci vulkanskog postanka i očito je da su naseljeni gušterima, kornjačama, pticama i kukcima s obližnjega kopna, ali je zbog izolacije došlo do znatnih razlika u usporedbi s južnoameričkom takvom faunom tako da danas imamo nove vrste. Darwin je upravo na tim otocima dobio najjači poticaj da počne razmišljati o promjenljivosti vrsta, osobito ističući kako su i obični mornari uočili različitoš velikih kornjača te su po izgledu raspoznavali s kojeg je otoka koja doplivala do njihova broda. Činitelj koji je ovdje omogućio snažni odabir bila je geografska izolacija.

Geografska izolacija najviše utječe i na pojavu endema. **Endemi** su biljne i životinjske vrste koje su rasprostranjene samo na nekom užem području ili arealu. Česti su endemi na udaljenijim otocima kao što su Havaji, Azori, Sv. Helena. I udaljeniji hrvatski otoci (Brusnik, Jabuka, Palagruža), kao i neki drugi otoci, imaju poznatih endemičnih vrsta gušterica. Među endemskim životinjama, koje su se razvile u posebnim uvjetima, poznati su endemi iz špilja i jama našega krša, kao što su neki kukci kornjaši, pauci, vodozemac čovječja ribica i dr.

Poseban slučaj endema jesu **relikti**. To su predstavnici vrsta koje su na vrlo uskom području rasprostranjene, ali ne zbog posebne evolucije (izolacije). Kako samo ime kaže (lat. relictum — preostao), u pitanju je neka vrsta biljke ili životinje koja je preostala u nekom ograničenom području kao svjedok prošlosti kad su tu vladale druge klimatske prilike. Poznati su takvi (tercijarni) relikti u nas, npr. među biljkama hrvatska sibireja (*Sibireia croatica*), (kojoj su srodnici na visovima Tjenšana u srednjoj Aziji), a od životinja npr. čagalj (*Canis aureus*).

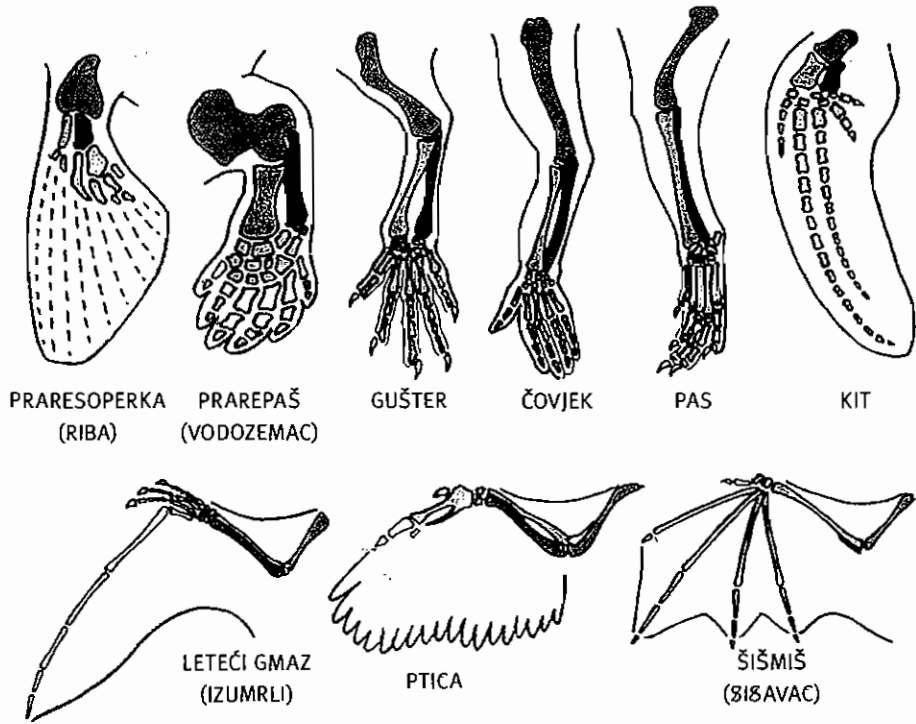
arealu

## Dokaz iz poredbene anatomije

### 1. Homoložni organi

Zajedništvo podrijetla jasno se dokazuje i na temelju anatomske građe organizama koji pripadaju istoj sistematskoj kategoriji, ali im slični dijelovi tijela služe raznim funkcijama. Pogledajmo građu prednjeg uda nekih sisavaca, npr. čovjeka, mačke, kita i šišmiša (sl. 23.6.). Najuvjerljivije objašnjenje jest da sisavci vuku podrijetlo od nekoga zajedničkog pretka. Isto se ustrojstvo divergentno razvilo za razne funkcije (peraje u dupina, ruka u čovjeka, krilo u šišmiša itd.). Značajke koje potječu od zajedničkoga pretka zovu se homologije, a

KOSTI  
 NADLAKTICE  
 LAKTNA  
 KOST  
 PALČANA  
 KOST  
 KOSTI  
 ZAPEŠČA  
 I PEŠČE  
 KOSTI  
 PRSTIJU

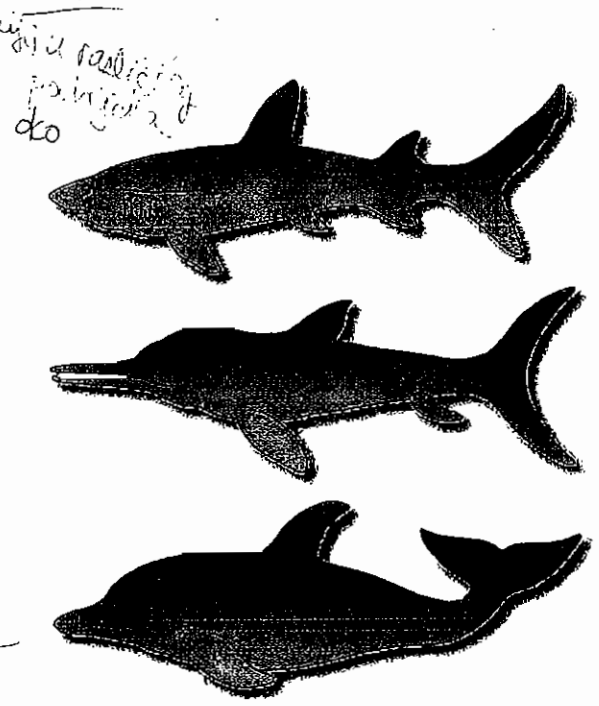


23.6. Homologi su organi jednaki po postanku, a obavljaju različite funkcije. Na slici su prikazane istovjetne kosti koje nalazimo u peraji ribe resoperke, u nozi nekog vodozemca, zatim gmaza, ptice, sisavca... To je jak dokaz o evoluciji svih kopnenih kralježnjaka iz nekih riba nalik na resoperke.

značitelje iz pomoran: kosti nalazimo u različitim skupinama  
 takvi su organi homologi organi. Oni su različiti po funkciji, a istog su podrijetla, tj. potekli su od iste ishodišne osnove. Tako se označuju zakržljali organi, odnosno preostaci nekoć razvijenih organa, koji su funkciju izgubili ili je svedena na najmanju mjeru. Spominju se tako ostatci nekih kostiju kukovlja u udava, dijela probavila. Ili, listovi raznih biljaka i trnovi tragve lopatičnih i zdjelčnih kostiju u blavora u kaktusa.

2. Analogni organi – konvergentna evolucija

Kad govorimo o „sličnosti“, valja pripaziti na jednu vrlo uočljivu pojavu u živome svijetu. Često neki organizmi imaju vrlo sličan izgled i slične organe, ali ta je sličnost samo posve izvanjska i, evlucijski gledano, rezultat je tzv. konvergentne adaptacije (sl. 23.7.). To je samo posljedica djelovanja prirodnog okoliša na varijabilno potomstvo, u evlucijski vrlo udaljenim skupinama. U vodi odabirni pritisak pospješuje dobro plivanje pa se među genetičkim varijantama nakon duga vremena odaberu one koje imaju hidrodinamičan oblik i najučinkovitije peraje. Stoga su morski sisavci i ribe izgledom tijela i peraja vrlo slični. Takvi se organi, različiti po svojem podrijetlu (i nutarnjem ustrojstvu), a slični izgledom i funkcijom označuju kao analogni. 'Analogni' znači 'slični'. Analogni su organi, također, organi letenja u ptica i u kukaca. Podrijetlo im je različito: krila su kukaca kožne hitinske izrasline, a krila ptica promijenjeni prednji udovi gmazovskih predaka ptica. Jedna i druga krila služe za letenje.



23.7. Konvergentna evolucija: desno gore morski pas (riba); u sredini ihtiosaur (izumrli gmaz), dolje dupin (sisavac) – svi oni jako su nalik izgledom jer su izvršno prilagođeni na isti okoliš

#### 4. Atavizmi

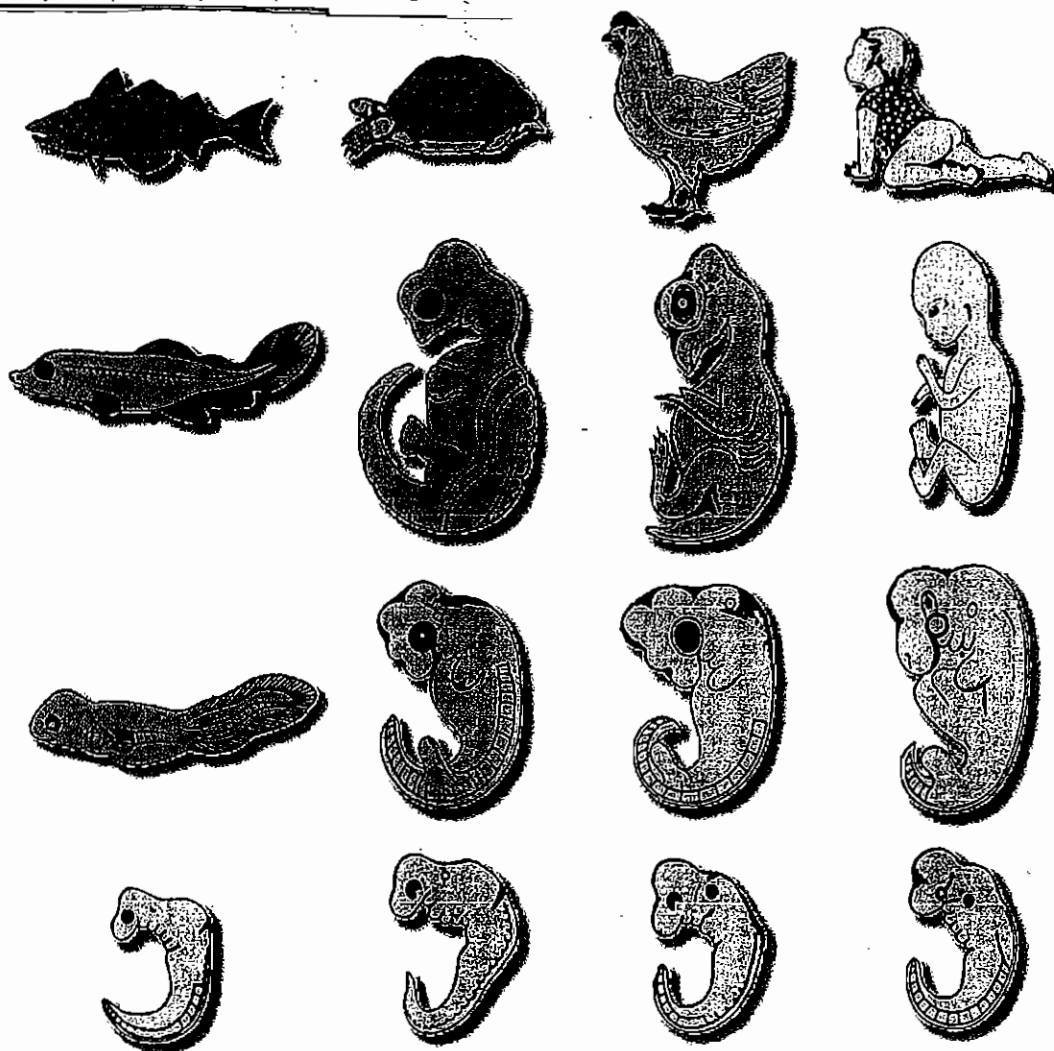
Slično rudimentarnim ili zakržljanim organima, koji se kao svjedočanstva prijedene evolucije pojavljuju u svih jedinki neke vrste, katkad se u nekih jedinki neke vrste pojave ustrojstva koja zovemo **atavizmi**. To su npr. obilježja poput većega broja mliječnih žlijezda ili pojava izrazito pretjerane dlakavosti u nekih ljudi.

#### Dokaz iz poredbene embriologije

Važnost embriološkog dokaza za evoluciju istaknuo je već Ch. Darwin, a nakon njega još više Ernst Haeckel (1866) kad je on postavio teoriju da zameetak u svojem razvoju ponavlja u nešto skraćenu obliku evolucijski put, odnosno oblike svojih predaka. Poznata je njegova formulacija koju je čak označio kao „temeljni biogenetski zakon”: „Ontogeneza je kratka rekapitulacija filogeneze”. To bi značilo da u svome embrionalnom razvoju pojedini organizmi svojim oblicima ukratko ponavljaju oblike koje su prošli njihovi predi, da izgledom u

osnovi oponašaju svoje prede. Tako su već samo brazdanje oplodnog jajeta i gastrulacija slični u viših i nižih životinja te bi upućivali na zajedničko podrijetlo svih tih životinja. Neke životinje evolucijski i ne bi bile daleko odmakle od stadija gastrule. A svi kralježnjaci u razvitku zametka nakon gastrulacije pokazivali bi velike sličnosti, koje su to veće što idemo u ranije stadije razvitka zametka (embriogeneze).

Što reći o tome? Danas, nakon mnogih kritika Haeckelova „biogenetskog zakona”, može se reći ovo: zameci razvijenijih životinja u svojem embrionalnom razvitku zaista slične zamecima primitivnijih organizama, a ne odraslim (negdašnjim, izumrlim) oblicima svojih predaka, kako je mislio Haeckel. Tako su rani stadiji zametaka svih kralježnjaka veoma slični i uopće nije lako razlikovati čovjekov zameetak od zametka svinje, žabe, kokoši ili ribe (sl. 23.8.). Drugim riječima, vrlo srodni organizmi imaju i vrlo slične oblike tijekom



23.8. Zameci ribe, gmaza, ptice, čovjeka u raznim fazama razvitka vrlo su slični pa se iz toga izvodi embriološki dokaz za evoluciju

svoga razvitka (ontogeneze). Tako svi kralježnjaci u razvitku svojih zametaka imaju stadij kad imaju škržne nabore. Zaista, u tom stupnju razvitka sličnosti među zamecima npr. riba, žaba, zmija, ptica i ljudi veće su od njihovih razlika. Zašto je tako? Svi kopneni kralježnjaci koji su postali od nekih riba čuvaju u nekoj mjeri sličnosti u zalihi gena, što se očituje i u genskoj ekspresiji pri razvitku njihovih zametaka (u embriogenezi).

### Dokazi iz molekularne biologije

Već je biokemija 20. st. nepobitno dokazala da postoji najdublja sličnost, na molekularnoj razini, među svim živim bićima od bakterije do čovjeka. U živome svijetu slični su biokatalizatori (enzimi), hormoni, razni pigmenti itd. Molekularna biologija, koja se burno razvila u drugoj polovici 20. st., utvrdila je da postoji jedinstveni genetički kod. To je redoslijed kojim se u organizmima prenose informacije, a posvuda u živom svijetu sastoji se od slijeda pirimidinskih i purinskih baza u DNA molekulama. U svih se živih bića nasljedne osobine prenose pomoću nukleinskih kiselina (DNA ili RNA). Svuda taj genetski kod polazi od tih nukleinskih kiselina, pa se „prepisuje” preko RNA glasnika i „prevodi” u odgovarajući slijed ostataka aminokiselina što grade bjelančevine. Rezultat su posve određeni ustroj i funkcioniranje organizma, a veća ili manja sličnost ujedno je pokazatelj veće ili manje evolucijske povezanosti pripadnika raznih vrsta. Srodnost među vrstama iskazuje se kao sličnost među njihovim nukleinskim kiselinama i bjelančevinama. Tako dobiveni rezultati dragocjeni su u razrješavanju tješkova evolucije, razumije se, najčešće u kombinaciji s podacima iz drugih područja biologije.

Tako molekularna biologija ispisuje zadnje poglavlje među dokazima o evoluciji kao ishodišta i jedinstva svakog organizma (svaki je čovjek unikat; ali ne samo svaki čovjek!) i raznolikosti biljnih i životinjskih vrsta. Moglo bi se reći ovako: Ako paleontologija u prilog činjenici evolucije nudi 'fosilni zapis', molekularna biologija nudi svoj izvorni 'genetički zapis'.

### Sažetak

Evolucija ima jako uporište u paleontologiji. Fosili jasno svjedoče ne samo o promjenljivosti živoga svijeta nego također da su najprije u dalekoj prošlosti (prekambrij) na Zemlji potojali jednostavniji oblici života, da su se (od paleozoika dalje) tijekom dugoga vremena razvili sve složeniji predstavnici biljnog i životinjskog svijeta. Isto tako, na temelju proučavanja današnjih organizama, jasno se iz fiziologije i morfolologije vidi da sav današnji živi svijet ima zajednička ishodišta u dalekoj prošlosti. To jasno potvrđuje poredbena anatomija koja utvrđuje postojanje homolognih i analognih organa, zakržljalih (rudimentarnih) organa, atavizama i sl.; fiziologija govori o temeljnoj sličnosti u građi bjelančevina u pripadnika organizama za koje evolucija utvrđuje bližu srodnost i, obrnuto, veće razlike u strukturi u evolucijski udaljenijih skupina; praktično, takvi eksperimenti upućuju na genetske sličnosti ili razlike koje su mogle nastati samo evolucijom; isto tako, razlike u rasprstranjenosti ili rasporedu različitih vrsta biljaka i životinja u raznim krajevima Zemlje može se objasniti samo ako se zna kako je došlo do današnjeg izgleda i razmještaja kopnenih površina i ako se prihvaća da se organizmi razvijaju u strogoj ovisnosti o značajkama okoliša koji je na raznim točkama kugle zemaljske tako različit.

Nekoć je teorija evolucije nalazila svoja poglavita uporišta u biogeografiji i u paleontologiji. Zaista, fosili nedvojbeno svjedoče o promjenljivosti živoga svijeta da on u prošlosti nije bio ovakav kakav je danas, da su se, počevši od prije oko 600 milijuna godina do danas zaista postupno pojavile sve raznovrsnije i sve složenije višestanične biljke i životinje. Poslije su biolozi teoriju evolucije još dokazivali rezultatima istraživanja u području poredbene anatomije, embriologije i fiziologije. Napokon, sličnosti kao znak zajedničkog podrijetla (evolucije) sve se više provjeravaju na samom „pamćenju” koje je pahrnjeno u samim živim bićima, tj. analizom (sekvencioniranjem) njihovih genoma, mitohondrijske DNA i sl. To radi molekularna biologija. Na taj se način, uz neke mjere opreza, može utvrditi ili potvrditi stupnjeve srodnosti, vrijeme kad su se neke skupine u prošlosti najvjerojatnije razdvajile i dr.



## Pitanja

- Škržni nabori u embrionalnom razvitku raznih kralježnjaka jesu:
  - homologna ustrojstva,
  - organi s pomoću kojih zametci dišu,
  - dokaz o kržljanju neupotrebljavanih organa.
- Najbolji dokaz o zajedničkom podrijetlu svega života imamo:
  - iz poredbene anatomije,
  - iz paleontologije,
  - iz biogeografije,
  - iz poredbene embriologije,
  - iz molekularne biologije.

Pokušajte odgovoriti i na sljedeća pitanja.

- Što su fosili i kako su nastali?
- Što vam govori izraz 'fosilni zapis' (engl. *fossil record*)?
- Što su prijelazni oblici?
- Oko čovjeka i oko sipe: jesu li to homologni ili analogni organi?
- Koja je razlika između zakržljalih (rudimentarnih) organa i atavizama?
- Koja je razlika između endema i relikta?
- Što je konvergencija? Australska fauna izvorno nema placentalnih sisavaca, a ipak se govori o tobolčarima „vuku“, „lisici“ itd. Što je tu posrijedi?



*Sapotacites putterliki* Unger, iz zbirke fosilne flore Radoboja. Zbirka Geološko-paleontološkog odjela Hrvatskoga prirodoslovnog muzeja u Zagrebu.

# GEOLOŠKA DOBA I RAZVOJ ŽIVOGA SVIJETA

NAUČILA

Kad proučite ovo poglavlje, naučit ćete:

1. kako je geologija, upoznavši slojeve nataložene tijekom dugotrajne Zemljine prošlosti, podijelila tu prošlost na geološka doba ili ere: prekambrij, paleozoik, mezozoik, kenozoik) koja se dalje dijele na epohe i periode (tablica),
2. koliko je otprilike trajalo koje geološko doba (era) i koje su biljne i životinjske skupine karakteristične za njih,
3. steći ćete sliku o glavnim erama, periodima i epohama, te uočiti otprilike koliko je koja daleko od današnjice. Da se kao školovani ljudi, kad se npr. snimaju filmovi o dinosaurima (*Jurski park*, i sl.), znate orijentirati o kakvoj je prošlosti riječ (jedva da imamo kakvu predodžbu kad izgovorimo „150 milijuna godina“!).

## Razdioba Zemljine prošlosti, pojava i razvoj raznih oblika života do danas

Iako su razni poremećaji (tektonski pokreti) u prošlosti često isprevrnuli prvobitni redoslijed slojeva stijena Zemljine kore, većina je sačuvala svoj položaj tako da su donji slojevi ujedno stariji. Prema debljini i sastavu pet glavnih taložnih slojeva, od kojih se svaki dijeli na nekoliko manjih dijelova, geolozi su Zemljinu prošlost podijelili na dva eona, pet era, ere na epohe (sl. 20.4.).

### ■ I. EON: PREKAMBRIJ (S DVIJE ERE)

#### 1. era (geološko doba): arheozoik (arhaik) — početak prije više od 3 milijarde godina; trajanje oko 1 milijardu godina

Najstarija era postanka i oblikovanja Zemljine kore i stvaranja pragorja naziva se arheozoikom ili arhaikom. Arhaik računamo od formiranja Zemljine kore, kad su nastale prve stijene i gorje, kad se pojavila erozija i taloženje. Bilo je to vjerojatno otprilike prije 3,8 milijardi godina, a spomenuti su procesu trajali oko 2 milijarde godina. Tijekom tog doba nastali su kondenzacijom vodene pare i prvi oceani, ispočetka vjerojatno topli, a u njima, dosta rano, već početkom tog doba pojavili su se i prvi jednostavni jednostanični organizmi.

Zato se ta epoha naziva prastarom ili arhaičnom (arhaik), ali također arheozoik (grč. arhé znači početak, zoé znači život). Za njezina trajanja, dakle, prije više od 3,5 milijardi godina razvili su se i prvi oblici života na Zemlji. Iz te ere u južnoj Africi (Transval) ima naslaga kojih je starost radiometrijski procijenjena na otprilike 3,5 milijardi godina i u njima su utvrđeni organski spojevi, koji inače nastaju razgradnjom klorofila, zatim tvari koje izgrađuju vanjske ovoje peluda i spora („kemofosili“). Nađeni su i fosili nalik na štapičaste bakterije s dvostrukim stijenka, zatim kuglaste alge nalik na današnje cijanobakterije i dr. Ne začuđuje nas nipošto tako oskudna dokumentacija prvog života. Stijene arhaika pretrpjele su velike promjene te su zbog tlaka i povišenih temperatura ostaci prvih organizama najvećim dijelom vjerojatno odmah bili uništeni.

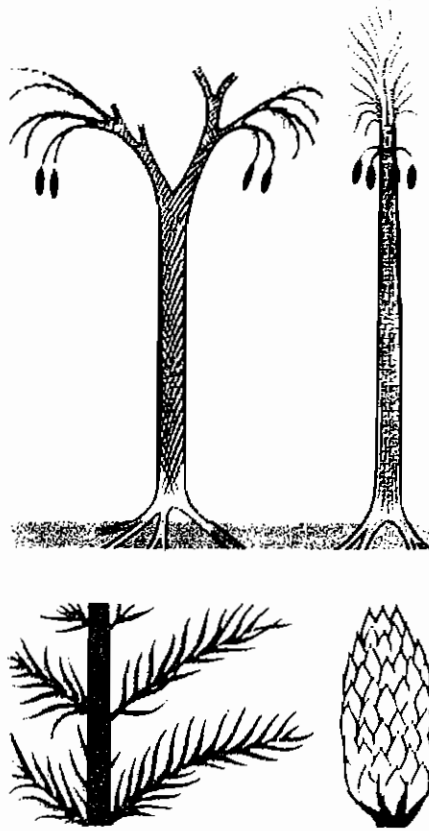
#### 2. era (geološko doba): proterozoik (algonkij)

Nakon arhaika u našoj podjeli prošlosti Zemlje imamo drugu eru, proterozoik ili algonkij. Za te epohe, koja je počela prije oko 2,5 milijardi godina i trajala je oko 2 milijarde godina, nastaju velike količine taložnih stijena u nastanku kojih su sve više sudjelovali i organizmi. Živi svijet zastupljen je jednostaničnim praživotinjama (zrakašima npr.), zatim višestaničnim crvolikim životinjama („crvima“), puževima, člankonošcima, spužvama, koraljima. Iz mora izranjaju novi gorski lanci koji se priključuju već postojećim kopnenim jezgrama. Na kopnu još nema višestaničnih biljaka i životinja pa površina Zemlje nalikuje na pustinju ili Mjesečevu površinu.

Dvije opisane ere, arhaik i proterozoik, u našem računanju čine, dakle, eon prekambrij. Time kažemo da nakon toga nastavljamo periodom ere paleozoika, zvanom kambrij. Dakle, veliko razdoblje u trajanju od oko 3,8 milijardi godina zajedničkim imenom jednostavno zovemo prekambrij. Tri preostala geološka doba (paleozoik, mezozoik, kenozoik) obuhvaćamo pod drugim eonom, a to je fanerozoik. Zašto takav naziv, vidjet ćete u sljedećem odsječku.

## Dugo trajanje prekambrija

Svojim trajanjem više od 3 milijarde godina prekambrij nekoliko puta nadmašuje sva kasnija geološka razdoblja zajedno. Život se upravo u to doba pojavio, ali je dugo, otprilike 2 milijarde godina, napredovao dosta polagano, a potkraj prekambrija došlo je do ubrzanja evolucije i do pojave raznih tipova organizacije (koljena) višestaničnih životinja (bičaći, beskolutičavci, člankonošci). U kambriju, prije oko 580 do prije oko 500 milijuna godina, pojavila su se sva koljena životinjskoga carstva koja imamo i danas (tridesetak), samo što ih je tada (još uvijek samo u morima!) bilo dvostruko više. U daljnjih manje od 600 milijuna godina, koliko će trajati sve ostale ere (paleozoik, mezozoik, kenozoik) do naših dana, došlo je, dakle, do izumiranja mnogih koljena, ali i do tako bujnog razvoja života unutar preostalih životinjskih tipova organizacije, do prelaska višestaničnih organizama na kopno i do tako bogate evolucije da se paleozoik, mezozoik i kenozoik označuju kao eon **fanerozoik** (grč. *faneros* — očit, svijetao, blistav, izvrstan, razotkrit, *zoe* — život). Eon fanerozoik obuhvaća, dakle, sva razdoblja, od prekambrija do danas.



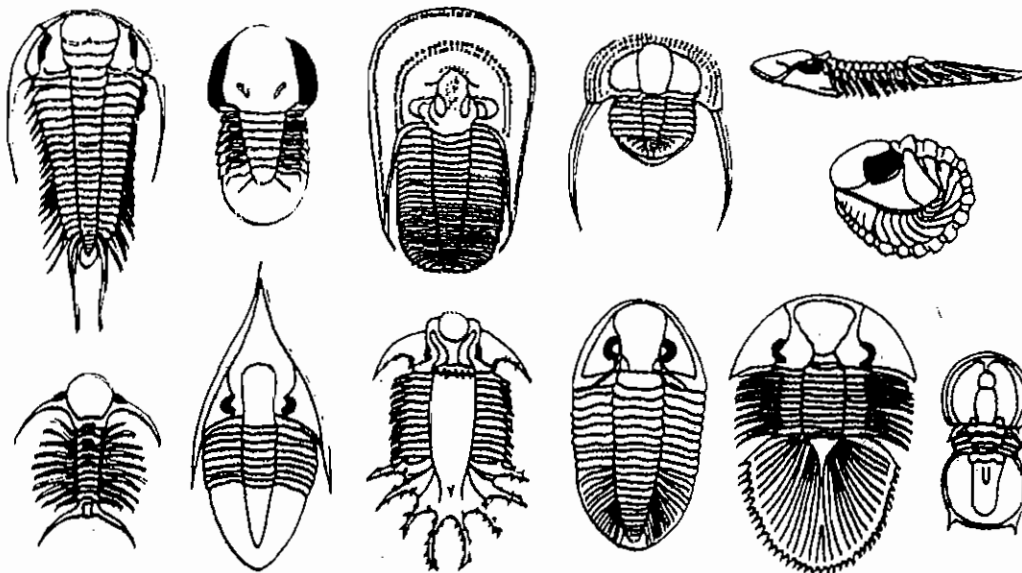
24.1. Golema stabla papratnjača, lepidodendrona i sigilarija dosežala su i do 30 m u visinu. Rastući u močvari razmnožavala su se sporama. Dale su građu za nastanak velikih naslaga kamenog ugljena.

## II. EON: FANEROZOIK

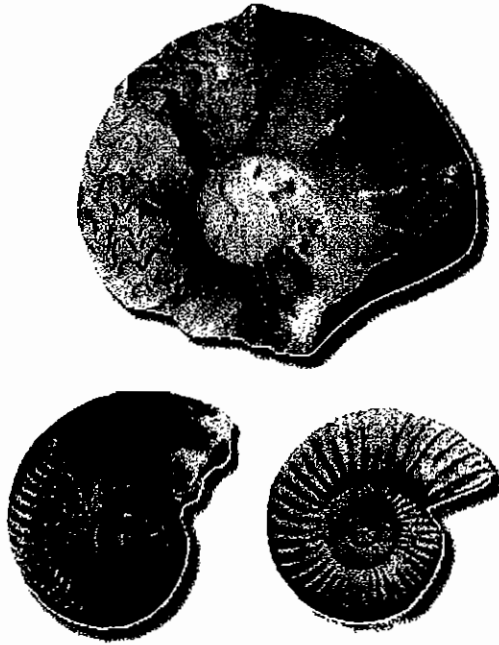
### 3. era (geološko doba) PALEOZOIK

Prije oko 600 milijuna godina započela je druga velika geološka era **paleozoik**. Trajala je oko 370 milijuna godina, a između prethodnog prote-

rozoika i početka paleozoika (tj. epohe kambrija) došlo je do veće vulkanske aktivnosti i glacijacija. U početku još se uvelike giba Zemljina kora, oceani poplavljuju kopno i ponovno se povlače, vlažna i topla razdoblja smjenjuju se s razdobljima suše. No brojni fosilni nalazi (npr. trilobiti, zatim



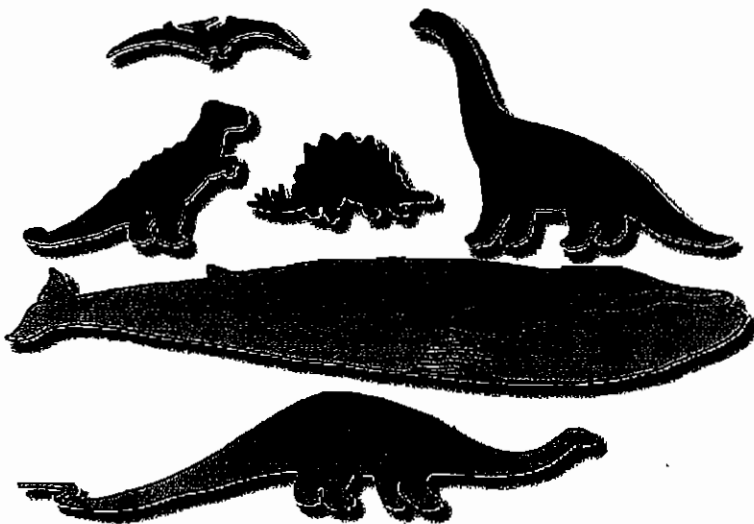
24.1. Trilobiti iz paleozoika, različito prilagođeni oblici



24.3. Amoniti su fosilni mekušci glavonošci zavijene kućice koji su živjeli u mnoštvu raznih vrsta, vrlo rasprostranjeni u morima. Izvršni su provodni fosili za mezozoik, osobito za njegovu jursku periodu.

ramenonošci) svjedoče da je to razdoblje mnogolikog i bujnog života u moru, u vodama, a onda i na kopnu. Paleozoik dijelimo na šest epoha: kambrij, ordovicij, silur, devon, karbon i perm. Ni u kambriju kopnene površine nisu još naseljene životom. No od silura dalje najprije biljke, a onda i životinje osvajaju i kopnena prostranstva.

— Osim brojnih nižih morskih životinja, od kojih su vrlo poznati glavonošci *trilobiti* (sl. 24.1.), u paleozoiku je osobito značajna pojava riba i vodozemaca, a na kopnu kukaca i prvih gmazova. Prvi je predstavnik četveronožnih kralježnjaka izišao



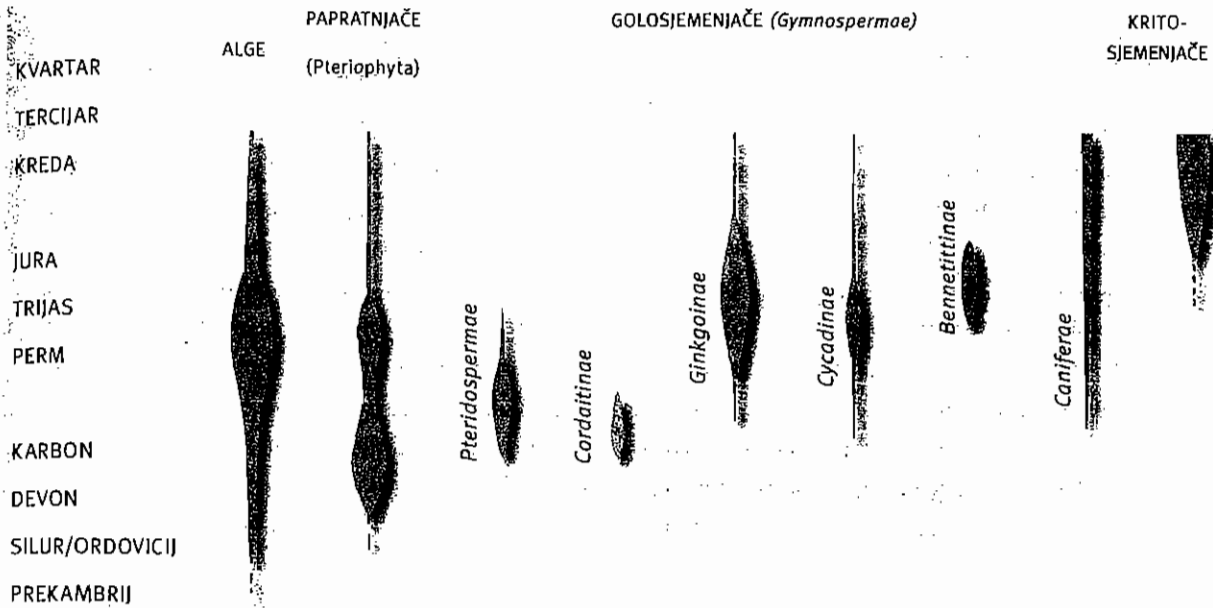
24.4. Izumrli mezozojski gmazovi u usporedbi s veličinom današnjega kita (u letu je *Pteranodon* a niže su mesožderi *Tyrannosaurus*, zatim *Stegosaurus* s koštanim trokutima na leđima te *Brachiosaurus* ispod kita je *Diplodocus*

na kopno potkraj devona, a fosilno je poznat kao štitoglavac, ihtistoga (*Ichthyostega*). Po građi tijela može se shvatiti kao prijelazni oblik između riba i vodozemaca. Sredinom paleozoika imamo fosilno zasvjedočene prve kopnene više biljke bescvjetnjače niska uzrasta sa sporangijima, psi-lofitine koje su ujedno spona između dotad postojećih stelnjajača (stelnjajače: alge, gljive, lišaji) i stablašica. Vlažno razdoblje karbona pogodovalo je pak silnom razvoju najprije golemih papratnjača (vrste roda *Lepidodendron* imaju stabla visoka do 30 m), vrlo visokih preslica (do 10 m) i divovskih crvotočina, npr. rodovi *Lepidodendron* (sl. 24.2.) i *Sigillaria*, koje su tvorile čitave prašume i dale velike naslage kamenog ugljena. Pod sam kraj paleozoika (perm) razvile su se najprije pteridosperme, „paprati sa sjemenjem”, a potom i prave sjemenjače, tj. velike golosjemenjače.

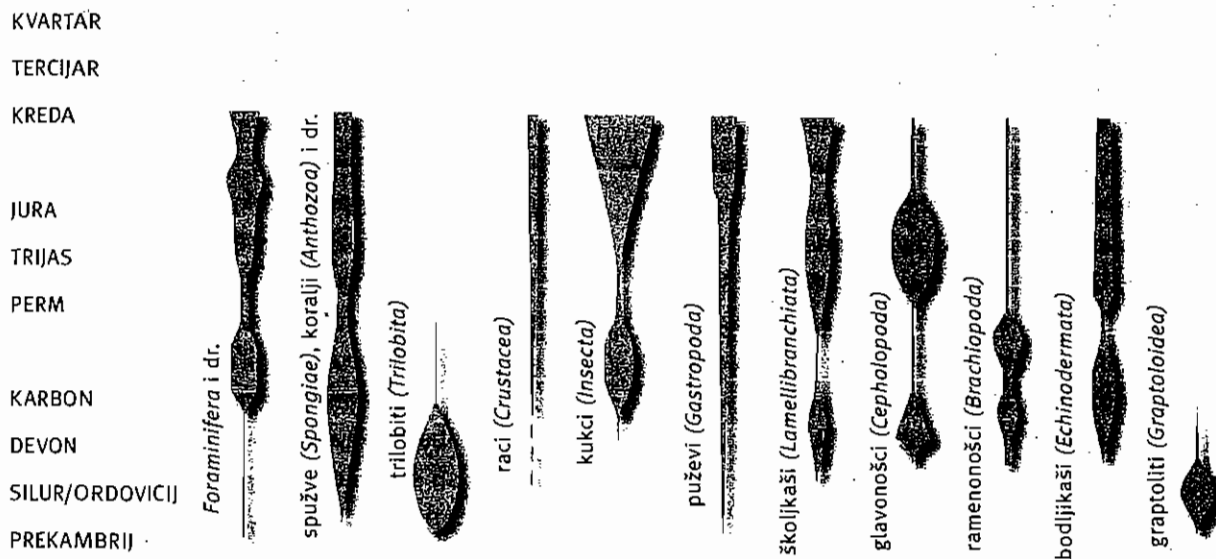
#### 4. era (geološko doba) MEZOZOIK

Ova geološka era (geološko doba) započela je prije oko 250 milijuna, a trajala je oko 160 milijuna godina. Dijeli se na tri perioda: trijas, juru i kredu. Još u paleozoiku formiralo se prostrano kopno na sjevernoj polutki, koje se protezalo od današnje Kanade, preko srednje i sjeverne Europe do Sibira, dok je na jugu bilo veliko jedinstveno kopno Gondvana. Već u permu počelo se to južno kopno razbijati tako da je nastao Indijski ocean, a odvaja se i Australija. Geološki je zanimljivo stvaranje velikoga ekvatorijalnog Tetidinog mora (Tetis-mora) između sjevernoga i južnoga kopna (to je prastaro veliko sredozemno more). U njemu se obilno razvijaju amoniti, veliki glavonošci s kućicom (sl. 24.3.), a u razdoblju krede jednostanični krednjaci (Foraminiferae) s vapnenastom ljušturicom. Mezozoik je osobito poznat i po golemim gmazovima (*Ichthyosaurus*, *Brontosaurus*, *Iguanodon* i drugi) velikim i do 25 metara koji su bili, izuzmemo li današnje kitove, najveće životinje što su ikad živjele na Zemlji. (Da biste imali pravilnu predodžbu o tim veličinama, pogledajte priloženu sliku — sl. 24.4.) Zato se mezozoik zove i „doba gmazova”. Ti su gmazovi ovladali morem, kopnom i zrakom, no svi su izumrli u doba krede, to jest do kraja mezozoika. Umjesto njih, ribe pomalo postaju pravi gospodari mora, a sisavci (od trijasa) i ptice (od jure) osvajaju kopneni i zračni prostor.

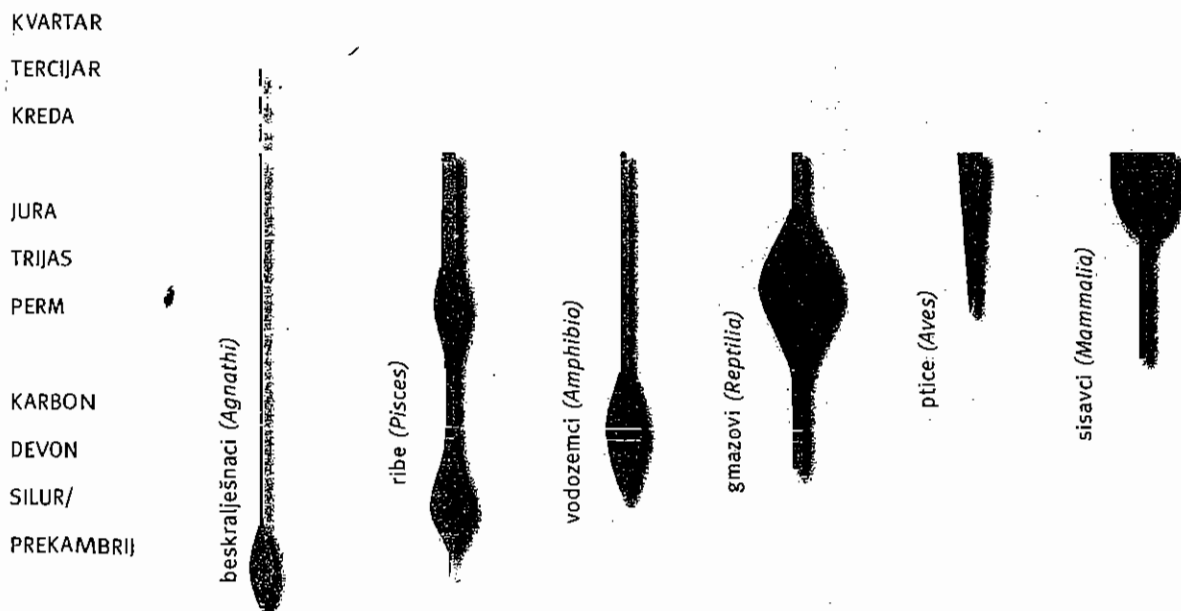
I biljke se mijenjaju. Na kopnu se sve više razvijaju sjemenjače. Općenito se smatra da su



24.5. Vrijeme pojavljivanja i vrhunac razvoja glavnih skupina biljaka



24.6a. Vrijeme pojavljivanja i vrhunac razvoja glavnih skupina beskralješnjaka



24.6b. Vrijeme pojavljivanja i vrhunac razvoja glavnih skupina kralješnjaka

se prve cvjetnjače (među koje ubrajamo golosjemenjače i kritosjemenjače), dakle, golosjemenjače, *Gymnospermae*, razvile iz papratnjača pteridosperma, a cvjetnjače kritosjemenjače (*Angiospermae*) iz skupine golosjemenjača *Cycadophyta*.

### 5. era (geološko doba): KENOZOIK

Peta i posljednja geološka era jest kenozoik koji je (po našem računanju) započeo prije oko 65 milijuna godina i traje još sada. Dijelimo ga na dva perioda: na stariji i mnogo dulji **tercijar**, koji je trajao oko 63 milijuna godina, te na **kvartar** koji, eto, traje već oko 2 milijuna godina i u kojem smo još i danas.

Geološki period tercijar ima pet epoha (v. tablicu), a period kvartar dijeli se na starije razdoblje, pleistocen (diluvij) i njemu dajemo glavninu od spomenuta gotovo 2 milijuna godina, te sadašnjost ili holocen (aluvij) za koji se uzima da već traje oko 11 000 godina, a u njemu smo i danas.

Mi smo, dakle, u geološkoj epohi holocenu (u periodu kvartar, u eri kenozoik).

Katkad se kenozoik (ili, još određenije — tercijar) označuje i kao „doba sisavaca”, jer je u posljednjih šesdesetak milijuna godina došlo do njihove nagle evolucije. S jednakim pravom, međutim, kenozoik bi se mogao zvati i „doba ptica”, „doba kukaca” ili „doba cvjetnjača” (sl. 24.5. i sl. 24.6a, b).

Budući da je riječ o bližim nam periodima, recimo nešto više o tercijaru i kvartaru.

1. period kenozoika: **tercijar**. Još potkraj krede ponovno su nastupila veća boranja Zemljine kore te se izdižu Ande i Stijenjak (Rocky Mountains) u Americi. To se boranje prenosi u tercijaru na stari svijet pa nastaju lančana gorja Alpe, Dinaridi, Kavkaz i Himalaja. Slika kontinenata stalno se mijenja. U mlađem se tercijaru stvara u području današnje srednje Europe posebno, drugo mediteransko more, Paratetis, i još poslije iz njega, oslađeno Sarmatsko more. (Dio tog mora bit će u mlađem tercijaru i za nas zanimljivo Panonsko

more.) Ta su mora odijeljena od velikog Tetisa. Flora i fauna tercijara slične su današnjima, ali im je raspored zbog različite klime bio znatno drukčiji. Iz slojeva tercijara poznati su mnogi neposredni predci današnjih biljnih i životinjskih vrsta, a smatra se da je potkraj tog razdoblja živjelo već više od 80% vrsta današnjega živog svijeta. U tercijaru je došlo do spomenutoga eksplozivnog razvoja sisavaca, koji se umnožavaju brojnošću vrsta i dosežu svoj vrhunac. Valja također primijetiti da će mnoge vrste velikih sisavaca tercijara izumrijeti u geološkom periodu kvartaru.

2. period kenozoika: **kvartar**. U kvartarnom periodu završena su velika geološka zbivanja koja su trajala za vrijeme gotovo čitavog razdoblja tercijara. Mlado lančano gorje oblikovalo je današnje lice Zemlje. No periodične klimatske promjene nastavile su se i dalje zbog promjenljivoga zračenja Sunca i pomicanja Zemljine osi. To je uzrokovalo izmjenu hladnih i toplih razdoblja. Za vrijeme hladnih razdoblja mnogo su veće površine Zemlje bile pokrivene ledom, kakav je danas samo u polarnim krajevima. Ta se razdoblja zovu **ledena doba** ili glacijali, a razlikujemo ih nekoliko jer su bila prekinuta toplijim interglacijalima. Niske temperature za vrijeme oledbi ili glacijacija imale su kao posljedicu uništenje mnogih tercijarnih organizama i njihovo povlačenje u toplije krajeve. U oledbama su se zadržali samo oni oblici koji su bili dobro prilagođeni na hladnoću. Podalje od leda to su crnogorične šume, bliže ledu tundra, a od životinja polarne lisice, losovi, mamuti, bizoni i životinje koje se uvlače u špilje, kao špiljski medvjed i špiljska hijena. Iz doba gornjega kvartara (pleistocena) brojni su i ostaci pračovjeka koji je također živio i u špiljama. Izvan područja oledbe nastavljaju se flora i fauna tercijara sa svim značajkama evolucije prema prilagođenijim oblicima. Odjeljuju se posebne florne i faunističke regije kakve su uglavnom još i danas.

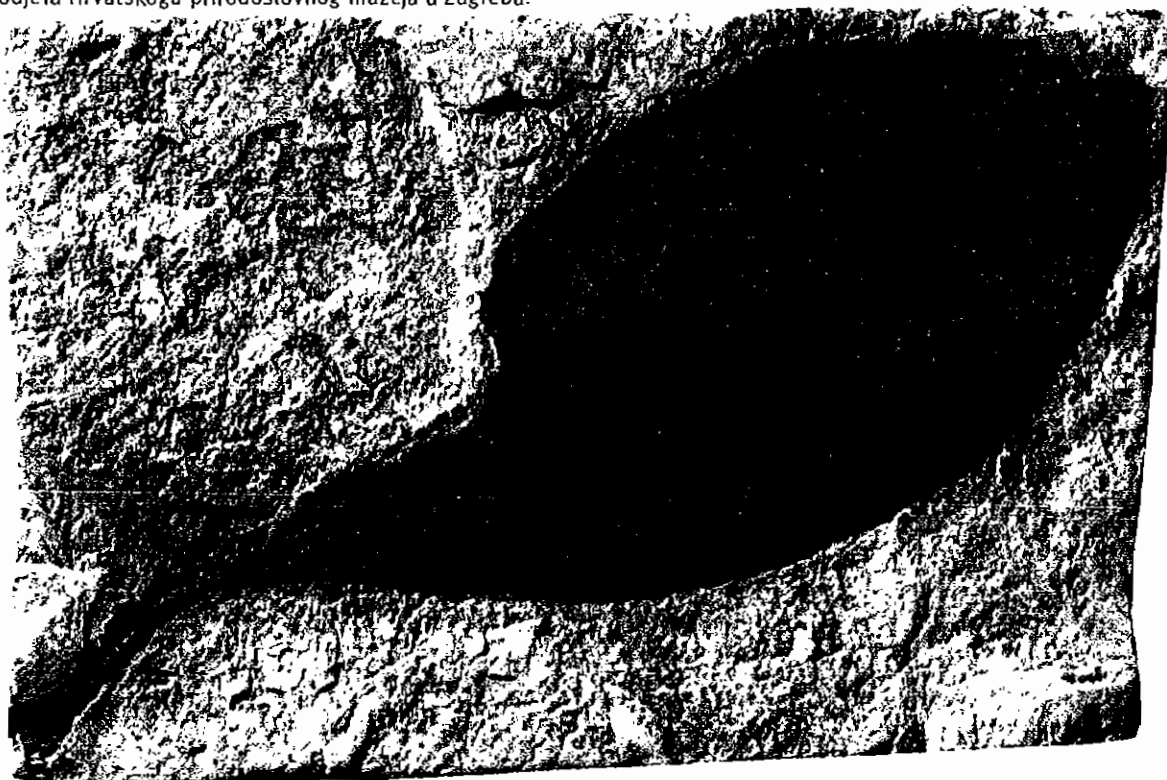
## Sažetak

Bitno je uočiti da su se u pojedinim erama, njihovim periodima i epohama dogodili važni evolucijski pomaci. Prvi jednostavni bakterijama slični jednostanični organizmi (prokarioti) razvili su se u arheozoiku (prije oko 3,8 milijardi godina). Počevši od gornjeg pretkambrija, tj. od proterozika (prije oko 1,6 milijardi godina), već su se razvili i prvi eukarioti te prve višestanične životinje i autotrofne alge. Zrak je bio sve bogatiji kisikom, pa je u kambriju (počevši od prije oko 570 milijuna godina), u nepunih stotinjak milijuna godina došlo do prave „eksplozije života,” razvilo se sedamdesetak tipova organizacije (koljena) životinjskoga svijeta u morima, uključujući primitivne svitkovce. Nadalje, u eri paleozoika, u periodu silur, prije više od 400 milijuna godina razvili su se prvi kralježnjaci (ribe beščeljusnice), a prve višestanične biljke počinju osvajati kopno. U devonu (prije oko 380 mil. godina) pojavili su se prvi kopneni kralježnjaci (vodozemci) i drvenaste golosjemenjače, a od karbona (od prije oko 300 mil. godina) gmazovi. Oni će doći do vrhunac u geološkom dobu mezozoiku, u juri (prije oko 150 mil. godina), kad su se razvile i prve kritosjemenjače. Od kraja mezozoika, tj. od krede (prije oko 120 mil. godina) ubrzano se razvijaju sisavci i cvjetnjače; u donjem pleistocenu (prije oko 2 mil. godina) pojavljuju se prvi predstavnici ljudskog roda (rod *Homo*), tj. čovjek.

## Pitanja

1. Koliko je otprilike star planet Zemlja?
2. Na temelju čega su prirodoslovci podijelili prošlost Zemlje u pet era (geoloških doba)?
3. Kako se zove pet geoloških doba (era)?
4. U kojem se geološkom dobu pojavio prvi život?  
*prekambriju*
5. Kad su se u evoluciji pojavili kralježnjaci?  
*prije 100 milijuna godina*
6. Jesu li se prvi kralježnjaci razvili u vodi ili na kopnu?
7. Što je karbon i na što te naziv te formacije podsjeća?
8. Zašto mi za kenozoik velimo da je „doba sisavaca”, a ne npr. „doba cvjetnjača”?
9. Koja je osnovna značajka živoga svijeta u kasnom prekambriju?
10. Što je to fanerozoik i koliko otprilike traje?
11. Što je u geologiji apsolutna starost nekih slojeva, okamina i sl. i kako se određuje?
12. Koja je tvrdnja o čovjeku, s prirodoslovnog stajališta, točna:  
(a) posljednji se pojavio kao „kruna svih stvorenja”,  
(b) prva ljudska vrsta u evoluciji pojavila se kad su negdje u Africi postojale skupine sisavaca (primata) unutar kojih su, pod djelovanjem odabirnoga pritiska, „u borbi za život” došle do izražaja neke njihove prednosti, npr. život u zajednici, nužnost što preciznije komunikacije, uspravno kretanje otvorenim prostorima, pomno promatranje okoliša, uporaba ruku za izradu oruđa.

Rhamunus jirusi Pilar, pasjak, iz zbirke sarmatske flore Zagrebačke i Samoborske gore. Zbirka Geološko-paleontološkog odjela Hrvatskoga prirodoslovnog muzeja u Zagrebu.



# EVOLUCIJA JE PROCES PRILAGODBE PROMJENAMA OKOLIŠA

## POSTANAK VRSTA

Kad pročitate ovo poglavlje, naučit ćete:

1. da je evolucija proces u kojemu populacije raznih vrsta postaju prilagođene uvjetima okoliša,
2. da organizmi imaju niz općih prilagodbi koje su onda uglavnom baština pripadnika vrlo različitih skupina koje će se iz njih razviti i još neke posebne prilagodbe karakteristične za pojedine velike skupine (građa organa za razmnožavanje, zaštitne boje, razni oblici oponašanja, mimikrije itd.),
3. što je to konvergentna evolucija i kakvim prilagodbama može uroditi.

Ako bismo htjeli do u potankosti opisati razne načine kako su se organizmi prilagodili okolišu i kako su doskočili uspješnom zadovoljavanju raznih svojih potreba za hranom i razmnožavanjem, trebalo bi napisati na tisuće knjiga. Ovdje ćemo se kratko osvrnuti samo na neke opće načine prilagodbi u biljnom i životinjskom svijetu. Vazda

imajući na umu da su prilagodbe zapravo rezultat koji se postiže u uzajamnu djelovanju promjenljivog okoliša i varijabilnih genoma snagom prirodnoga probira. S obzirom na utjecaj na evoluciju, valja istaknuti da prilagodbe jesu posljedica evolucije, ali isto tako u samoj evoluciji neke dostignute prilagodbe mogu biti odskočne daske za daljnju evoluciju. Razlikovati se, naime, mogu opće prilagodbe i posebne (specijalne) prilagodbe.

### Opće prilagodbe

To su prednosti postignute u evoluciji koje cijelim skupinama organizama omogućuju prodor u nove, dotad neiskorištene životne prostore i uspješnu evoluciju jer su postigli neku vrlo povoljnu značajku. Takva opća prilagodba bila je npr. odvojenost venskog i arterijskog krvotoka u sisavaca, adaptacijska prednost (stalna tjelesna temperatura, manja ovisnost o okolišu) koju su najprije postigli neki stari gmazovi predci svih sisavaca.

S ove piše



25.1. Adaptivna radijacija u evoluciji sisavaca: svi tako različiti rodovi razreda sisavaca potekli su od zajedničkog pretka, iz razreda gmazova, koji je ovdje u središtu; od njega su, poput zraka (radijacija!), prilagođujući se različitim uvjetima života, nastali svi sisavci





25.2. Divovski kaktu saguaro koji živi u pustinji sjeverozapadne dijela Sjedinjenih Američkih Država izvrstan je primjer prilagodbe na krajnje oskudne uvijete života

svaka živa skupina neprestance teži širenju i zauzimanju novih staništa. Tako s vremenom prirodni odabir dadne nove oblike, a širenje je poput zraka iz jednoga središta. Ovdje možemo samo nešto reći o tim posebnim prilagodbama, i to u vezi s prehranom i razmnožavanjem, konvergentnom evolucijom, zaštitnim bojama i sl.

#### **Prilagodbe u vezi s prehranom**

Lijep primjer takve adaptivne radijacije jest razvoj svih placentalnih sisavaca iz kukcoždera, nalik na rovkke (sl. 25.1.). Tu su psi i jeleni prilagođeni za život na tlu i brzo trčanje; vjeverice i primati prilagođeni životu na drveću; šišmiši, osposobljeni za let; dabrovi i tuljani prilagođeni životu u vodi i na suhom; posve vodeni sisavci, kitovi, dupini i morževi; sisavci koji žive u rupama pod zemljom, krtice, rovkke itd. Ovisno o prehrani, te životinje imaju broj i izgled zuba, duljinu i broj nožnih kostiju, mišice, debljinu i boju krzna. Vrlo su zanimljive brojne prilagodbe u raznih polupustinjskih biljaka na štednju vode (sl. 25.2.).

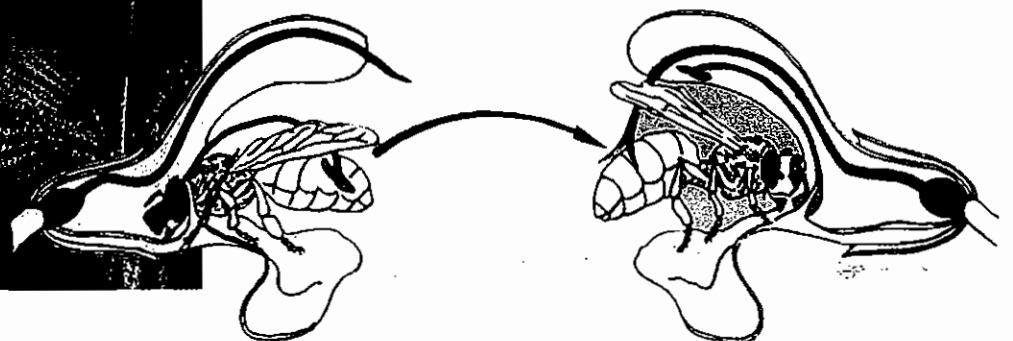
#### **Posebne ili specijalne prilagodbe**

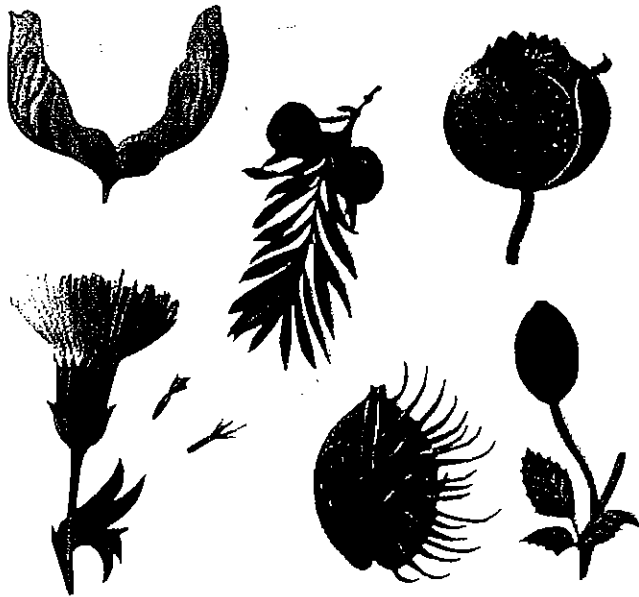
Postižu se unutar raznih skupina ovisno o načinu života, prehrane i sl. Primjerice posebno prilagođena zubala sisavaca biljoždera i mesoždera lako je prepoznati već na prvi pogled. Općenito se barata pojmom adaptivne radijacije, tj. u evoluciji, natječući se za hranu i životni prostor,

#### **Prilagodbe u vezi s razmnožavanjem**

Spomenimo samo posebne prilagodbe u cvjetnjača. U onih koje se oprašuju samo vjetrom prašnici imaju duge prašničke niti. Mnoge biljke imaju obojene cvjetove prilagođene za oprašivanje uz pomoć kukaca (sl. 25.3.). Mnoge imaju sjemenje prilagođeno što uspješnijem rasijavanju: sjetite se okriljenih sjemenki javora, kitica dlaka u maslačka

25.3. Cvijet je često pun raznih prilagodba koje osiguravaju uspješno oprašivanje, npr. pomoću kukaca





25.4. Biljke su često prilagođene za rasprostranjivanje svojih sjemenja

(rasprostranjivanje vjetrom, anemohorne biljke), ili onih koje se rasprostranjuju prihvaćanjem za životinjsko krzno s pomoću raznih kukica, kao u čička (sl. 25.4.).



25.6. Tigar u svojem prirodnom okolišu: savršen primjer mimetizma kod jednog izrazitog grabežljivca

### Konvergentna evolucija

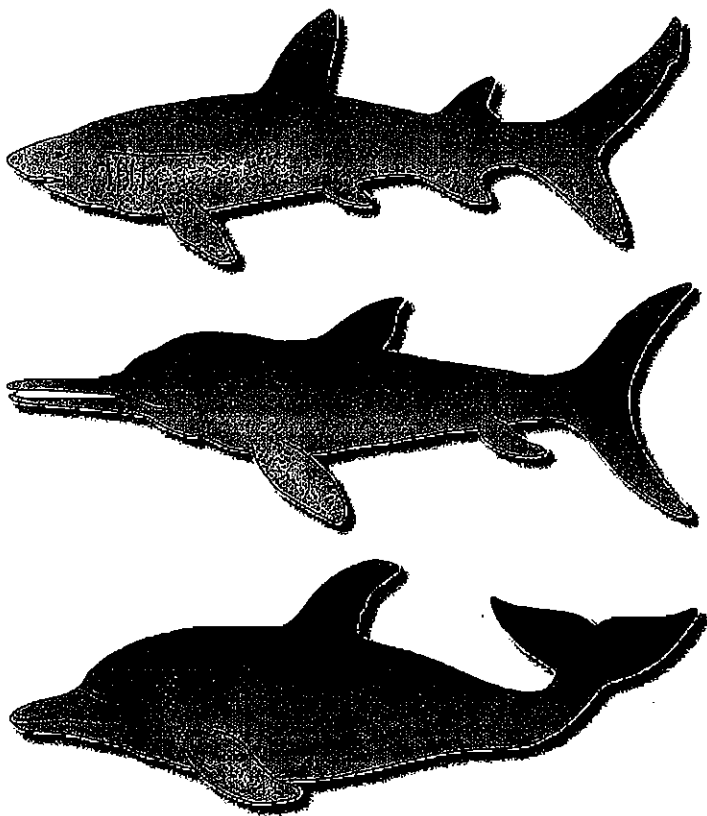
U živom svijetu zanimljiva je pojava konvergenције koju smo već spomenuli govoreći o dokazima za evoluciju. Naime, kad pripadnici raznih skupina životinja žive u sličnom tipu staništa, u evoluciji razvijaju slična ustrojstva svojih organa, tj. stječu prilagodbe, npr. u smislu što boljšega kretanja u vodi. Tako su npr. morski pas (riba), izumrli ihtiosaur (gmaz) i dupin (sisavac) postigli u evoluciji vrlo slično riboliko, hidrodinamično tijelo, lednu peraju, repne peraje, krilima nalik na prednje peraje. Dakle, vrlo su slični, premda su srodstveno daleko (v. sliku 25.5.).

Oponašanje pripadnika drugih vrsta kao prilagodba (mimetizmi, mimikrija)

Kao plod evolucije, često pripadnici različitih vrsta imaju, zbog obrambenih razloga, boju ili oblik okoliša ili pripadnika drugih vrsta. To je zaštitna boja ili zaštitni oblik. Jednim imenom ta se pojava u biologiji zove mimetizam ili mimikrija. Pritom se „oponašaju“ oblik, boja ili ponašanje pripadnika nekih drugih vrsta.

1. Zaštitna obojenost (zaštitna boja) čini životinju manje uočljivom njezinu neprijatelju. Tako mnoge životinje imaju tijelo, dlaku i perje iste boje koje je okoliš u kojem žive. Neke, kao npr. hobotnica, kameleon, mogu boju tijela mijenjati prema podlozi na kojoj se nađu. Bijela boja polarnih životinja štiti ih od napadača, a ujedno ih skriva kad one napadaju svoj plijen. To je tzv. agresivni mimetizam (sl. 25.6.).

2. Opominjuća, upozoravajuća obojenost sastoji se u



25.5. Konvergentna evolucija; gore morski pas (riba), u sredini ihtiosaur (izumrli gmaz), dupin (sisavac)



25.7. Inače neotrovna zmija *Leptophis* u opasnosti zauzme vrlo prijeteći položaj, čime trenutačno zbuni neprijatelja i dobije priliku da mu hitro umakne



25.9. Cvjetovi nekih orhideja posve nalikuju spolnom partneru kukca koji će izvesti oprašivanje

živim i uočljivim bojama koje imaju stvarno otrovne i za jelo neugodne životinje kao opomenu mogućim grabežljivcima da ih ne napadaju. To je slučaj kod mnogih zmija, daždevnjaka i sl. Takva, opominjuća obojenost zove se i aposemija (aposemična obojenost), (sl. 25.7.).

3. Mimikrija je općenito pojava da organizmi nalikuju na neke druge žive ili nežive stvari, tako da su primili oblik lista, grančice, trna, i sl. (sl. 25.8.). Čest je također slučaj da cvjetovi entomogamnih biljaka, primjerice orhideja, jako nalikuju na ženke nekih kukaca, pa čak izlučuju i odgovarajuće spolno primamljujuće mirise, što mami mužjake i tako se uspješno postiže oprašivanje (sl. 25.9.).

*entomogamnih*



25.8. Neki kukci vrlo uspješno oponašaju list ili grančicu

#### S a ž e t a k

Činjenica je da u prirodi doista postoji borba za opstanak (borba za hranu, prostor, svjetlo). U tom nadmetanju održavaju one varijante koje imaju neke prednosti upravo u takvom okolišu. Rezultat je evolucija i mnoštvo ustrojstava po kojima su pripadnici raznih populacija (vrsta) izvrsno prilagođeni, adaptirani.

#### Pitanja

1. Što su prilagodbe u živih bića? Navedi takve prilagodbe s obzirom na rasprostranjivanje biljaka.
2. U kakvom su odnosu evolucija i adaptacije?
3. Što je konvergentna evolucija?
4. Kakve sve uloge može imati obojenost organizma?
5. Što mislite, kako kameleon ili hobotnica mijenjaju boju ovisno o okolišu?
6. Što, s obzirom na životnu sredinu, zaključujemo iz redoslijeda pojavljivanja u dalekoj prošlosti: ribe, vodozemci, gmazovi...? Pokušajte nastaviti taj niz.

# TIPOVI I POGLAVITE SNAGE EVOLUCIJE

## POSTANAK NOVIH VRSTA

Kad pročitate ovo poglavlje, mogli biste naučiti:

1. da se mogu razlikovati sukcesivna (anageneza) i divergentna evolucija (kladogeneza),
2. da su temeljne snage koje omogućuju evoluciju: mutacija, rekombinacija, prirodni odabir i genski „drift”,
3. da je ishodište evoluciji u neograničenoj varijabilnosti potomstva,
4. da se evolucija događa u populaciji, a da je predmet prirodnog odabira jedinka (organizam),
5. da tijekom evolucije jedna vrsta postaje iz već postojeće vrste, pri čemu je bitna uloga raznih vrsta odijeljenosti (izolacije) populacije ili dijela populacije.

## Tipovi evolucije

Čini se da možemo uočiti postojanje dvaju tipova evolucije. Jedna je susljedna ili sukcesivna, druga je račvasta ili divergentna.

### Sukcesivna evolucija — anageneza

Za sukcesivnu evoluciju važna su kolebanja u sastavu gena, tj. male nasljedne promjene u zalihima gena neke populacije. Tu iz naraštaja u naraštaj dolazi do kolebanja u brojčanom omjeru homozi-

gotnih i heterozigotnih jedinki. Sukcesivna evolucija sama za sebe ne stvara nove, promijenjene populacije ni nove vrste, nego samo proizvodi nestabilne genotipove, no na dugi rok može se postići velika fenotipska razlika. Takav je tip evolucije nerijetko moguće pratiti u paleontologiji.

### Divergentna ili kladistička evolucija

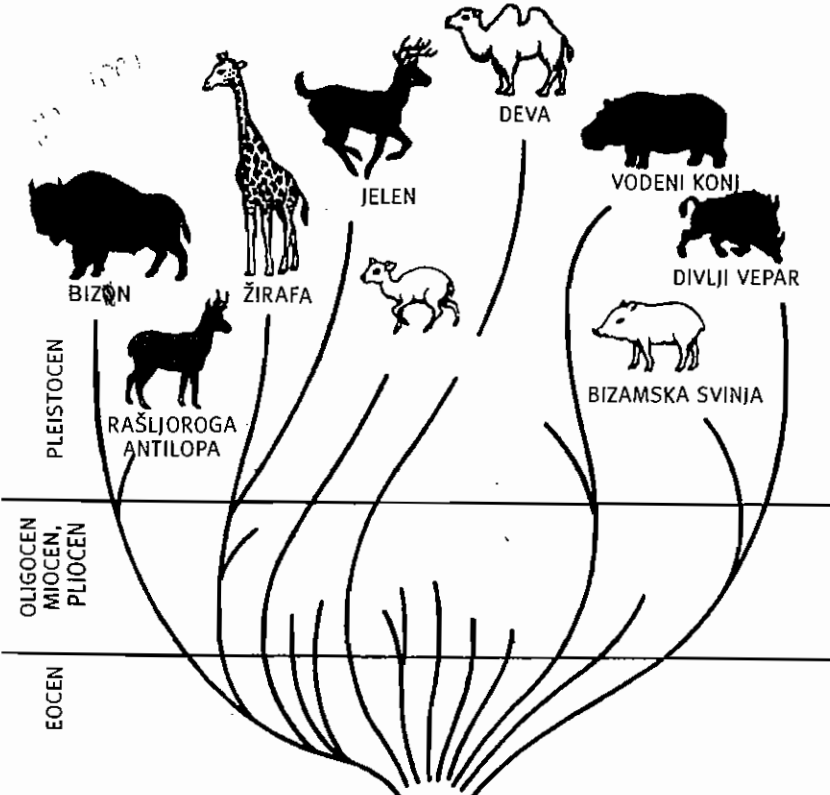
Drugi, mnogo poznatiji tip evolucije koji se događa u mnogo dužem vremenu jest divergentna, račvasta evolucija. Njome nastaju stvarno nove populacije, odnosno vrste. Paleontolozi najbolje znadu kako je sva tako golema raznolikost izumrloga i sadašnjega živog svijeta zapravo rezultat tisuća i tisuća divergencija za vrijeme od oko 3,5 milijardi godina povijesti života na Zemlji. Pravo govoreći, svaka sukcesivna evolucija, na dovoljno dugi rok, pokaže se kao divergentna, tj. snagom prirodnog odabira, u geografskoj izolaciji dađe nove vrste. Divergentna evolucija u procesima adaptivne radijacije polazi od ishodišnoga zajedničkog oblika i daje nove vrste koje pripadaju i različitim rodovima i porodicama (sl. 26.1.).

### Temeljne snage evolucije

Što pokreće evoluciju? Koja je to snaga koja rada promjenljivost? Kako različite populacije ili dijelovi populacija (dem) mogu biti ishodište novih vrsta? Ima mnogo pitanja na koje je teorija evolucije uspješno odgovorila, ali i mnogo drugih još uvijek vrlo nejasnih kojima se napose bave genetika, molekularna biologija i ekologija. Čini se da se kao poglavite snage evolucije mogu smatrati: mutacija, prirodni odabir (selekcija), rekombinacija i genski „drift” (genska snaga).

Kako iz genetike znate (vidjeti u ovoj knjizi), mehanizmi biološkog nasljeđivanja djeluju tako da se nakon nekoga vremena postigne genetička ravnoteža. Ako su svi faktori okoliša stalni, frekvencija se gena iz naraštaja u naraštaj u nekoj populaciji neće mijenjati,

26.1. Divergentna evolucija adaptivnom radijacijom sisavaca dvopapkara



nego će biti u ravnoteži. Praktično, u prirodi toga jedva može biti. Zalihe gena stoga se manje ili više iz generacije u generaciju mijenjaju. Silama evolucije nazivamo one glavne uzroke koji pridonose promjenama učestalosti (frekvencije) gena. To su četiri takve netom spomenute temeljne sile: mutacija, rekombinacija, prirodna selekcija i genska sila ili „drift“.

### Mutacija

To je promjena u nasljednoj osnovi ili genomu. Mutacije su, dakle, nasljedne promjene u redosljedu baza molekule DNA. Mutacija osigurava nasljednu varijabilnost, čime se omogućuje evolucija. Neke su mutacije vrlo rijetke, a druge se događaju češće.

Što sve može biti mutacija ili nasljedna promjena koja se obično odrazi i u fenotipu? Najprije, tako zovemo svaku kromosomsku promjenu, uključujući npr. delecije i slične preinake nastale zamjenama dijelova kromosoma. Zatim, kao druga krajnost, mutacija je promjena i u samo jednoj bazi unutar slijeda nukleotida DNA. Ako uzmemo u obzir da na toj, molekularnoj razini, svaki prosječni gen može imati i 1 000 parova baza, a da na svakoj od njih može nastati promjena i tako dati jedan od triju različitih oblika, jasno je da postoje četiri različita moguća oblika za svako mjesto, a to znači četiri na tisuću ili deset na 602 razne kombinacije baza u dotičnom genu. Na razini DNA, dakle, broj mogućih mutacija zapravo je beskonačan.

Većina mutanti promjena samo je u jednoj bazi i ona se, ako je neutralna, brzo izgubi. Ako se ona učvrsti, posebno ako je populacija manja, ona će biti sve učestalija unutar populacije i tako će biti jedna od sila ili snaga evolucije.

### Rekombinacija

Smatra se da iznimno pridonosi varijabilnosti potomstva, a time i evoluciji. Riječ je o prerasporu dijelova kromosoma za vrijeme crossing-overa u mejozi, dakle, pri nastanku spolnih stanica ili gameta.

### Prirodni odabir ili prirodna selekcija

Kako smo upravo istaknuli, za evoluciju su važne promjene u genima. No, važnost mutacija u tome je što snaga mutacije osigurava grubi materijal na koji djeluje prirodni probir (selekcija) i tako se za pravo događa evolucija. Očito je, dakle, da evolucije nema bez mutacija. Darvinisti ipak kao

da, više i od samih mutacija, ističu snagu prirodnog odabira, odnosno presudnu važnost okoliša. Doista, premda prirodni probir izravno ne stvara nove značajke (nego samo izabire među onima koje se pojave), selekcija je doista važna snaga jer upravo ona određuje koji će mutanti preživjeti, odnosno koji i kakvi geni će ostati u igri i dalje moći mutirati. Time prirodni odabir posredno, ali stvarno utječe i na daljnji tijek mutacija i na samu evoluciju.

Govoreći o mutacijama, razlikujemo indiferentne (neutralne) promjene gena, letalne ili smrtonosne i korisne (podobne). Uvijek je, dakako, riječ o promjeni u jednom ili više nukleotida u molekuli DNA, tj. o promjeni gena u razne alele. Zbog toga nastupaju promjene u izgledu, ponašanju, ustroju organizama itd. Zanimljivo je pritom da neki geni mutiraju često, otprilike jedan gen na 2 000 spolnih stanica (mutageni aleli), dok neki ne mutiraju ni nakon nekoliko milijardi staničnih dioba.

### Genska snaga ili „drift“

Također je jedna od snaga evolucije. Događa se u malim populacijama u kojima se neki mutirani gen može održati ili izgubiti suprotno pravilima po kojima obično djeluje selekcija. Zamislimo npr. malu zatvorenu populaciju i u njoj pojednostavnjeno promotrimo samo dvije jedinke. Od jednoga člana s AA alelom mutacija stvori heterozigotnu jedinku Aa koja se križa s drugom, homozigotnom jedinkom. Tako nastaju samo potomci AA i Aa. Ako od njih nastane velik broj potomaka, obično će biti podjednako AA i Aa. Ali zbog zakona vjerojatnosti, odnos genotipova varirat će ako su brojevi potomaka niz 0, 1, 2, 3, 4, ... n. To znači da, ako se ne pojavi nijedan potomak ili nijedan ne doživi spolnu zrelost, mutacija će biti izgubljena. Ako pak jedan mutant preživi, vjerojatnost da će se mutacija održati jest 50%, a ako prežive dva potomka, 25% itd. Ako je samo jedan potomak, on može biti Aa (50%) ili AA (50%). Ako ih je npr. deset, tad su razne kombinacije: 10AA; 9AA i 1Aa; 8AA i 2Aa; 7AA i 3Aa; 6AA i 4Aa; 5AA i 5Aa; 4AA i 6Aa; 3AA i 7Aa; 2AA i 8Aa; ili 1AA i 9Aa. U bilo kojem slučaju, osim kombinacije 5AA i 5Aa, u zalihi gena jedan genotip i jedan alel neće biti u ravnoteži. Iz generacije u generaciju taj se proces nastavlja i u kratkom vremenu mutant se ili eliminira ili svi organizmi imaju mutirani gen.

Genski „drift“ kao snaga evolucije zasniva se,

Archaeopteryx - praptilica

dakle, na činjenici da će cijele male zatvorene populacije, u samo nekoliko generacija, fiksacijom određenog gena ubrzo postati homozigotne. A budući da se vrste obično doista sastoje od matih, na razne načine izoliranih populacija, utjecaj genskog „drifta“ također je važan pri postanku novih vrsta, uz pretpostavku da je okoliš relativno dosta stabilan.

### Vrste u prirodi i važnost izolacijskih mehanizama u nastajanju novih vrsta

Ljudima je od davnine jasno da postoje prirodne skupine vrlo sličnih bića koja su smatrali posebnim vrstama i nazivali raznim imenima: hrast, bukva, lipa, pas, vuk, medvjed, šaran. Tu, kao i u prvih sistematičara, poglaviti je morfološki kriterij (oblik, opći izgled, plod kojim rode, i sl.), pa govorimo o tipološkom ili morfološkom pojmu vrste.

Dosta je danas prihvaćen **biološki pojam vrste** koji pripadnicima jedne vrste smatra sve članove različitih populacija koji se međusobno rasploduju ili se mogu rasplodivati (interfertilitnost). Vrsta je, dakle, prirodna populacija (ili skup populacija) u kojoj se jedinke mogu stvarno ili potencijalno međusobno rasplodivati. Drugim riječima, to znači da se pripadnici različitih vrsta ne mogu prirodno međusobno rasplodivati. Vrste su prirodno izolirane zalihe gena.

### Oblikovanje novih vrsta, specijacija

Proces u kojem se tijekom vremena iz neke već postojeće vrste razvije nova vrsta organizama zovemo specijacija. Velik je problem kako se to događa. Darwin je predložio jedan od mehanizama koji pretpostavlja (1) postojanje nasljedne varijabilnosti, tj. činjenicu da se jedinke unutar populacije međusobno genetički razlikuju po svojem ustrojstvu, fiziologiji i ponašanju i (2) uzeo je u obzir prirodni odabir koji među tim nasljednim varijacijama (mutantama) ništi manje podobne, manje sposobne s obzirom na netom spomenute značajke. Prirodni je odabir zapravo djelovanje okoliša. Budući da je zapravo riječ o genetski uvjetovanoj većoj prilagođenosti u kojoj se uspješnost iskazuje u diferencijalnom preživljavanju i ostavljanju (brojnijeg) potomstva, određene značajke u nekoj populaciji, ili u dijelu populacije, na duži rok, sve su više zajedničke. Ako su dvije populacije, ili možda dva njezina dijela, mjesno dovoljno odvojene, svaka će od njih skupljati određene

Oblikovanje novih vrsta

značajke sukladno uvjetima svojeg okoliša. Ako, dakle, među njima nema miješanja, doći će do sve većeg razilaženja značajki (divergencija) i, tijekom vremena, do takvih razlika da se neće moći uzajamno rasplodivati. To je jedan, dosta jednostavan način nastanka neke nove vrste u kojoj cijepanjem (Darwin: *by splitting*) iz jedne nastanu dvije vrste. Taj proces, u pravilu, ipak teče dosta sporo i ima svoju stupnjevitost. Naime, iako se novi genetski tipovi izolacijom sve više ustaljuju prilagođeni svojim ekološkim uvjetima, redovito neće toliko brzo biti riječ o posve novim, što će reći genetički ili rasplodno zatvorenim populacijama koje zovemo vrste. Na nekoj razini takve divergencijom nastale populacije genetički su još uvijek otvorene, što znači da se međusobno još mogu križati dajući plodno potomstvo. Tad su to podvrste (lat. subspecies) ili rase.

### Razni oblici izolacije

#### i njihova važnost u specijaciji

Izolacija je neki oblik odvojenosti među skupinama biljaka ili životinja, tj. među dijelovima njihovih populacija, demima, populacijama, vrstama, tako da se one međusobno ne dodiruju (geografska ili prostorna izolacija) ili se zbog raznih uzroka međusobno ne miješaju (etološka, genetska, morfološka izolacija). Važnost je izolacije među skupinama istovrsnih organizama velika jer bez nje ne bi bilo novih vrsta.

U prirodi razne životne zajednice mogu biti na razne načine i u različito izolirane. Obično se u prvih pamišlja na prostornu ili geografsku odvojenost (izolaciju). Uz geografsku, međutim, govori se i o drugim oblicima izolacije, npr. o ekološkoj izolaciji ako se vrlo srodne populacije vrlo razlikuju u vrsti hrane, u prilagođenosti na lokalne temperature, vremenu hranjenja i sl. Ako je naglasak na razlikama u raznim oblicima ponašanja, izlučivanju specifičnih mirisa, zvukova, raznim vremenima aktivnog života (danju, noću) i sl., govori se o etološkoj izolaciji. Katkad se spominje i spolna izolacija koja se može promatrati više kao morfološka (mehanička) izolacija, primjerice ako je riječ o nerazmjeru u veličini ili u ustroju rasplodnih organa (čest slučaj u nekih leptira), ili je posrijedi više unutrašnja izolacija, u kojoj, i kada dolazi do parenja, nema plodnog potomstva jer je riječ o neslaganju među kromosomima ili genima dviju inače vrlo srodnih skupina.

## alopatrijsku i simpatrijsku specijaciju

### Alopatrijska i simpatrijska specijacija

U tzv. alopatrijskoj specijaciji (grč. *állos* – drugi; *patria* – podrijetlo, rod) razvoj teče u dvjema prostornim izoliranim populacijama koje potječu od zajedničkog ishodišta, ali žive u raznim obitavalištima. Ako su one dosta dugo odvojene, snagom djelovanja varijacije, selekcije i „drifta” stvorit će se rasa, podvrsta i, konačno, nove (alopatrijske) vrste. U drugim slučajevima izolacije, kad je ona više ili manje genetski uvjetovana, i bez prostorne izolacije među srodnim populacijama stvore se razni oblici sve veće reproduktivne odvojenosti. Kako je to slučaj kada se proces nastanka novih vrsta događa unutar istih obitavališta (habitata), govori se o simpatrijskoj specijaciji (grč. *syn* – s, sa, skupa; *patria* – podrijetlo).

Osobito su zanimljivi neki slučajevi postanka novih vrsta simpatrijskom specijacijom u biljaka poliploidijom, stvaranjem križanaca samooplodnjom i sl. U nekim od tih slučajeva biljni križanci (hibridi) mogu se rasplodivati uzajamno (interfertilnost), ali ne i s ishodišnim roditeljskim vrstama. Ta je pojava odigrala veliku ulogu u stvaranju raznoga kulturnog bilja, npr. žitarica (sl. 26.2.).

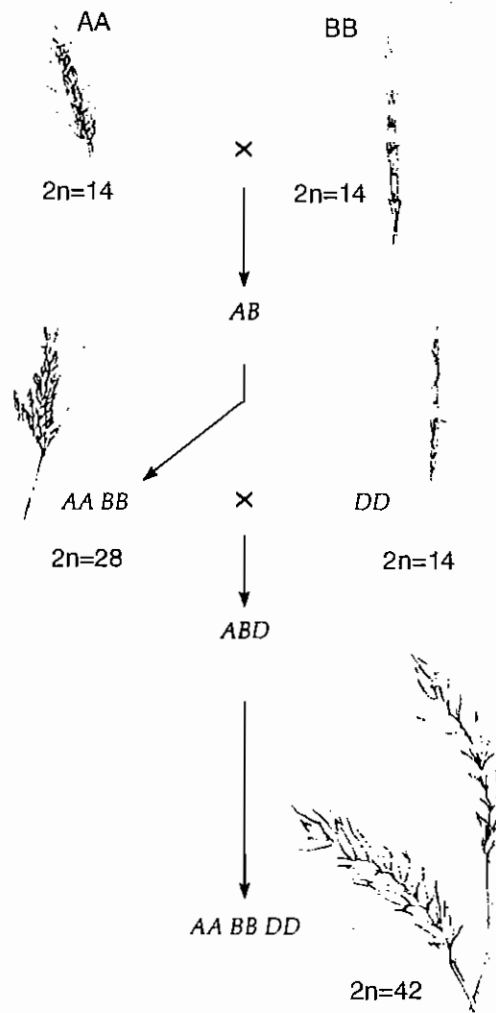
Ovdje, razumije se, ne možemo ulaziti u teška pitanja definicije vrste u slučaju organizama koji se ne razmnožavaju spolno, u onih u kojih je samooplodnja redovita, ili u nekim drugim slučajevima gdje su potomci posve istovjetni roditelju i reprodukcijски izolirani od svih drugih jedinki (neki oblici partenogeneze). Recimo samo to da u takvim slučajevima u evoluciji, zasigurno, glavnu ulogu imaju sile mutacije i genskoga „drifta”, a ne selekcija. Moderna biologija i u tom području ima još mnogo, mnogo posla.

### Sažetak

Pitanje postanka vrsta (specijacija), kao rasplodno izoliranih populacija, jedan je od temeljnih problema moderne biologije. Već je Darwin otkrio glavne snage koje dovode do pojave neke nove vrste, a danas je taj proces mnogo potpunije objašnjen s pomoću pojava nasljedne varijabilnosti (mutacije), prirodnog probira (selekcije), genske snage ili „drifta” i raznih oblika izolacije organizama. Pitanja razvoja velikih skupina (rodova, porodica, redova, razreda, koljena), tzv. makroevolucija u osnovi se objašnjava na razini postanka vrste, tj. na razini mikroevolucije, ali kad se uđe u pojedinosti, i danas je još mnogo neriješenih problema.

### Pitanja

1. Što su vrste, kako se današ definiraju?
2. U čemu se podvrsta (rasa) bitno razlikuje od vrste?
3. Zašto je mutacija temeljna snaga evolucije?
4. Zašto je to i selekcija?
5. Kakva u prirodi može biti izolacija i koja je važnost izolacije za evoluciju?
6. Ako znamo što utječe na postanak novih vrsta, što misliš, može li se jedna vrsta pojaviti na dva vrlo udaljena mjesta na Zemlji?
7. Može li se iznova pojaviti neka vrsta ako je nekoć izumrla? Objasnite opširnije svoj odgovor.
8. Što znači da je vrsta dinamična stvarnost?
9. Po čemu je vrsta stvarna, a ne tek, možda, zbog praktičnih razloga izmišljena kategorija u sistematici?



26.2. Evolucija pšenice (*Triticum aestivum*) dobila je svoju današnju garnituru od  $2n = 42$  kromosoma od triju predačkih vrsta proizvedenih poliploidijom (greškom u mejozi). Najprije, ljudi su na Srednjem istoku prije više od 11 000 godina uzgojili vrstu u znanosti nazvanu *Triticum monococcum* ( $2n = 14$ ). Namjernom ili slučajnom hibridizacijom s divljom pšenicom ( $2n = 14$ ) iz nje je nastala vrsta *T. turgidum* ( $2n = 28$ ). Ona se križala s još jednom divljom vrstom pšenice (*T. tauschii*,  $2n = 14$ ) i otprilike prije 8 000 godina ljudi su imali pšenicu od koje i danas dobivamo brašno za kruh ( $2n = 42$ ).

# PODRIJETLO I RAZVOJ ČOVJEKOVIH PREDAKA

Kad pročitate ovo poglavlje, naučit ćete sljedeće:

1. Kako se ljudski rod (čovjek, rod *Homo*) razvio kao jedan od rodova najviših sisavaca, tzv. primata, prije više od 2 milijuna godina, vjerojatno u Africi.
2. Kako su se u šumovitim savanama Afrike, prije oko 4 milijuna godina, pojavili neki oblici majmuna australopiteka koji su bili važni za postanak ljudskog roda.
3. Kako se od nekih tzv. gracilnih skupina tih australopiteka, prije oko 2 milijuna godina razvila biološki i kulturno prepoznatljiva vrsta novog, ljudskog roda čiji pripadnici izrađuju *oruđe*. Oruđe je sredstvo kojemu onaj tko ga izrađuje znade svrhu pa ga prema zamišljenoj svrsi i podešava.
4. Konačno, koje etape je prošao čovjek (rod *Homo*) u svojoj evoluciji sve do pojave anatomske suvremenog (današnjeg) oblika čovjeka koji se prije više od 200 000 godina pojavio negdje u podsaharskoj Africi i zatim se, u daljnjih oko 180 000 godina, raširio po cijelom svijetu.
5. Kako je kultura sredstvo kojim se čovjek pokazao nadmoćnim u prirodi, kako se prenošenjem znanja (tehnologija) održao i razvio. Kako nužno ima mnogo kultura jer je mnogo ljudskih pučanstava. Kako će se s pomoću svojih kultura ljudi održati i u budućnosti, jer je bitni sastojak svake kulture suradnja u društvu, povezanost s drugim kulturama i prihvaćanje općih etičkih načela.

## Iz Darwinove teorije slijedi da je i čovjek nastao evolucijom – sisavaca primata

Kad je Charles Darwin zasnovao modernu teoriju evolucije (1859), on sam i mnogi drugi prirodoslovci zaključili su da je, sigurno, i čovjek nastao evolucijom. Velika sličnost između čovjeka i najrazvijenijih sisavaca primata, tj. čovjekolikih majmuna, navela je prve darviniste i samog Darwina na zaključak da čovjek vuče podrijetlo iz nekih davnih pramajmuna kakvih danas više nema, ali će se možda naći njihovi fosili. Zato je počela velika potraga za dalekim izumrlim predcima današnjeg čovjeka.

## Što su primati

U zoološkoj klasifikaciji, u pravilu, vrlo slične populacije, koje imaju zajedničku bližu evolucijsku prošlost, nazivamo *vrstama*; više srodnih vrsta svrstavamo u jedan *rod*, više rodova u *porodice*, porodice u *redove*, redove u *razrede*, razrede u *koljena*.

Klasifikacijski, rod čovjeka (*Homo*) ubraja se u *razred sisavaca (Mammalia)*, a sisavci pripadaju koljenu svitkovaca, odnosno potkoljenu kralježnjaka (*Vertebrata*). Zsigurno znadete da, osim sisavaca, potkoljenu kralježnjaka pripadaju i neki drugi razredi, kao ribe, vodozemci, gmazovi, ptice...

A što su *primati*? Oni su jedan *red* razreda sisavaca. Taj red dijelimo na više *podredova*, a to su *prosimiji (lemuri i lorisi)*, *tarzijeri*, *majmuni novoga svijeta (širokonosci)*, *majmuni staroga svijeta (uskonosci)* i *čovjekoliki majmuni* koje možemo zvati i *opice*.

*Podred čovjekolikih majmuna (opica) čine dvije porodice: hilobatidi (giboni) i hominidi. Čovjek pripada porodici hominida.* Kao prirodnom biću, čovjeku je također mjesto u biološkoj (zoološkoj) klasifikaciji. U tom smislu, čovjek se ubraja:

- u koljeno svitkovaca (Chordata)
- u potkoljeno kralježnjaka (Vertebrata)
- u razred sisavaca (Mammalia)
- u red primata (Primates)
- u potporodicu hominoida (Hominoidea)
- u porodicu hominida (Hominidae)
- u potporodicu hominina (Homininae)
- u rod čovjeka (ljudski rod, *Homo*)
- u vrstu *Homo sapiens*.

Mala napomena: Kad kažemo „majmun“, to je vrlo općenit naziv. Često nam mnogo ne pomaže ako upotrebljavamo izraze „viši“ majmuni, „niži“ majmuni jer i to je dosta neodređeno. Zato se čini prikladnim današnje *čovjekolike majmune* zvati starim hrvatskim nazivom *opice*, nastalim pod utjecajem njemačkog jezika (njem. *Affen*, engl. *Apes*).



## Evolucija čovjekolikih

### majmuna ili opica staroga svijeta

Da s čovjekolikim majmunima u evoluciji vjerojatno imamo zajedničko ishodište, na to već upućuju naše velike sličnosti s njima. Zato se najstarije čovjekove pretke, kao i pretke današnjih opica, pokušalo pronaći među nekim davno izumrlim majmunima.

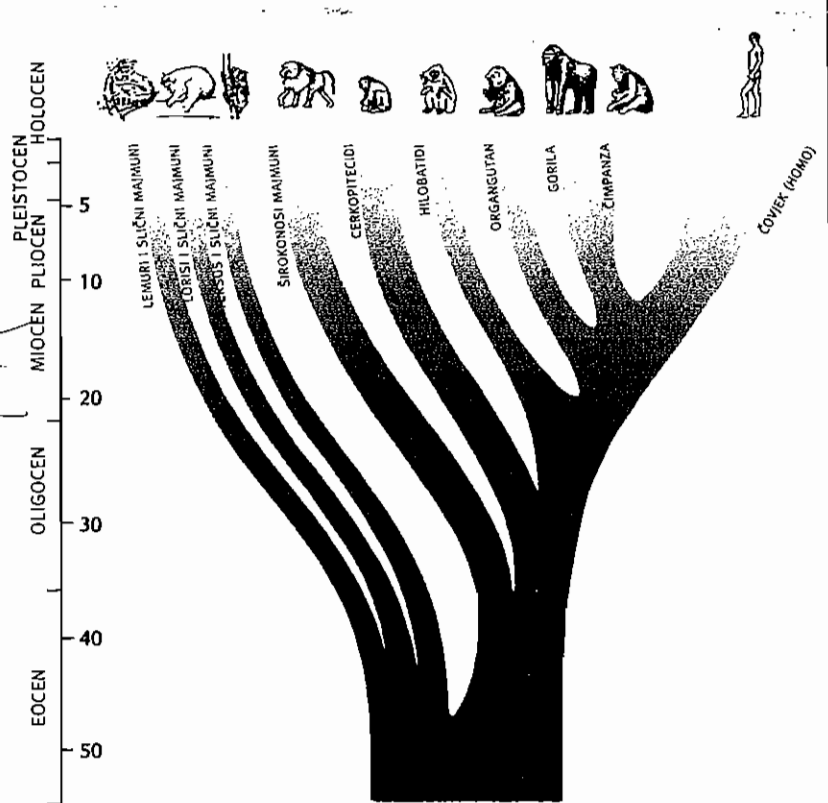
Nakon dugih traženja u Africi, Aziji i u Europi, paleontolozi su pronašli u Egiptu vrlo star majmunski oblik kojeg su nazvali **egiptopitekom**, *Aegyptopithecus*. Za njega su utvrdili da ima takvu građu tijela da je mogao biti ishodište za evoluciju svih čovjekolikih majmuna, uključujući čovjeka. Egip-topitek je živio u gornjem oligocenu, prije više od 30 milijuna godina (sl. 27.2.).

Kako je razvoj tekao dalje? Nažalost, barem zasad, o tome nemamo fosilnih ostataka za dugo razdoblje otprilike kad je živio driopitek prokonzul (sl. 27.3.) do otprilike prije 6 milijuna godina kad imamo prve australopiteke.

### Današnji čovjekoliki

#### majmuni i njihova evolucija

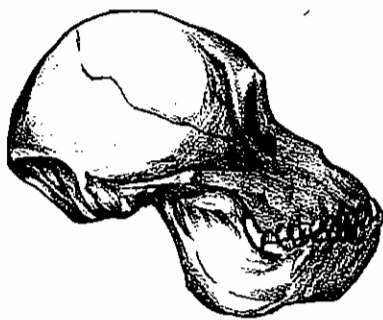
Suvremena biološka sistematika sve čovjekolike majmune okuplja u natporodicu *Hominioidea*. To je natporodica čovjekolikih majmuna ili opica. U nju danas ubrajamo porodicu azijskih opica, tj.



27.1. Evolucija primata

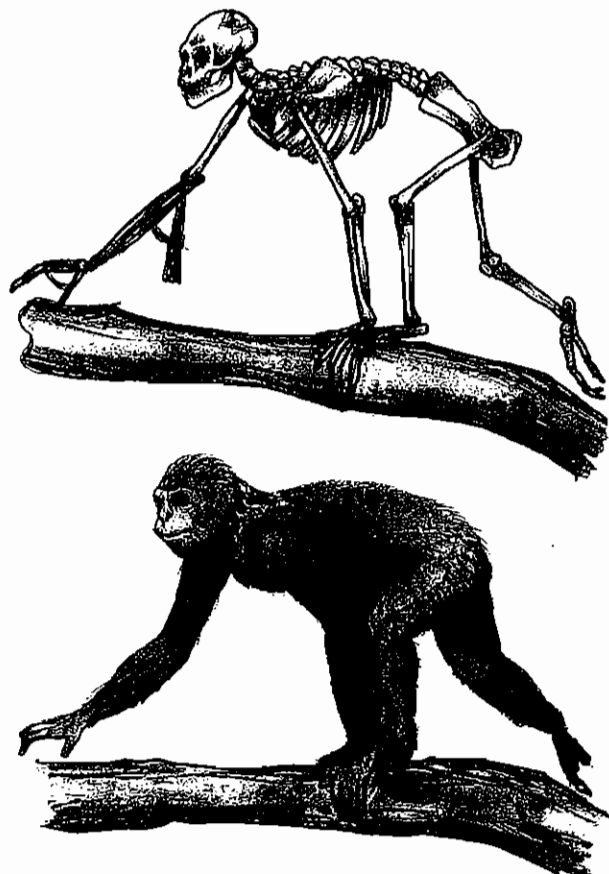
rodove gibona i orangutana, a isto tako porodicu afričkih opica: gorilu i čimpanzu te čovjeka.

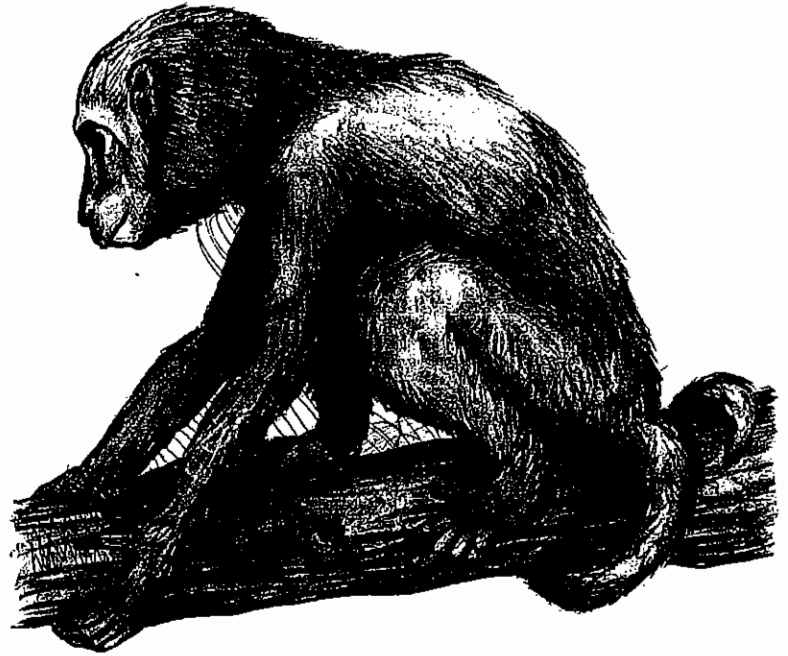
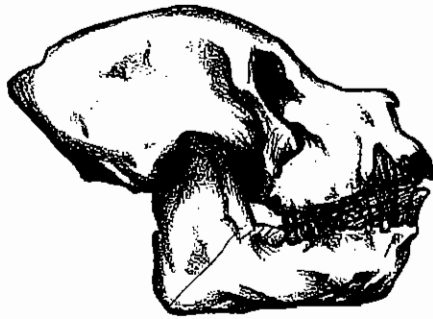
Azijske opice čine porodicu *hilobatida*, a afričke porodicu *hominida*.



27.2. Rekonstrukcija *Aegyptopithecusa*

O daljnjoj evoluciji oblika koji su mogli dati današnje čovjekolike majmune i ljude svjedoči fosil zvan *Proconsul* (star oko 20 milijuna godina). Naden je u istočnoj Africi. Po značajkama zubala i kostura, taj se oblik smatra ishodištem za čovjeka i za afričke čovjekolike majmune (opice).





27.3. Rekonstrukcija prokonzula, pramajmuna koji je živio prije tridesetak milijuna godina i od kojega bi se bili razvili australopiteci (prije 7 – 8 milijuna godina), predci svih afričkih i azijskih čovjekolikih majmuna (opica), pa i samog čovjeka

Znatna je razlika između afričkih i azijskih čovjekolikih majmuna, jer su se od nekoga zajedničkog pretka grananjem (divergencijom) razdvojili već prije 12 do 15 milijuna godina.

Potječe li čovjek „od majmuna”? Da, potječe, i to od nekih davno izumrlih oblika majmuna. No, nije čovjek postao od nekih oblika današnjih majmuna, niti je „postao” odjednom. Tijekom više desetaka milijuna godina razvijale su se razne vrste pramajmuna, (sl. 27.3.) pa su se u evoluciji prije 5 – 6 milijuna godina pojavili i pramajmuni australopiteci iz kojih su nastali, prije oko 2 milijuna godina, i prvi predstavnici ljudskog roda. Sve to bio je dugotrajan proces prirodnog postanka ljudske vrste i ljudskog roda, koji zaista ima daleke životinjske korijene, što uopće ne dovodi u pitanje našu vrijednost ili naše ljudsko dostojanstvo. Posljednje se ne temelji, sigurno, na našoj tjelesnoj posebnosti ili superiornosti u prirodi.

### Dokazi da čovjek potječe od nekih davno izumrlih primata

Danas tvrdimo da nema nikakve sumnje o čovjekovu podrijetlu od nekih davnih primata, i to od nekih izumrlih čovjekolikih majmuna. Za takvu tvrdnju posve općenito iznosimo neke dokaze oslonjene na tri vrste činjenica: na sličnosti u građi tijela, na dokazima iz paleontologije i iz

molekularne biologije. U posebnoj, 10. poglavlju, dajemo iscrpniji prikaz kako je vjerojatno tekla evolucija čovjeka.

### 1. Anatomska sličnost

Sve do vrlo sitnih pojedinosti ljudi su vrlo slični afričkim opicama, napose čimpanzi. Neuspjehom su završili različiti pokušaji da se upozori na neku posvemašnju anatomsku razliku između ljudi i čovjekolikih majmuna. Ima, razumije se, nekoliko strogo ljudskih anatomskih značajki kojima se ljudi od njih razlikuju: to su razlike u omjerima ruku i nogu, u pokretljivosti palca, u tjelesnoj dlakavosti, u pigmentaciji kože te u veličini i organizaciji središnjega živčanog sustava, osobito prednjeg dijela mozga (frontalni režanj).

### 2. Fosilni dokaz

Kad je 1859. Darwin objavio svoje djelo *Postanak vrsta*, nije bilo nijednoga fosilnog nalaza koji bi potvrdio prijelaz od nekoga čimpanzi sličnog pretka u suvremenog čovjeka: iako ni danas nemamo fosila za razdoblje između prije 8 do prije 5 milijuna godina, imamo dosta fosila otprije 5 milijuna godina do danas, koji upućuju na to kako su se prije više od dva milijuna godina razvili i kako su se stotinama tisuća godina mijenjali oblici biološki označeni kao pripadnici ljudskog roda (roda *Homo*, čovjek).

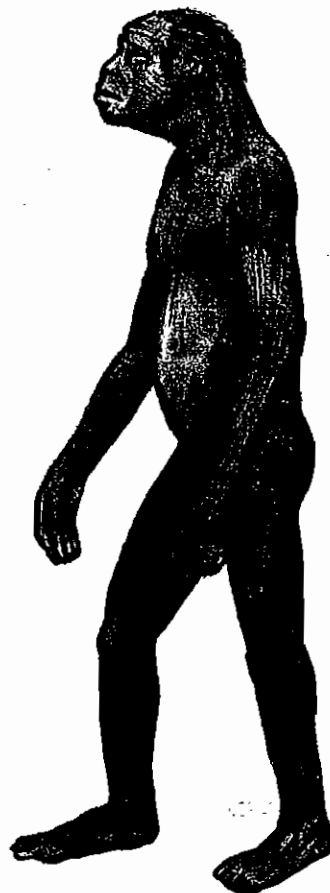
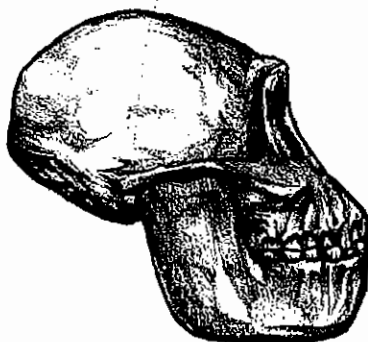
### 3. Molekularni dokaz

U povijesti života, tijekom njegova razvoja, evolucija se događa kao tjelesna (somatska) promjena i takve promjene kao dokaze u prilog evoluciji prikazuje poredbena anatomija. Razvojem molekularne biologije sa zadovoljstvom smo spoznali kako su i različite molekule koje ulaze u sastav današnjih organizama imale svoju evoluciju. Općenito se pokazalo da organizmi, za koje prema drugim dokazima znamo da su u bližem srodstvu, imaju također sličnije neke molekule. Štoviše, kad u klasifikaciji pripadnost nekih organizama nismo kadri razriješiti prema vanjskoj sličnosti, katkad nam mnogo može pomoći proučavanje nekih njihovih molekula, npr. molekula nekih spojeva u njihovim tjelesnim tekućinama. Nazočnost tih spojeva upućuje, dakako, na postojanje određenih gena. Uspoređujući pak homologne gene i neke homologne molekule različitih organizama, možemo utvrditi stupnjeve njihove sličnosti. Znajući, dalje, da su se razne molekule tijekom vremena različito brzo mijenjale, po stupnju sličnosti dotičnih molekula utvrđujemo i stupanj srodnosti, te kad je otprilike u evoluciji došlo do odvajanja njihovih današnjih nositelja, odnosno predstavnika različitih rodova i vrsta organizama.

Rezultati dobiveni molekularnom analizom od velike su važnosti kad neka teška pitanja evolucije nismo kadri riješiti na temelju morfološkoga proučavanja. Tako je utvrđeno da su mokromolekule naših nukleinskih kiselina najbližnje s onima u čimpanze, zatim da su općenito u tom pogledu afrički majmuni sličniji ljudima negoli bilo kojim drugim primatima. Totlika je sličnost da su nam neki enzimi, ili neke bjelančevine (npr. hemoglobin) gotovo istovjetni. U nekim drugima se, primjerice s čimpanzom, razilazimo, ali manje nego što se ona razlikuje od drugih čovjekolikih majmuna ili opica.

Najveća vrijednost metode molekularne analize jest u tome što ona na najdublji način potvrđuje Darwinovu postavku o zajedničkom podrijetlu svih organizama. Naime, molekularna je biologija pokazala da je vrlo star opći i zajednički obrazac prema kojem su nastala sva živa bića. Posebna genetička struktura, odnosno osobita tjelesna ustrojstva što su ih dostigla koljena životinja, gljiva i biljaka i koja su im ulaskom u posebne ekološke niše omogućila opstanak, općenito uzevši, dosta su kasna dostignuća. Riječ je o adaptivnim ustrojevima na temelju kojih mi danas klasificiramo ta tri spomenuta carstva živoga svijeta. Ipak, na temelju njih

PRECI ČOVJEKA  
Australopithecus africanus  
Homo habilis  
Homo rudolfensis  
Homo erectus  
Neandertalac  
Homo sapiens



27.4. Rekonstrukcija oblika pretka *Australopithecus africanus* i njegove lubanje

ništa ne znamo kako su ona evolucijski povezana, u kakvom su srodstvu. Dugo smo gljive smatrali dijelom biljnog svijeta. Smetalo nas je, doduše, što su im stanične stijenke od hitina, koji inače gradi sve tvrde dijelove u kukaca, a ne od celuloze. *Tek su molekularne analize pokazale da su gljive srodnije životinjama nego biljkama. Slično je takvim analizama raščišćeno mnogo teških pitanja u botaničkoj sistematici.*

### Molekularni sat

Kako istraživači mogu znati kad je nastupila neka nasljedna promjena (mutacije) koja se odrazila kao promjena u strukturi molekula nekih životno važnih spojeva? Tu imamo pojam molekularnog sata. Naime, proučavanjem učestalosti i brzine mijenjanja različitih proteina i nukleinskih kiselina, moguće je raspolagati tzv. molekularnim satom. Drugim riječima, kad znamo kako dolazi do promjena u strukturi neke dobro poznate makromolekule, kadri smo zaključiti kad su se otprilike takve promjene dogodile u prošlosti života u kojem sudjeluju takvi spojevi. Iz toga, *u kombinaciji podataka molekularne genetike s podacima koje pruža paleontologija, često smo kadri zaključiti kad su se otprilike u prošlosti pojavili i pripadnici neke nove vrste, odnosno novog roda.*

Ovdje nas posebno zanimaju molekularni dokazi o čovjekovu prirodnom podrijetlu. Gdje su, prema njima, čovjekova najbliža ishodišta? Na temelju takvih dokaza danas se izvodi zaključak *o vrlo bliskom srodstvu čovjeka i čimpanze, te ostalih čovjekolikih majmuna.*

### Kad se čovjekova linija odvojila od linije koja je dovela do današnjih čimpanza

Pitamo se, dakle, koliko je stara naša ljudska linija (loza), naš ljudski rod? Proučavanja sličnosti i razlika u ustrojstvu makromolekula bjelančevina i nukleinskih kiselina u čovjeka i u čovjekolikih majmuna upućivala bi na to da smo se od čimpanzine loze razišli tek prije oko 5 do 8 milijuna godina. Ipak, nisu to još bili pripadnici hominida koji se u sistematici označuju kao rod čovjeka (*Homo*), nego njihovi majmunski predci tzv. australopiteci. Istim je metodama utvrđeno da su se loze čimpanze i gorile razišle još znatno ranije. Drugim riječima, čimpanze su nam najbliži srodnici i s nama su u bližemu srodstvu nego što su sa samim gorilama.

### Fosilno poznati oblici koji prethode pojavi prvih ljudi (pripadnika roda *Homo*)

Što je o podrijetlu čovjeka utvrdila paleontologija i koliko su njezini podaci podudarni s dokazima iz molekularne biologije?

Prije 1924. bilo je otkriveno samo nekoliko hominidnih fosila i većina od njih pripadala je već dosta novijim stadijima u procesima hominizacije, tj. pojavama ljudskog roda koje se biološki označuju kao rod *Homo*. Ti nalazi potječu iz Europe, s Jave i iz Kine. To su ostaci neandertalaca (Gibraltar, 1849, Spy u Belgiji 1856., Krapina 1899), zatim *Homo erectus* s Jave (1894) i iz Kine (otkriven 1927). Zato se u prvi mah pomislilo da se čovjek najprije razvio u Aziji, odakle se onda raširio u Europu i diljem svijeta. Mnoge ekspedicije nisu, međutim, u Aziji uspijevale naći vrlo stare ostatke naših predaka. Oni su, međutim, 1924. otkriveni u Africi, kad je pronađen prvi hominid, tj. prvi majmun koji je hodao dvonožno – *australopitek* („južni majmun“). To je nalaz „afrički južni majmun“, *Australopithecus africanus* (sl. 27.4.).

Postalo je jasno da je i kolijevka ljudskog roda, zasigurno, bila u Africi. Jer samo ondje ima ostataka hominida koji su stariji od 2 milijuna godina.

### Ljudska srodnost s čimpanzama

Hominidna linija predstavljena upravo spomenutim fosilima južnoafričkih australopiteka i linija čimpanza odvojile su se kao dvije alopatrijske vrste, iz nekih oblika zajedničkih predaka, barem prije oko 8 milijuna godina. Osim s čimpanzama (*Pan troglodytes*), koji žive u srednjoj Africi, današnji čovjek pokazuje veliku srodnost u građi nukleinskih kiselina i bjelančevina s majmunima bonobo (*Pan paniscus*) koji žive u tropskim šumama uz zapadnu obalu velike rijeke Konga u srednjoj Africi. *To ne znači da se ljudska linija odvojila od majmuna bonobo, nego da čimpanze, bonobo i čovjek imaju daleko zajedničko ishodište, dok su se majmuni bonobo odvojili od loze čimpanza nekoliko milijuna godina poslije, kad su se ljudska i čimpanzina linija već bile davno razišle.*

## Kako rekonstruirati put

### od čovjekolikih majmuna do čovjeka

Paleoantropolozi pokušavaju rekonstruirati put kojim je u prošlosti došlo do pojave čovjeka. Taj put, sigurno, *nije* bio jednolinearan, kao jedna crta koja je vodila od „majmuna” do današnjega čovjeka, *Homo sapiens*. Poteškoće u rekonstrukciji su velike. Ostaci koji su se uspjeli sačuvati obično i nisu oni najstariji, nego obrnuto. Zatim, jasno da nema fosilno sačuvanih svih oblika koji bi se u našoj rekonstrukciji nastavljali jedan na drugi, nego postoje strahovito velike praznine. Osobito nedostaju prijelazi između rodova *Australopithecus* i *Homo* prije oko 3 milijuna godina. Zbog važnosti pitanja našeg prirodnog podrijetla, evolucija čovjeka prikazuje su u zasebnom, tj. posljednjem poglavlju ovog udžbenika.

### Sažetak

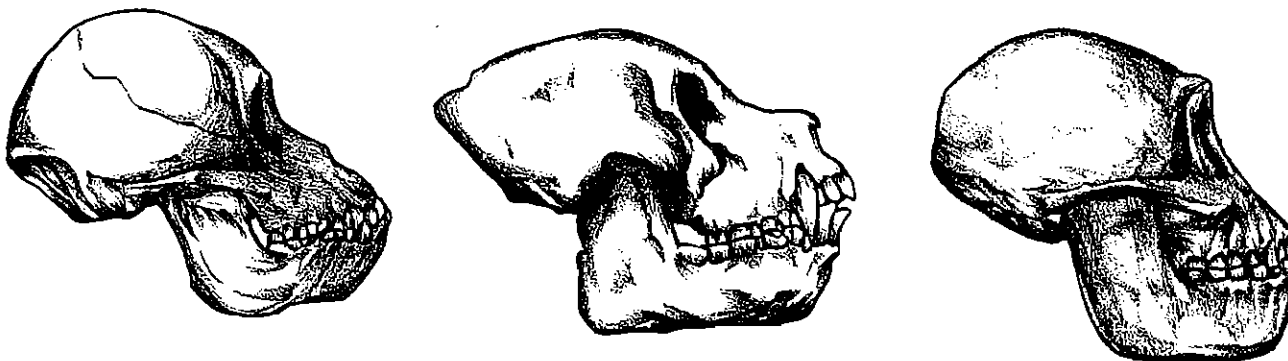
Prva ljudska vrsta u prirodi nastala je također evolucijom. Čovjek, zajedno sa svim drugim *današnjim* najvišim sisavcima, primatima, rezultat je dugotrajne evolucije. To znači da se ne smije niti pomišljati da bi se čovjek bio razvio iz oblika koji bi bio istovjetan današnjim lemurima, tarzijerima, babunima ili, možda, čimpanzama. Nipošto. U biološkoj siste-

matici ljudska porodica (hominidi) širi je pojam od ljudskog roda i ljudske vrste, te se zajedno s porodicom hilobatida ubraja u natporodicu hominoida. Što to praktično znači? Da su ljudi i giboni potekli od nekoga zajedničkog oblika. Isto tako, sama porodica hominida ima potporodice pongina (gdje je rod orangutana) i potporodicu hominina, kojoj pripada više rodova: rod gorila, rod čimpanza i rod čovjek. Zašto su ta tri roda u istoj potporodici hominina? Jer su u evoluciji predci pripadnika današnjih spomenutih triju rodova imali neki oblik „pramajmuna” kao svoje zajedničko ishodište. Konačno, u evoluciji su se predstavnici ljudskog roda divergencijom osobina odvojili od predaka današnjih čimpanza. Na to nas upućuje mnoštvo sličnosti u anatomiji, fiziologiji, ustrojstvu molekula DNA i dr. Potporodica hominina ima tri roda, s više vrsta. Ljudski rod danas ujedno je jedna vrsta, odnosno ima jednu vrstu (monotipski rod).

### Pitanja

1. Zašto je već u 18. stoljeću veliki švedski biolog Karl Linnaeus (č. Liné), koji nije bio evolucionist, ljude stavio u isti red sisavaca, tj. u primata?
2. Koje potporodice danas ubrajamo u porodicu hominida?
3. Koliko rodova ima potporodica hominina?
4. Koliko vrsta ima današnji rod *Homo* (čovjek)?

↓ 1 vrstu



27.5. Rekonstrukcija lubanje *Aegyptopithecusa*, prokonzula pramajmuna, i pretka *Australopithecus africanusa*

# POSTANAK I EVOLUCIJA LJUDSKOG RODA

## ■ GLAVNI STADIJI ILI FAZE U HOMINIZACIJI (POSTANKU ČOVJEKA)

Prije oko 5 – 8 milijuna godina neke populacije majmuna, nalik na današnje čimpanze, koje su živjele na rubu velikih afričkih kišnih šuma, počele su se sve više kretati dvonožno travnatim površinama savana. U otvorenim prostorima uspravno je hodanje bila prednost pa se takvo kretanje djelovanjem prirodnog odabira sve više poboljšavalo. U takvim savanama u istočnoj Africi, u predjelima između Etiopije i Tanzanije, paleontolozi su pronašli fosile majmuna australopiteka koji su vrlo dobro hodali držeći se uspravno. Oni su imali manje drveća i mekanoga šumskog voća pa su žvakali tvrđu hranu (sjemenke, gomolje, korijenje i sl.), što je prirodnim odabirom dovelo do promjena u njihovu zubalu. Fosilno su poznati mnogi predstavnici različitih rodova australopiteka. Prvi je otkriven *A. africanus* (živio je u južnoj Africi prije oko 3 milijuna godina do prije 2,5 milijuna godina) (sl. 28.1.). Smatra se da su za postanak biološki novoga ljudskog roda osobito bili važni australopiteci poput onog oblika koji je fosilno sačuvan i označen kao *Australopithecus afarensis* (živio prije oko 3,5 milijuna godina, istočna Afrika). U obrani ili za razbijanje plodova npr. ti su majmuni upotrebljavali kamenje, toljage, kosti, ali nema dokaza da su izrađivali oruđe. Nadalje, australopiteci su bili vegetarijanci (imali su široke kutnjake).

## Prvi ljudski oblici nastali su od majmuna australopiteka

Kako je od australopiteka došlo do oblika koji se toliko razlikuju građom tijela i ponašanjem da ih smatramo pripadnicima biološki novoga, ljudskog roda?

Kako smo već spomenuli, čini se da su prvi predstavnici čovječjeg roda (lat. rod *Homo*) nastali iz nekih nježno građenih i manje specijaliziranih australopiteka, nalik na oblike tzv. gracilnog australopiteka (*A. afarensis*). Oni su imali znatno veći mozak i znali su izrađivati oruđe. Kaže se da je uspravno hodanje oslobodilo ruke i za druge uloge, za uporabu oruđa, pri čemu su stotinama godina bile u prednosti (selektivni pritisak!) populacije s razvijenijim mozgom. Neki od tih hominida postali su sposobni oruđe ne samo upotrebljavati nego ga i izrađivati.

Protivnici takvog razmišljanja ističu kako su australopiteci dvonožno hodali više od dva milijuna godina, bez veće promjene u veličini mozga i, sigurno,



28.1. Rekonstrukcija oblika pretka *Australopithecus afarensis* i njegove lubanje, oblika iz kakvog su se vjerojatno razvili svi australopiteci, ali i prvi predstavnici ljudskog roda (roda *Homo*)



28.3. Sačuvano oruđe od kremenja pripisuje se *Homo habilisu*, a neki misle da je pravi njegov tvorac suvremenik habilisa fosilno zasvjedočeni oblik *H. rudolfensis*

nisu nikada izrađivali oruđe. S druge strane, razne predmete rabe kao oruđe ne samo australopiteci nego i čimpanze, pa donekle i neke ptice (gavrani npr.), ali se u njih ne vidi neki napredak.

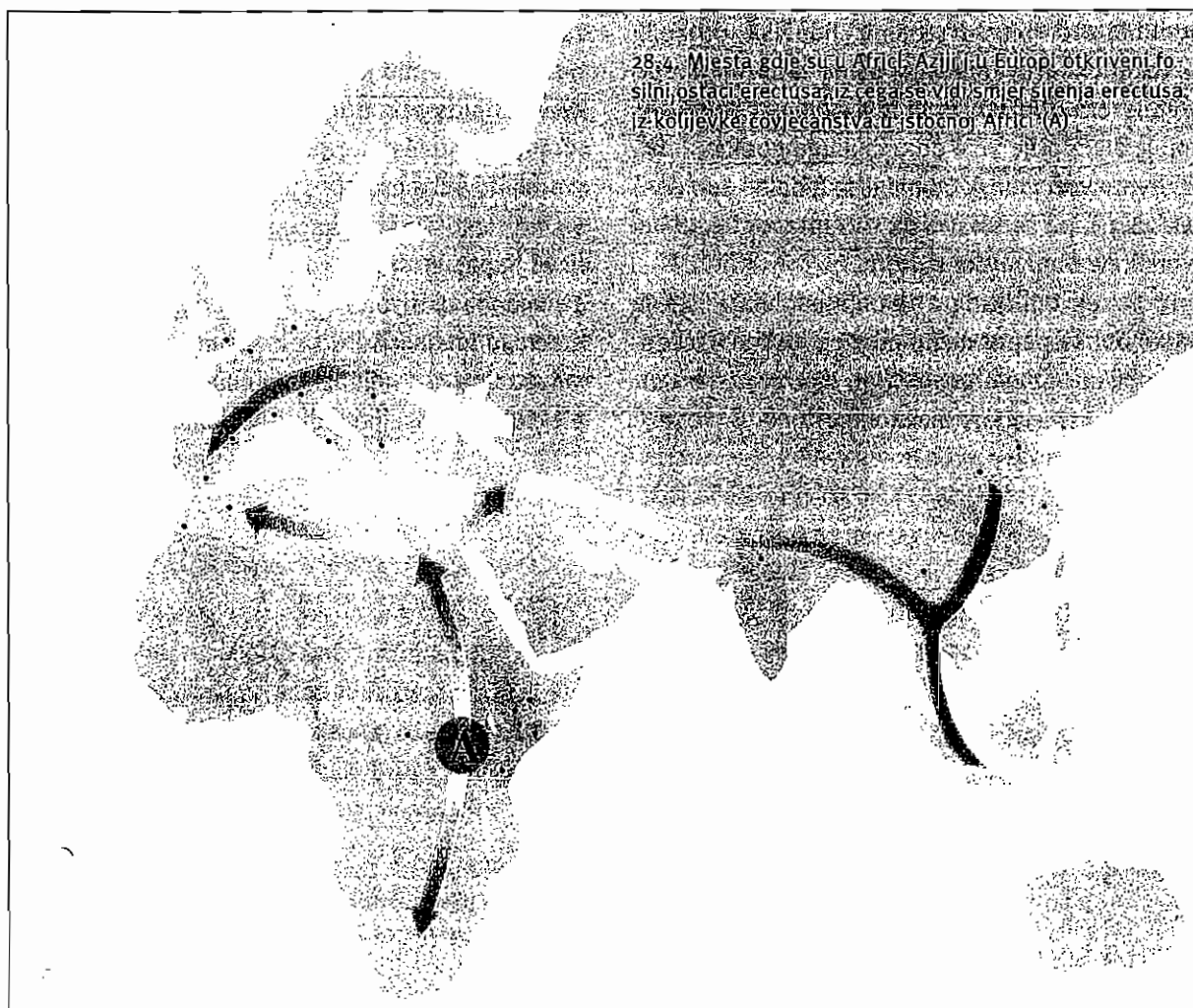
Ipak, u pripadnika populacija koje su se razvile u ljude ima nekih obilježja koja su bila važna za daljnji razvoj. Oni su hodali isključivo dvonožno, i to travnatim savanama, dok su australopiteci još kombinirali hodanje tlo i boravak na drveću te

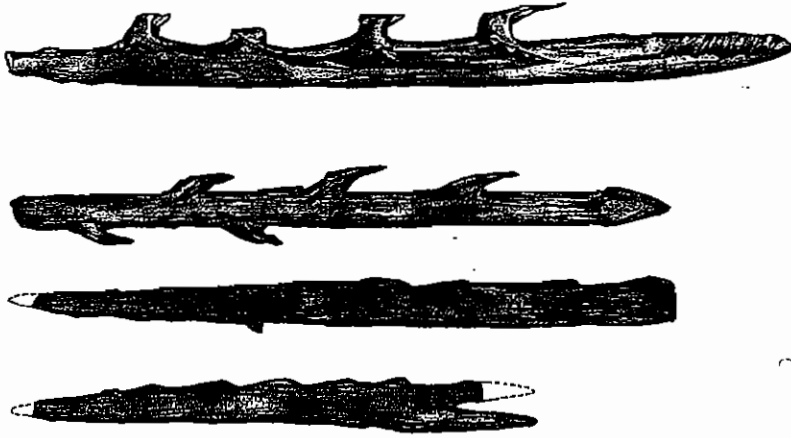
Rekonstrukcija *Homo habilisa*. Čini se da su ovako izgledali prvi predstavnici ljudskog roda i da su oni bili tvorci *olduvajske kulture* u donjem paleolitu, prije oko 2 milijuna godina.



pentranje po granju u traženju plodova. Čini se da je u evoluciji australopiteka prema čovjeku bio presudan upravo način njihova života. Osvajanje travnatih savana donosilo je velike opasnosti, tražilo je drukčiju (miješanu) prehranu i vrlo pažljivo promatranje okoliša. U takvu okolišu trebalo se, dakle, dovinuti raznim lukavštinama. Prvi su ljudi uspjeli ovladati savanama. U težnji da dođu do hrane i odjeće, pronašli su načine izrade oruđa od kamena, drva, kostiju. Ima li od takvih, prvobitnih ljudi kakvih fosilnih ostataka i oruđa koje bi svjedočilo da je zaista riječ o čovjeku?

28.4. Mjesta gdje su u Africi, Aziji i Europi otkriveni fosilni ostaci *erectusa* iz čega se vidi smjer širenja *erectusa* iz kolijevke čovječanstva u istočnoj Africi (A)





28.5. Ašelejenska kultura. Sačuvana su vrlo vješto izrađena oruđa pripadnika erektus-tipa čovjeka

kapacitet lubanje već bio oko 1 000 cm<sup>3</sup>.

### Ljudsko naseljavanje staroga svijeta iz sjeveroistočne Afrike

Smatra se da je taj oblik čovjeka, poznat kao *Homo erectus* (doslovce prevedeno „uspravan čovjek”), krenuo prije više od 1,8 milijuna godina iz prostranstava istočne Afrike na sjever i proširio se preko današnjega Bliskog istoka na sjeverozapad u Europu, na jugoistok i sjeveroistok u Aziju (sl. 28.4.).

Fosilni ostaci tih ljudi, stari više od 500 000 godina (srednje kameno doba), pronađeni su na Javi (tzv. pitekantropi), u Kini (pekinški čovjek), u današnjoj Njemačkoj (kod Heidelberga, tzv. hajdelberški čovjek). Ne samo da su ti ljudi izrađivali oruđe nego su patili vatru, kuhali i pekli meso.

Ima znakova da su već najstariji ljudi (fosilno poznati kao *H. rudolfensis*, a možda i *H. habilis*) ne samo izrađivali oruđe (olduvajska kultura) nego da su isto tako gradili nastambe. Pronalazak vatre bio je, svakako, odlučujući korak u razvoju ljudske kulture. Valja istaknuti da je evlucijski trend išao k povećanju mozga koji je već u predstavnika erektusa dostigao veličinu koja će se dalje zadržati do danas. Dok su australopiteci imali kapacitet lubanje oko 450 cm<sup>3</sup>, *H. rudolfensis* imao je oko 700 – 900 cm<sup>3</sup>, dok pripadnici *H. erectus* imaju više od 1 000 cm<sup>3</sup>. Do povećanja mozga doći će i u ljudskih oblika koji će nastati iz erektusa, a to su neandertalci i anatomski suvre-

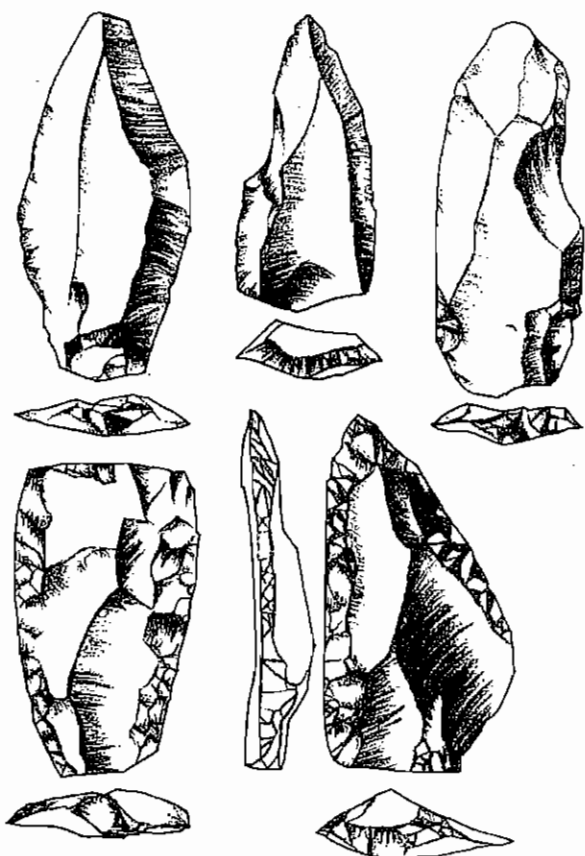
Ima. Sve donedavno paleoantropolozi su spominjali takve ostatke za koje se smatralo da potječu od prvih ljudi. Tu prvu vrstu ljudskog roda zvali su *Homo habilis* (sl. 28.2.) (sposoban čovjek). Fosilni ostaci kostiju nađeni su u Olduvaju, u današnjoj Keniji. Prema rekonstrukciji lubanje vidi se da im mozak nije bio mnogo veći nego u australopiteka (oko 600 cm<sup>3</sup>), da su im kutnjaci bili mnogo manji, ruke skraćene, noge duže. U novije vrijeme, paleoantropolozi drže vjerojatnijim da su prvi pravi ljudi bili otprilike suvremenici habilisa, od kojih su također sačuvani fosilni ostaci u blizini Rudolfova jezera u Africi. To je tzv. *Homo rudolfensis*, koji je živio prije više od 2 milijuna godina. Imao je znatno veći mozak od habilisa (700 – 900 ccm) (sl. 28.3.), pa se smatra da su zapravo ti ljudi bili tvorci tzv. olduvajske kulture.

To bi tek bili ljudi, a daljnja evolucija išla je preko oblika poput nešto mlađeg fosilno sačuvanog oblika *Homo ergaster* (lat. riječ *ergaster* mogla bi se prevesti kao majstor, obrtnik). U njega je



28.6. Neandertalci su bili „slijepi” ogranak praljudi koji su se razvili iz erektus-tipa čovjeka, a rašireni su bili otprilike oko 130 000 do prije oko 30 000 godina u Europi, na Srednjem istoku i u nekim dijelovima Azije. Krapinskoga pračovjeka otkrio je hrvatski paleontolog Dragutin Kramberger Gorjanović 1899. To otkriće bilo je vrlo važno i stoga što su, nakon njega, zbog Gorjanovićeve vrlo solidne znanstvene obrade nalaza, konačno otpale sve sumnje da je i čovjek nastao evolucijom. Fosilni ostaci krapinskih neandertalaca i njihove kulture čuvaju se u Hrvatskome prirodoslovnom muzeju u Zagrebu.





28.7. Musterijenska kultura, karakteristična za neandertalce

meni ljudi. U njih je volumen mozga bio otprilike  $1\,450 - 1\,600\text{ cm}^3$ , ali moramo imati na umu da je tijekom vremena došlo i do ukupnog povećanja veličine tijela u naših predaka, pa je omjer veličine mozga i ostalog tijela ostao nepromijenjen. To ne znači da se nisu pojavljivala različita kretanja u razvitku nekih moždanih područja (čeonog režnja npr.) i u vezi s time nekih novih sposobnosti. Prapadnici erektusa bili su nositelji tzv. ašeulejske kulture (sl. 28.5.).

## ■ VISOKORAZVIJENI LJUDSKI MOZAK — RANO POSTIGNUĆE U EVOLUCIJI

Do ubrzanog razvoja mozga došlo je, unutar vrlo varijabilnih populacija nekih australopiteka, djelovanjem prirodne selekcije jer su takvi hominidi od kojih će nastati oblici kao što su fosilni *H. habilis*, *H. rudolfensis* bili izloženi opasnostima od otvorenih prostora savane (nema više sigurnosti života na drveću) i kad su prvi predstavnici ljudskog roda bili primorani domišljati se izradi sve boljeg oruđa, što je pospješivalo sporazumijevanje ili komunikaciju.

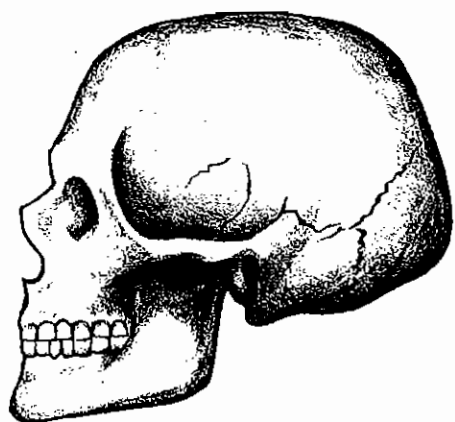
Prije više od 2 milijuna godina fosilno poznati hominidi koje označujemo kao *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. erectus*, *H. sapiens* postigli su svoj fenotip koji je ostao sličan čimpanzi, ali su najveće promjene nastale u veličini i složenosti građe ljudskoga mozga. U neandertalaca je bio najveći (oko  $1600\text{ cm}^3$ ), ali i tjelesno oni su bili krupniji.

Mozak se ubrzano počeo povećavati prije oko 2,4 mil. godina. To je danas organ koji ima oko 30 milijardi živčanih stanica ili neurona. U samoj kori velikoga mozga ima desetak milijardi neurona s oko milijun milijardi veza ili sinapsi među njima. Svaki neuron ima glavni krak ili akson i brojne manje ogranke, dendrite, koji se povezuju sa završecima aksona drugog neurona. Kako dolazi do pamćenja, a pogotovo do svijesti, još gotovo ništa ne znamo. Čini se da ljudski mozak ima barem četrdeset tipova neurona, od kojih su neki isključivo ljudski.

Nakon velikih evolucijskih promjena kojima se prije oko 1,9 milijuna godina pojavio *H. erectus*, današnji tip čovjeka *H. sapiens* nije se pojavio uz neke znatnije promjene u veličini mozga. Ima dosta fosilnih dokaza o prelasku *H. erectusa* preko *H. heidelbergensis* u *H. neanderthalensis*. Neandertalci su pronađeni u Velikoj Britaniji, u Njemačkoj, u Grčkoj, na Javi, u Hrvatskoj (slika 28.6.) i drugdje.

Danas ima dvojbi glede toga što se dogodilo s erektusima u Africi i južnoj Aziji.

Neandertalci su bili rašireni u Europi i Aziji, a možda i u Africi, prije 250 000 godina i sve do prije tridesetak tisuća godina. Prije stotinjak tisuća godina čini se da su preplavljeni nadolaženjem ljudi koje zovemo *H. sapiens*. Taj, današnji tip čovjeka nastao je iz erektusne osnove negdje u podsaharskoj Africi prije 15 000 do prije oko 200 000 godina i proširio se po cijelom svijetu: prije 50 do 60 000 godina sapiensi su dospjeli do Australije, prije 30 000 godina do istočne Azije, prije oko 12 000 godina (a možda već i prije 50 000 godina) dospjeli su u Ameriku. Najvjerojatnije je da su se neandertalci s nadolazećim sapiensima križali i tako genetički s njima stopili. Sapientni ljudi koji su se doselili u zapadnu Europu prije oko 100 000 godina poznati su kao kromanjonci (po mjestu Cro-Magnon u današnjoj Francuskoj). Bili su visoki više od 170 cm, a mozak im je bio oko  $1\,350\text{ cm}^3$  (sl. 28.8.).



28.8. Rekonstrukcija fosilnog *Homo sapiensa* (kromanjonac)

### Jedinstvenost čovjeka u prirodi

Čovjek ima obilježja (karakteristike) koja nema nijedna druga životinja. U mnogih kukaca potomstvo ne vidi svoje roditelje. Sve što treba za život nalazi se u njihovoj DNA. U nekih ptica i sisavaca, osim sposobnosti koje se prenose preko DNA, postoji i dugotrajna roditeljska skrb kad mladunčad uči od roditelja. U većine životinja količina takvih negenetičkih obavijesti (informacija) koje se dobivaju učenjem od roditelja vrlo je ograničena i teško je reći da je otvoren sustav koji ne bi imao granica. U ljudi je drukčije. Obavijesti koje se prenose posredovanjem zajednice, dakle negenetički, pripadaju fenomenu kulture koja je najvažnije sredstvo čovjekova opstanka. U kulturi središnje mjesto ima govor s pomoću raznih znakova koji su kao jezik jedan od najviših oblika sposobnosti kojima čovjek sve više shvaća prirodu i sama sebe. Ljudskoj kulturi ishodište je u čovjekovoj sposobnosti shvaćanja odnosa, u sposobnosti apstrakcije, stvaranja općih pojmova koje onda izričemo s pomoću simbola, znakova, među koje se ubrajaju i ljudske riječi. Čovjek je tjelesno najmanje specijalizirani oblik života, čovjek je primat vrlo reduciranih nagona i sisavac koji najviše mora i može cijelog života učiti.

I neka druga živa bića šalju i primaju znakove ili signale. Jesu li to također simboli? Govorimo li opravdano o „govoru pčela“, „govoru mravi“, ptica ili pliskavica?

Ako govor znači davanje i primanje različitih znakova, iz čega slijedi uspostavljanje dodira, „sporazumijevanje“, povezivanje, prenošenje obavijesti i sl., moramo odgovoriti potvrdno. Primjerice, takvih pojava u društvenih životinja, kao što su

mravi, pčele, ptice i sisavci, nedvojbeno ima. Drugim riječima, i životinje imaju svoj govor. Ali ljudski su jezici govor. Kod jezika je bitno da su znakovni koji se odašiljaju i primaju riječi, a riječima se izriču pojmovi. Riječi su pravi simboli, tj. nosioci općih značenja, odnosno pojmovi. Riječ „riba“ ne znači *neku* određenu ribu, nego znači takav oblik života općenito. Za takav govor, za stvaranje apstraktnih pojmova, u prirodi je sposoban samo čovjek. Samo on svjesno stvara rečenice i izvodi zaključke i sudove. Samo njegov govor ima logičan poređak riječi, sintaksu i gramatiku. Životinjama nedostaju opći pojmovi pa ne mogu imati ni sintakse, tj. povezivanja pojmova. Mnogi su pokušali životinje naučiti govoriti (npr. čimpanze), ali uzalud. Životinje nemaju pojam „prije“ i „poslije“, ne znaju ni za prošlost ni za budućnost. Samo je čovjek sposoban za znanost, umjetnost, matematiku, ekonomiju, pravo, religiju, moral i sl.

### Razvoj etike

#### Kulturni napredak

Čini se da su različite populacije pripadnika ljudskog roda (roda *Homo*) već davno, svakako u fazi koju u klasifikaciji hominida označujemo kao *H. erectus*, ostvarile ljudski genom koji određuje izgradnju tipično ljudskog organizma, s njegovim osobitim sposobnostima. To se dogodilo prije otprilike 2 milijuna godina i otada na temelju svojih sposobnosti ljudi ostvaruju *kulturni napredak*. Najprije, napredak u kulturi obično se izražava kao razlika u obradi kamenog oruđa, zatim oruđa od drva, od kostiju i sl. Od najstarijeg oruđa sačuvalo se, naravno, samo ono od kamena. Ovisno

o razlikama u okресivanju, brušenju, zašiljavanju takva oruđa, govori se o različitim kulturama. Tako je *H. habilis*, ili vjerojatnije *H. rudolfensis*, ostavio tzv. **olduvajsku** kulturu (staru oko 1,8 milijuna godina), (sl. 28.3.). *H. erectus*, tijekom oko 1,5 milijuna godina svoga trajanja, stvorio je **ašelejensku** (acheulian) kulturu. (sl. 28.5.) *H. neanderthalensis* ima **musterijensku** (mousterien) kulturu (sl. 28.7.). Fosilno sačuvani pripadnici *H. sapiens* (kromanjonci) imali su **orinjasijensku** (aurignacien) kulturu.

Oruđa se često nađu kod „drugih”, npr. orinjasijensko u neandertalaca. Jesu li međusobno trgovali? Ili je to ostalo od pljačke?

### Današnje čovječanstvo

Istaknuli smo na početku ovoga dijela udžbenika da je evolucija proces prilagodbe različitih populacija, i to tako da za svoj život uspijevaju iskoristiti neki poseban dio okoliša, odnosno uspijevaju ga upotrebljavati na svoj način. Kažemo da pripadnici neke vrste ili nekog roda zauzmu svoju posebnu ekološku nišu. To vrijedi i za ljudski rod. Samo, za razliku od svih drugih životinja, ljudska ekološka niša nije toliko sam fizički okoliš, nego je to okoliš njegova duha koji zovemo kultura. Čovjek je sposoban otkrivati uvijek nove oblike izražavanja svoje društvenosti, izrađivati svoje društvo, obitelj, ustanove, pravni poredak, politiku, ekonomiju, razvijati znanost, filozofiju, religiju, umjetnost. Pojavivši se u evoluciji iz prirodnog okoliša, čovjek tijekom vremena postaje sve neovisniji o okolišu. Obdaren posebnim sposobnostima čovjek može uspješno živjeti na svim kontinentima i u svim klimatskim uvjetima. Nijedna druga vrsta biljaka ili životinja to ne može. U posljednjih stotinjak godina ljudi su s ponosom isticali to svoje sve izrazitije gospodarstvo nad okolišem. U posljednjih pedesetak godina postalo nam je, ipak, jasno da **čovječanstvo ne može opstati ako uništi svoj prirodni okoliš**. Da nam nema budućnosti ako nerazumno iscrpimo neobnovljive izvore energije ili ako razorimo izvore obnovljivih resursa ili sredstava za život (a u njih se ubrajaju zrak, voda, ali i sama raznolikost biljnoga i životinjskog svijeta).

### Pitanje ljudskih rasa

Svi se antropolozi slažu da današnje čovječanstvo rasprostranjeno diljem cijele kugle zemaljske biološki čini jedan ljudski rod (*Homo*) i jednu vr-

stu (*H. sapiens*). Kao i mnoge druge vrste, ljudska vrsta današnjih ljudi sastoji se od mnoštva pučanstava ili populacija koje su u raznim klimatskim uvjetima stekle neke posebne genotipske i fenotipske značajke pa se, osobito u 19. stoljeću, bilo uobičajilo govoriti o različitim ljudskim rasama (crna ili negroidna, bijela ili kavkaska, žuta ili mongoloidna). Neki istraživači nisu bili skloni teorijama o valovima migracija suvremenog tipa čovjeka (najčešće iz istočne Afrike), nego su zagovarali samostalni postanak suvremenog ljudskog tipa u više središta u starom svijetu iz jedinstvene ljudske erectus-podloge. Slijedeći njemačkog antropologa Weidenreicha (koji je postavio svoju teoriju 50-ih godina 20. st.), i neki noviji i ugledni antropolozi (npr. Wolpoff, Coon, Thoma) smatraju da bi se tip *H. sapiens erectus*, neovisno i u raznim razdobljima, bio razvio u suvremeni tip čovjeka barem na pet mjesta, davši današnje ljudske rase ili podvrste. *Tako bi, po Weidenreichu, bili nastali: iz javanskog H. sapiens erectus — australoidi, iz pekinškog — mongoloidi, iz srednjopleistocenskog oblika zasvjedočenog nalazom u Alžiru (Ternefine, oko 700 000 godina starosti) — kapoidi i bušmani, od heidelberškog tipa čovjeka — kavkazoidi, iz tipova erectusa poput nalaza iz Rodezije — kongoidi i negroidi.*

Postoje li ljudske rase? Drugim riječima, jesu li npr. australski Aboridžini, Nordijci s europskoga sjevera, afrički Bušmani, crnci s gornjeg Nila — zapravo predstavnici raznih podvrsta ili rasa jedne ljudske vrste?

Zbog užasa do kojih je u prošlosti dovelo isticanje rasnih razlika, mnogi danas nerado govore o rasama ističući da *ne postoji nikakav niz značajki koje bi nepogrešivo imali svi predstavnici neke tako zamišljene „rase”, a kojih ne bi bilo u predstavniku drugih „rasa”*. Oni koji su puni rasnih predrasuda isticat će kako su predstavnici njihove „rase” „rođeni” za nešto što smatraju prednošću pred drugima. **Činjenica je, međutim, da su razne duševne, fizičke, manualne i umjetničke sposobnosti raspoređene unutar svih ljudskih populacija podjednako**. Postoje zapravo samo individualne razlike, različite sposobnosti, i to unutar svih ljudskih pučanstava. Važna je razlika samo u tome što neke sposobnosti možda češće dolaze do izražaja u nekim populacijama, a to najviše ovisi o društvenim okolnostima, mogućnostima školovanja i sl.

Što onda znači ako kažemo da se moramo zalagati za jednakost među ljudima? To znači da svi ljudi moraju biti jednaki pred zakonom. Da svakomu čovjeku društvo mora osigurati podjednake mogućnosti osobnoga svestranog razvitka. Dakle, jednakost pred zakonom i jednake mogućnosti odgoja, obrazovanja, zdravstvene zaštite i sl. To, ipak, *ne znači da su svi ljudi istih sposobnosti*, da su identični. Znamo, uostalom, da je svaki od oko 6 milijardi ljudi, koliko ih sada živi na Zemlji, genetički jedinstvena pojava. I djeca istih roditelja su — različita. Bitno je da smo toga svjesni i kad govorimo o ljudskim rasama. Ne postoje „tipični“ predstavnici nekakvih rasa, nego postoje ljudske jedinice s vlastitim sposobnostima. Zato je svaka rasna diskriminacija, i biološki i moralno, bez temelja.

### **Budućnost ljudskog roda**

U prošlosti su se ljudska pučanstva, katkad sporije, a kadšto brže, selila s jednoga mjesta na drugo. Pritom su dolazila u dodir s pučanstvima koja su se od njih obično razlikovala nekim tjelesnim i kulturnim osobitostima. Govoreći o takvim „dodirima“ među ljudskim populacijama, obično pomišljamo na sukobe, na međusobnu borbu do nečijeg istrebljenja. Bilo je, dakako, i takvih pojava. Ipak, postoje mnogi arheološki i drugi dokazi o uzajamnom prožimanju takvih pučanstava, o njihovu miješanju, o preuzimanju naprednijih oblika oruđa i društvenog uređenja. Kontakti među različnim ljudskim populacijama po cijelome svijetu danas su življi nego ikada i praktično je nemoguća izolacija od „ostatka svijeta“. Naprotiv, pojavljuje se opasnost od svjesnog potiranja razlika. Globalizacija je proces koji teži zajedničkom iskorištavanju blagodati i dostignuća do kojih su ljudi, sve ubrzanim razvojem suvremenih tehnologija došli na raznim stranama svijeta. U tom procesu povezivanja čovječanstva na planetarnoj razini može biti ugrožena raznolikost kultura, praktično neiscrpna mnogovrsnost duhovnog izražavanja u običajima, religiji, umjetnosti, znanosti i tehnici znači bogatstvo ljudskog roda, koje treba čuvati, gajiti i razvijati radi ljepšeg i sadržajnijeg življenja svih ljudi.

### **Opasnosti od globalizma**

To je ideologija ekonomski moćnih društvenih skupina kojima je pred očima samo što veća za-

rada, profit. Da nešto s globalizacijom ipak nije u redu, jasno je ako se vidi kako nema porasta blagostanja u svim zemljama i u svim društvenim slojevima, iako je cijeli svijet zahvaćen procesom globalizacije. Iz dana u dan manjina bogatih postaje sve bogatija, dok su siromašni sve siromašniji. Iako se mnogo govori o ljudskim pravima, o pravu na razlike, o pluralizmu i multikulturalnosti, razlike se u praksi potiru, male kulture i jezici guše, a sve u interesu slobodnoga tržišta i što veće zarade.

Riječ je o velikim opasnostima i teškim zabludama ako se ne shvaća da su u živome svijetu temeljna stvarnost jedinka i populacija. Nema ni kulture čovječanstva, nego postoje mnoge kulture koje se neprestano rađaju. Čovječanstvo je apstraktna imenica: ono živi u svojim obiteljima, plemenima, narodima... Kao što sama biološka snaga čovječanstva leži u neograničenoj varijabilnosti njegove zalihe gena, tako je njegova buduća opstojnost dostojna čovjeka, kao bića slobodnog i odgovornog, u poštovanju svake osobe i u bogatstvu različitih kultura.

### **S a ž e t a k**

Evolucijska misao otvorila je vrata za duboko razumijevanje svega što proučavaju biolozi: razvikanje jedinke, živčani sustav, ekosustave. Jedino u svjetlu evolucije razumijemo klasifikaciju, anatomiju, fiziologiju, raspored flora i fauna na Zemlji, ali isto tako razne pojave nadmetanja i suradnje, ponašanje različitih vrsta organizama i nas samih. Isto tako, evolucijska misao baca svjetlo na danas vrlo živa proučavanja tzv. duhovnih pojava, primjerice pojave svijesti, nesebičnosti, karakternih značajki, osjećaja itd. Proučavajući ponašanje životinja, osobito viših primata, bolje razumijemo i korijene nekih oblika ljudskoga društvenog ponašanja, ali smo istodobno izazvani odgovoriti na pitanje što je ono posebno ljudsko čega nema u životinja, u svojstvima koje označujemo istim riječima (svijest, osjećaj, posramljenost, sklonost, odanost, osveta). Čitajte knjigu Frans De Waal, *Prirodno dobri*, Zagreb, 2001.

Nakon usvajanja nekih temeljnih evolucijskih spoznaja,

— bolje razumijemo zašto su danas različite vrste gotovo savršeno prilagođene svojim ekološkim nišama, kao što su bile i u različitim epohama Zemljine prošlosti

— postaje nam jasnije zašto je ipak dolazilo (a dolazi i danas) do postanka novih vrsta: Zemlja neprekidno prolazi kroz veće ili manje klimatske promjene, otvaraju se uvijek nove mogućnosti iskorištavanja životnih resursa, pa se i organizmi mijenjaju, jasnije nam je zašto se, relativno nedavno, prije oko 2 milijuna godina, u evoluciji konačno pojavio i sam čovjek: razvojem života nastala je vrsta iz koje se i čovjek mogao razviti koristeći se sve bolje svojim visokorazvijenim duševnim i duhovnim (mentalnim) sposobnostima u težnji da se održi u nerijetko vrlo teškim uvjetima.

Pogled koji smo nastojali izložiti u ovome dijelu vašeg udžbenika oslonjen je na zasade moderne teorije evolucije kako ju je u osnovi zamislio Charles Darwin i kako je potkrijepljena rezultatima raznih grana suvremene biologije, sve do uvida molekularne biologije. Ta teorija evolucije, na razne načine, dio je pogleda na svijet, često i svijetonazora modernog čovjeka i zaista može biti poticaj i nadahnuće za životni optimizam nad velikim darom života u kojemu imamo prigodu sudjelovati.

### Pitanja

1. Otprilike prije koliko godina su se odvojile razvojne linije koje su dalje dale na jednu stranu čovjekolike majmune (pongide), a na drugu stranu liniju tzv. hominida (australopiteka i čovjeka)?
2. Zašto australopiteke smatramo važnima za evoluciju ljudskoga roda (roda *Homo*)?
3. Pogledajte sliku 28.4. i odgovorite u koje se dijelove staroga svijeta raširio ljudski oblik *H. erectus* i koji je činitelj pri tome bio presudan.
4. Ako je suvremeni tip čovjeka preplavio sve kontinente u vrijeme otprilike 100 tisuća i prije deset tisuća godina, miješajući se s ljudskim populacijama koje je negdje zatekao, je li to dovoljan dokaz da je u pitanju jedna biološka vrsta? Kako se u biologiji danas najčešće definira vrsta?
5. Ako nademo ostatke nekog hominida, kad smo sigurni da je riječ o pripadniku ljudskog roda (roda *Homo*)?

### ZA ONE KOJI ŽELE ZNATI VIŠE

Mjesto ljudskog roda (rod *Homo*) u klasifikaciji sisavaca primata

red **Primates**

podred Prosimii

potpodred Lemuriformes (lemuri)

potpodred Lorisiformes (galagos, loris)

podred Tarsiiformes (tarzijeri)

podred Anthropoides (ljudoliki)

potpodred Plathyrrhini (majmuni novog svijeta, širokonosci)

potpodred Catarrhini (majmuni starog svijeta, uskonoosci) natporodica Hominoidea (čovjekoliki majmuni) porodica Hylobatidae (giboni) porodica Hominidae (hominidi) potporodica Ponginae (Pongo, orangutan) potporodica Himantinae (afrički čovjekoliki majmuni) rod *Gorilla* (gorila) rod *Pan* (čimpanza) **rod *Homo*** (čovjek)

Kao što vidimo iz tablice, natporodica hominoida (čovjekoliki) danas se u biološkoj klasifikaciji dijeli na dvije porodice: hilobatide i *hominide*.

U porodicu hilobatida ubrajamo različite vrste roda gibbona, a porodica hominida ima dvije potporodice živućih rodova i vrsta, s još mnogo izumrlih rodova i vrsta. Budući da evolucijski bliže čovjekove pretke svrstavamo u tu porodicu, moramo je malo bolje promotriti.

*Porodica hominida* uključuje *danošnju* potporodicu orangutana (*pongine*), a zatim potporodicu *hominine* (afričke čovjekolike majmune, tj. rodove gorila, čimpanza i čovjek).

Porodica hominida, odnosno njezine potporodice (pongini i hominini), ima, dakle, svoje rodove od kojih je jedan i ljudski rod, *Homo*.

Razumije se da se i svi izumrli (fosilno poznati) oblici pongina i hominina (npr. australopiteci, predci današnjeg čovjeka) ubrajaju, također, u porodicu *hominida*. Drugim riječima, u *hominide* ubrajamo današnje orangutane, afričke čovjekolike majmune (opice) i ljude, a od fosilnih oblika fosilne australopiteke i sve ostale pretke današnjeg čovjeka.

Takva je klasifikacija početno načinjena na temelju morfoloških sličnosti. U novije vrijeme ona je potvrđena istraživanjem molekularnih karakteristika tih organizama.

# POJMOVNIK

nasle. staništa i prilagodbenih zona

A

Adaptacija, v. prilagodba

Adaptivna radijacija. Evolucijsko razilaženje (divergencija) članova neke evolucijske linije unutar različitih niša ili prilagodbenih zona. To je evolucija od primitivnijeg tipa organizma iz kojeg nastane više divergentnih oblika, prilagodbom na različite načine života. Na primjer, početkom tercijara temeljna osnovica placentalnih sisavaca doživjela je a. r. u mnogo oblika koji su se prilagodili trčanju, letenju, plivanju, rovanju, hodanju itd.

Aklimatizacija. Polagana promjena u fiziologiji nekog organizma nakon izlaganja okolišu koji je drukčiji od onoga na koji je bio prethodno prilagođen (primjerice, na niže temperature). To mu omogućuje da se prilagodi novim uvjetima.

Atel = alternativni oblik gena; član para alela (gen) koji se nalazi na određenom lokusu homolognog para kromosoma

Alopatrijski. Koji pripada populacijama ili vrstama kojih se područja rasprostranjenosti ne preklapaju.

Amoniti. Skupina izumrlih mekušaca glavonožaca, srodnika današnje indijske lađice (*Nautilus*), koji su imali pregrađene ljuštore. Veliko mnoštvo a. živjelo je u mezozoiku.

Anageneza. Tzv. progresivna evolucija bez grananja (bez — adaptivne radijacije) pri čemu, u relativno stabilnim staništima, dođe do prilagodavanja cijelih populacija promjenama okoliša (npr. razvojni niš živorodnog ogrca, v. str.).

Analogni organi. Organi slični ili istovjetni po funkciji, ali različitog postanka (npr. oko u kralježnjaka i oko u glavonožaca, poput hobotnice; ili a. o. su leptirova krila i ptičja krila).

Aneuploidija = promjena broja kromosoma koja zahvaća pojedine kromosome u kromosomskom setu

Antikodon = triplet baza u tRNA komplementaran kodonu

Antropomorfizam. Neopravdano pridijevanje neke ljudske osobine drugim organizmima ili predmetima.

Apomiksija = razvitak sjemenke bez oplodnje

Australopiteci. Prvi afrički hominidi koji su živjeli prije oko 4,5 do prije otprilike 2 milijuna godina; imali su mali mozak (manji od 500 ccm), kretali su se dvonožno, ali su još uvijek uglavnom živjeli na drveću i nisu izradivali kameno oruđe.

Autosomi = kromosomi koji ne nose spolno-determinirajuće gene

prvi afrički hominidi  
4 milij. godina, nisu izradivali  
oruđe i dvonožno  
su se kretali.

B

binarna dioba = dioba bakterijske stanice pri kojoj iz jedne stanice nastaju dvije genetički istovjetne stanice

Biodiverzitet — biotska (biološka) raznolikost

Biogeneza. Opće prihvaćeno stajalište da u današnjim uvjetima neki organizam može nastati samo iz već postojećeg organizma ("Sve živo nastaje iz živog" - lat. *Omne vivum ex vivo*).

Biološka raznolikost — biotska raznolikost

Biološka vrsta. Skupine stvarno ili potencijalno međusobno plodnih prirodnih populacija koje su spolno odvojene (izolirane) od drugih takvih populacija.

Biota. Flora i fauna nekog područja.

Biotska raznolikost. Pod biološkom ili biotskom raznolikošću mislimo na različnost života na razini vrsta, na razini genetičkog sastava i na razini ekosustava. U osnovi, b. r. svodi se na bogatstvo živućih vrsta. U pravilu, značajka evolucije je porast složenosti i postanak novih vrsta. Zato je danas — biotska raznolikost veća negoli je bila u bilo koje drugo geološko doba u prošlosti. Znanost je opisala tek oko 2 milijuna vrsta, a smatra se da na Zemlji ima od 10 do 30 milijuna vrsta.

Bivalent = struktura koja nastaje sparivanjem dva homologna kromosoma u profazi I mejoze

Borba za opstanak (b. za život, b. za preživljavanje). Engl. *struggle for existence*, s. *for life*, s. *for survival*. Slikovit izraz ili metafora za nagonsku utakmicu među različnim jedinkama neke biljne ili životinjske populacije koje se natječu za hranu, životni prostor, i sl. da bi preživjele. Isto tako, to je "borba" plijena protiv grabežljivaca, "borba" grabežljivaca da dođu do plijena. "Ali može se reći da se i neka biljka na rubu pustinje bori za život protiv suše, iako bi zapravo trebalo reći da ovisi o vlazi" (Darwin, u Postanak vrsta, hrv. prij. str. 51). Budući da se rađa više jedinki negoli može preživjeti, nužno dolazi do borbe za opstanak. Pritom, neke jedinke bivaju odstranjene, druge ostanu. To se zove — prirodni odabir (v. također — odstranjenje ili eliminacija).

C

Centromera ili pričvrtnica = dio kromosoma koji ima ulogu pričvršćivanja na niti diobenoga vretena

Citoplazmatsko nasljeđivanje = nasljeđivanje svojstava pod kontrolom gena kloroplasta i mitohondrija u eukariotskoj stanici ili gena plazmida u bakterijskoj stanici

## C

**Čista linija** = jedinka koja je homozigot za sva promatrana svojstva, a nastala je samooplodnjom

## D

**Darvinizam**. Darwinova shvaćanja i objašnjenja na kojima njegovi sljedbenici zasnivaju svoje tumačenje procesa evolucije. — descendencija (v. o. zabludi — socijalnog darvinizma)

**Delecija** = strukturna kromosomska promjena koja nastaje lomom i gubitkom dijela kromosoma

**Dem. Mjesna (lokalna) populacija** jedinki koje se uzajamno mogu uspješno rasplodivati.

**Descendencija**. Podrijetlo od zajedničkog pretka; sve pripadnike neke svojte (vrste, roda itd.) veže podrijetlo od nekoga bližeg ili daljeg zajedničkog pretka. Darvinizam se označuje i kao teorija descendencije jer prvi je Darwin ustvrdio da su sve vrste postale od jednoga ili od nekoliko jednostavnih početno nastalih oblika života.

**Diferencijacija** = proces nastajanja različitih staničnih tipova iz jednostanične zigote

**Dihybrid** = heterozigot za dva svojstva (AaBb)

**Diploid** = stanica ili organizam sa dva seta kromosoma (2n)

**Diploidan**. Kad ima dvostruk broj (sklop) kromosoma, jedan koji potječe od majke a drugi od oca. (suprotno: — haploidan)

**Diverzitet** — biotska raznolikost

**Divlji tip** = fenotip organizma koji prevladava u prirodi

**Domestifikacija**, v. odomaćivanje

**Duplikacija** = strukturna kromosomska promjena koja nastaje udvostručenjem kromosomskog segmenta

## E

**Eliminacija**, v. Odstranjenje

**Endemi**. Biljna ili životinjska vrsta koja živi samo na jednome ograničenom području. Ako je riječ o preostatku nekoć bujnije flore ili faune, govorimo o — reliktima.

**Esencijalizam**. Vjerovanje da se promjena u prirodi može svesti na određen broj temeljnih tipova bića koja imaju stalnu, nepromjenjivu bit ili esenciju

**Etologija**. Grana biologije koja se bavi proučavanjem ponašanja životinja. Isto što i biologija ponašanja.

**Eukarioti**. Jednostanični ili višestanični organizmi koji imaju (opnom od citoplazme odvojenu)

staničnu jezgru s nasljednom tvari u kromosomima koji su od DNK i bjelančevina. Takve su stanice u svih organizama izuzev u — prokariota (tj. bakterija i modro-zelenih algi).

**Euploidi** = organizmi s jednim ili više setova kromosoma

**Evolucija (biološka)** — postupno zbivanje (proces) ili kumulativna promjena u značajkama populacija iz jednoga naraštaja u drugi. Teorija e. tvrdi da je taj proces odgovorana za postanak svih vrsta negdašnjih i današnjih organizama. Zato se kaže da su svi organizmi povezani zajedništvom podrijetla (— descendencija). U suprotnosti je s teorijom posebnog stvaranja (— kreacionizam). (v. — kemijska e., — kozmička e.)

**Evolucijska biologija**. Grana biologije koja proučava putove evolucije života na zemlji.

**Evolucijska sinteza**. 30-ih i 40-ih godina 20. stoljeća došlo je do slaganja između genetičara, paleontologa i terenskih biologa koji su u osnovi potvrdili ispravnost Darwinove teorije evolucije, stavivši težište na varijabilnost, prirodni odabir i proučavanje biotske raznolikosti (sistematika). U stvaranju e. s. sudjelovali su veliki biolozi, primjerice T. Dobzhansky, E. Mayr, B. Rensch, G. G. Simpson, G. L. Stebbins i dr.

## F

**Fenotip** = svako svojstvo (izgled ili funkcija) organizma nastalo kao rezultat djelovanja genotipa i okoliša

**Fenotip**. Sve zamjetne anatomske, fiziološke, biokemijske ili ponašajnske osobine neke jedinke; fenotip je rezultat interakcije između genotipa i okoliša. Te značajke neke jedinke su rezultat interakcije - genotipa i okoline, u razvitku od začeca do spolne zrelosti (-ontogeneza).

**Fitogeneza**. Putovi postanka od predaka.

**Fosili ili okamine**. Na razne načine sačuvani ostaci negdašnjih organizama, njihovih tragova, jaja i sl.

## G

**Gametogeneza** = proces nastajanja gameta koji uključuje mejozu

**Gen** = dio molekule DNA koji nosi informaciju za bjelančevinu ili molekulu RNA

**Genetička rekombinacija** = proces nastajanja novih kombinacija gena vidljivih u fenotipu organizma; nastaje krosingoverom ili neovisnom segregacijom kromosoma

**Genetički kod** = triplet baza u DNA koji nosi informaciju za jednu aminokiselinu

**Genetički kod.** Nukleotidni triplet u genetičkom programu (genomu) koji, prilikom sinteze bjelančevina, određuje neku posve određenu aminokiselinu.

**Genetika** = znanost o nasljeđivanju koja proučava strukturu, prijenos i funkciju nasljedne tvari

**Genom** = svi geni haploidnog seta kromosoma

**Genotip** = svi geni nekog organizma; genetička struktura jedinke

**Gradualizam.** Jedna od temeljnih zasada — darvinizma, teorija koja kaže da je evolucija postupno zbivanje, tj. da se događa putem postupnih promjena u populacijama, a ne naglim postankom novih tipova (skokovima). Darwin je prihvatio načelo da priroda ne čini skokova (*Natura non facit saltus*). Suprotnost — saltacionizam.

## H

**Haploid** = stanica ili organizam s jednim setom kromosoma (n)

**Heterozigot** = jedinka koja ima različite alele gena (Aa)

**Hibrid ili križanac** = jedinka nastala križanjem genetički različitih roditelja

**Hijazma** = mjesto izmjene dijelova nesestrinskih kromatida vidljivo s pomoću svjetlosnog mikroskopa

**Hominidi.** Porodica fosilno sačuvanih predaka anatomske modernog tipa čovjeka, bilo australopiteka koji su izravno prethodili postanku ljudskog roda (rod *Homo*), bilo predstavnika raznih praljudi (npr. *H. habilis*, *H. sapiens erectus*, *H. sapiens sapiens*).

**Homo erectus.** Predstavnik ljudskog roda ili čovječanstva koji, anatomske gledano, imaju neke primitivnije oznake (primjerice, istaknut nadočni greben, kapacitet lubanje nešto manji negoli je u neandertalaca i u današnjih ljudi, niže položen lubanjski svod). Erektusi su se iz Afrike uspjeli raširiti po toplijim dijelovima cijeloga starog svijeta (v. SLIKA).

**Homo habilis.** Lat. "habilis" znači okretan, spretni. To su fosilno zajamčeni prvi predstavnici ljudskog roda koji su živjeli otprilike prije 1,8 milijuna godina. Bili su sposobni izrađivati kameno oruđe (starije kameno doba, paleolitik, olduvajska kultura — prema nalazištu Olduvaj u Tanzaniji). Imali su kapacitet lubanje do 700 ccm, ali su u usporedbi s kasnijim ljudima bili nižeg rasta (oko 140 cm) i općenito sitniji. Prema anatomiji njegova mozga zaključuje se na mogućnost ljudskoga govora. Ima stručnjaka koji misle da je *habilis* još uvijek australopitek, a da spomenuto oruđe pripada *habilisovim* suvremenim koji su živjeli u istim područjima Tanzanije i Kenije a fosilno su poznati pod nazivom *H. rudolfensis*.

**Homo sapiens.** Lat. "mudar čovjek". Stručni biološki naziv za čovjeka. Ponekad se pridijeva svim fosilno posvjedočenim oblicima počevši od *habilisa* nadalje: dakle, *H. sapiens erectus*, *H. sapiens neanderthalensis*, *H. sapiens sapiens*. Drugi o *sapiensima* govore nakon faze *erectusa*, tj. od neandertalaca do modernog tipa čovjeka.

**Homo.** U biološkoj klasifikaciji oznaka za ljudski rod. Danas je sigurno da je taj rod monofiletski, tj. da ima samo jedan rod koji se sastoji od jedne ljudske vrste.

**Homologni kromosomi** = kromosomi koji nose gene za ista svojstva

**Homologni organi.** Značajke ili ponašanja koja nalazimo u različitim skupina biljaka ili životinja a imaju ih zato što potječu od nekoga zajedničkog pretka; to su npr. organi slični ustrojstvom a različiti po funkciji (primjerice, kosti prednjih udova u sisavaca i ptičjih krila).

**Homozigot** = jedinka koja nosi istovjetne alele za neko svojstvo (AA ili aa)

## I

**Interfaza** = dio staničnog ciklusa između dviju dioba stanice

**Inverzija** = strukturna kromosomska promjena s obrnutim poretkom gena jednoga kromosomskog segmenta

**Izolacija.** Izolacija ili odijeljenost je nemogućnost miješanja gena između srodnih populacija zbog neke zapreke, primjerice visoke planine, rijeke i sl.

**Izolacijski mehanizam.** Genetički zasnovano ponašanje jedinki pripadnika populacija različitih vrsta koje priječi njihovim populacijama da se međusobno miješaju premda žive na istim područjima.

## K

**Kalusno tkivo** = nakupina nediferenciranih stanica biljnoga tkiva

**Kapacitet lubanje.** Jedan od pokazatelja u evoluciji čovjeka pri čemu se mjeri volumen gornjeg dijela lubanje ili neurokranija u kubičnim centimetrima. Od faze neandertalaca do danas prosječno se kreće oko 1200 do 1500 ccm. Bitno je uočiti da se mora gledati kao relativna vrijednost, tj. u odnosu na masu tijela. Tako je u europskih pučanstava kapacitet lubanje danas oko 1450 ccm u muškaraca i oko 125-1300 ccm u žena.

**Karcinogeni** = tvari koje uzrokuju nastanak tumora

**Kariotip** = kromosomska osobna karta; mitotski kromosomi tjelesne stanice organizma složeni u parove i prema veličini

**Kategorija.** U biološkoj sistematici označuje rang neke svojte (niže je kategorije "vrsta" negoli "razred" ili "red"); tim se nazivom označuje također skup ili klasa organizama kojoj pripadaju sve svojte istog ranga (u kategoriju nekog "roda" pripadaju sve njegove vrste, "porodicu" čine svi njezini rodovi, itd.).

**Kemijska evolucija.** Postanak sve složenijih spojeva u prvobitnim oceanima prije oko 4 milijarde godina pri čemu su nastala ustrojstva koja su dala prve jednostavne jednostanične organizma, prabakterije i alge (od kojih su sačuvani fosili stari otprilike 3,8 milijardi godina).



**Kladogeneza.** Jedan od dva temeljna oblika evolucije; za razliku od — anageneze, u tom važnijem tipu evolucije dolazi do grananja (divergencije) i bržeg postanka novih vrsta.

**Klon** = populacija genetički istovjetnih stanica ili organizama nastalih nespolnim razmnožavanjem (mitoza) iz jedne stanice ili jednoga zajedničkog pretka

**Kodominantni aleli** = aleli koji dolaze do izražaja u fenotipu

**Kodon** = triplet baza u mRNA komplementaran kodu u DNA

**Koljeno** (lat. *phylum*). Kaže se i tip organizacije. Jedna od najviših kategorija u klasifikaciji životinja, npr. koljeno kolutičavaca, bodljikaša, svitkovaca. Sastoji se od mnogo sličnih i srodnih razreda. U klasifikaciji biljaka češće se umjesto od koljenima govori o odjelima (lat. *divisio*).

**Konvergencija.** Fenotipske (tjelesne) sličnosti dviju svojti organizama (npr. izgled riba i sisavaca dupina) koje su postignute prirodnim odabirom u sličnim životnim uvjetima.

**Konjugacija** = prijenos genetičke informacije iz jedne bakterijske stanice u drugu preko konjugacijskog mostića; spolni način razmnožavanja kod bakterija

**Kozmička evolucija.** Shvaćanje po kojemu je evolucija "kozmički proces," tj. proces koji se već oko 14 milijardi godina zbiva u svemiru idući od jednolikih (homogenih) stanja prema raznolikim (heterogenim) stanjima, od jednostavnijih stanja u složenija (kompleksnija).

**Kralježnjaci** (*Vertebrata*), potkoljeno koljena — svitkovaca. Uključuje ribe, vodozemce, gmazove, ptice i sisavce. Od ostalih sisavaca k. se razlikuju po tome što imaju kralježnicu, od koštanih kralježaka, s leđnom moždinom i lubanju u kojoj je mozak

**Kreacionizam.** Lat. *creatio* - stvaranje. Vjerovanje u doslovni smisao iskaza o stvaranju svijeta i čovjeka kako se nalazi u biblijskoj Knjizi Postanka.

**Kromatin** = kompleks DNA i bjelančevina (histona i nehistskih bjelančevina)

**Kromosom** = intaktna genetička jedinica nekog organizma; štapičasta struktura građena od DNA i bjelančevina koja se nalazi u jezgri eukariotske stanice

**Krosingover** = izmjena genetičkog materijala između nesestrinskih kromatida homolognih kromosoma

**Kultura.** K. je tipično ljudski, svjestan odnos spram prirode; ona je namjerno i stvaralačko mijenjanje prirode, svjesno stjecanje i prenošenje znanja te izgradnja ljudskih društvenih odnosa. Prema definiciji (1871) poznatog engleskog antropologa Edwarda Burnetta Taylora, kultura je "složena cjelina koja uključuje znanja, vjerovanja, umjetnost, moral, zakon, običaje i druge sposobnosti ili navike koje je čovjek stekao kao član društva." Početno se k. očitovala u prvih ljudi kao namjerna izrada oruđa koja će poslužiti u rješavanju životnih problema. Tijekom vremena nastale su vrlo različite kulture i

u tom smislu može se govoriti o kulturnom napretku čovječanstva (— kulturna evolucija).

**Kulturna evolucija.** Osim o — biološkoj i — kozmičkoj evoluciji, govori se i o kulturnoj evoluciji. *K. e. je pojavljivanje različitih kultura od najstarijih vremena do danas.* Ako prihvatimo da je čovjek svojom kulturom uvijek uspijevao prevladati opasnosti koje su mu dolazile od okoliša, onda je svaka nekadašnja ili današnja kultura jednako "napredna." Ako pretpostavimo da čovjek, ipak, sve uspješnije rješava probleme s kojima se suočava (hrana, stanovanje, zdravlje, društvena jednakost isl.), onda postoji i kulturni napredak. Kulturna raznolikost bogatstvo je kao i — biotska raznolikost pa se ne smije potirati.

**Kvartar.** Geološki period koji je započeo prije oko 2 milijuna godina, a dijeli se na stariji pleistocen i noviji holocen (koji desetak tisuća godina, a u njemu smo i danas). Početkom kvartara pojavio se čovjek, pa ga zovu i antropozoik. Kvartar je dio dio geološkog doba (ere) kenozoika. Prethodio mu je tercijar (razdoblje od prije oko 60 milijuna godina do prije oko 2 milijuna godina).

## L

**Lokus** = mjesto na kromosomu gdje se nalazi gen

## M

**Makroevolucija.** Evolucija iznad razine vrste (dakle na razini roda, porodice itd.); u njoj nastaju evolucijske novine, primjerice nova ustrojstva organa.

**Masovna izumiranja.** Istrebljenja flora i fauna velikih razmjera zbog velikih klimatskih, tektonskih, kozmičkih ili drugih drastičnih promjena u okolišu.

**Mejoza** = dioba kojom nastaju spolne stanice, a dijelimo je na redukcijsku diobu u kojoj dolazi do redukcije broja kromosoma ( $2n \rightarrow n$ ) i ekvacijsku diobu

**Mikroevolucija.** Evolucija na razini vrste, ili niže od te razine. Ona daje nove vrste.

**Mimikrija.** Oponašanje oblikom drugih životinja ili oblika iz okoline. Tako kad neka jestiva životinja oponaša nejestivu ili otrovnu životinju.

**Missing link.** Fosil koji bi u paleontologiji prebrodilo prazninu između neke starije skupine i skupine koja se iz nje zašigurno razvila. Takvu "izgubljenu kariku" se često uspjele pronaći (primjerice, to je praptica, *Archaeopteryx*, oblik koji povezuje gmazove i ptice).

**Mitoza** = dioba tjelesnih stanica, kojom nastaju genetički istovjetne stanice **monohibridno križanje** = križanje heterozigota za jedan par alela ( $Aa \times Aa$ )

**Molekularni sat.** Promjena u nekim organskim molekulama (npr. DNK, odnosno genima ili cijelim genotipovima) odvija se pravilno tijekom vremena pa se govori o m. s. Zato se usporedbom razlika u ustrojstvu takvih molekula kod različitih, srodnih skupina može utvrditi kad je došlo do većih promjena, do njihova evolucijskog razdvajanja (divergencije) i sl.

**Haploidnost** = haploid; ima jedan set kromosoma

**Poliploidnost** = tri i više alela koji kontroliraju isto svojstvo na razini populacije

**Mutacija** = iznenadna nasljedna promjena na razini gena ili kromosoma

**Skokovita evolucija**. Jedna od teorija saltacionističke ili skokovite evolucije koju su zastupali neki od prvih genetičara, početkom 20. stoljeća (Hugo De Vries, Bateson, Johannsen i dr.). Po njima, do nagle skokovite promjene u populaciji dođe velikom nasljednom varijacijom ili mutacijom na nekim jedinkama koje onda dadnu novu vrstu.

**Mutageni** = tvari iz okoliša koje uzrokuju mutacije

**Mutanti** = organizam ili stanica s mutacijom; odmak od divljeg tipa

## N

**Neovisna segregacija** = neovisno razdvajanje dvaju ili više parova alela koji se nalaze na različitim homolognim kromosomima

**Nukleoid** = bakterijski kromosom, DNA prstenasta oblika

**Nukleosom** = osnovna jedinica pakiranja kromatina; čini ga osam molekula histona oko kojih se namata DNA

## O

**Odmaćivanje ili domestikacija**. Dugotrajni postupak uzgajivača kojim su od divljih životinja uzgojene neke vrste, pasmine i sojevi domaćih životinja.

**Odstranjenje ili eliminacija**. Uklanjanje manje podobnih jedinki populacije u procesu — prirodnog odabira (engl. *natural selection*).  
**Okamine**, v. fosili.

**Ototogeneza**. Razvitak jedinke od oplodnog jajašca (zigote) do spolno zrelog organizma (suprotno — filogeneza).

## P

**Pirimidini** = dušikove baze; timin (DNA), uracil (RNA), citozin (DNA i RNA)

**Plazmid** = neovisna samoreplicirajuća genetička čestica u bakterijskoj stanici; kružna molekula DNA

**Podobnost** (engl. *fitness*). Relativna prednost koju imaju neke jedinke u odnosu na druge jedinke u nekoj populaciji pa — prirodnim odabirom ne budu odstranjene u — borbi za opstanak. Jedan od ključnih pojmova u Darwinovoj teoriji evolucije.

**Poliploidija** = stanica, tkivo ili organizam s tri ili više setova kromosoma; promjena broja kromosoma

**Populacija** = skup jedinki iste vrste, koji živi na određenom prostoru te, pareći se, izmjenjuje genetički materijal

**Populacijska genetika** = dio genetike koji se bavi proučavanjem genetičke strukture populacije

**Prednost**. Pojava da neko svojstvo u građi tijela može postati prednost i otvoriti mogućnosti u evoluciji za prodor u nove ekološke niše, zauzimanje novih prebivališta i sl. (npr. neke izrasline na tijelu gmazova predaka ptica bile su prednost u pokušajima prebacivanja sa stabla na stablo, s jednog mjesta na drugo i razvile su se u perje).

**Prilagodba**. Svako svojstvo nekog organizma za koje se može smatrati da pridonosi njegovoj podobnosti okolišu. Neka prilagodba ili adaptacija povećava, dakle, izgledom onim jedinkama koje imaju takvu prednost da preživljavaju i ostave potomstvo. A. je važan pojam u evoluciji (— adaptivna radijacija).

**Primate**. Najviši red najrazvijeniji sisavci s najrazvijenijim mozgom. Njihova evolucija započela je prije oko 60 milijuna godina, u gornjoj kredi. U primata spadaju razni majmuni (prosimiji, tarzijeri, cercopithekoidi, panidi i dr.), zatim porodice čovjekolikih majmuna hilobatida i pongida te porodica — hominida.

**Priručna selekcija**, v. prirodni odabir.

**Priručni odabir**. Proces kojim se u svakom naraštaju odstranjuju iz populacije manje podobne jedinke automatski, tj. pod izravnim utjecajem okoliša.

**Protisti** = vrlo jednostavni organizmi bez prave jezgre i drugih staničnih organela

**Purini** = dušikove baze u DNA i RNA; adenin i gvanin

**Rekombinacija**. Ispremišestanost gena u novoj oplodenoj jajnoj stanici (zigoti) uslijed krosing-overa i preuređenja kromosoma za vrijeme mejoze. Zato u svakome novom naraštaju nastaju i novi — genotipovi.

**Rekombinantna DNA** = DNA s ugrađenim stranim genima; hibridna molekula koju čine molekule DNA iz dvaju ili više izvora

**Relekt**. Endemični (— endemi) pripadnici neke nekoč bujnije vrste koji su preživjeli u vrlo izmjenjenom okolišu.

**Restriktivni enzimi** = enzimi koji cijepaju dvolančanu molekulu DNA na točno određenim mjestima

**Ribonukleinska kiselina, RNA** = jednolančana molekula slična DNA; umjesto šećera deosiriboze, ima **ribozu**, umjesto baze timin, ima bazu **uracil**

**Reproduktivlje** = dijagramski prikaz obiteljskoga stabla kroz nekoliko generacija koji pokazuje povezanost predaka i potomaka

**Saltacionizam**. Lat. *saltare* znači skočiti. Tim izrazom označava se stajalište po kojem je evolucija skokovito zbivanje. Po tom shvaćanju naglom i velikom promjenom dolazi do postanka nove vrste. Jedan od najpoznatijih s. je — mutacionizam.

**Spontano rođstvo**. Lat. *generatio spontanea*, spontano nastajanje. Odbačeno shvaćanje da složeni organizmi mogu nastajati "sami od sebe" iz nežive materije.

**Rekombinacija** = razdvajanje alela kao posljedica razdvajanja kromosoma u anafazi mejoze

**Reproduktivna replikacija** = udvostručavanje molekule DNA, pri čemu nastaju dvije istovjetne dvolančane molekule

**Selektivna evolucija**. Nastanak novih vrsta u uvjetima gdje se areali različitih vrsta preklapaju. Tu, dakle nema mjesne ili geografske izolacije, nego je po srijedi neki drugi izolacijski mehanizam među populacijama neke vrste koja onda dadne novu vrstu. (V. — izolacijski mehanizam).

**Selektivni darvinizam**. Politička teorija koja brani bezobzirni egoizam kao najbolji (najuspješniji) način ponašanja u gospodarstvu, politici i sl.

**Selekcija**. Proces postanka vrste.

**Spiralizacija** = proces pakiranja DNA s pomoću histona i nehistonskih bjelančevina

**Spolni kromosomi** = nose gene za determinaciju spola, ali i druge gene koji ne određuju spol, ali kontroliraju važna svojstva

**Spolni odabir**. Po Darwinu, jedan od oblika prirodnog odabira. Ženke neke populacije više se pare s mužjacima koji imaju neke osobine (snažno rogovlje u jelena, kičeno perje u rajskih ptica, načini udvaranja, itd.) i tako se one pojačavaju u potomstvu.

**Spolno vezani gen** = gen na X kromosomu

**Svitkovci (Chordata)**. Koljeno životinja koje imaju svitak (lat. chorda), nježnu leđnu živčanu vrpču i (barem u stanju zametka) škržne pukotine. U klasifikaciji uključuje potkoljena kralježnjaka (*Vertebrata*, *Craniata*) i protokordata (primjerice kopljača ili amfioksus).

**Svojta** ili takson. Monofiletička skupina organizama koja ima niz zajedničkih značajki budući da potječe od jednoga bližeg zajedničkog pretka.

## T

**Takson**, v. svojta

**Terapsidi (Therapsida)**, red fosilnih gmazova koji su bili ishodište za postanak sisavaca.

**test križanje** = križanje s recesivnim homozigotom u svrhu otkrivanja genotipa jedinke dominantnog fenotipa

**Tipotoško mišljenje**. Shvaćanje po kojemu su varijacija i varijabilnost nevažne pojave u prirodi, a jedinke su replike ili otisci idealne esencije (biti, bivstva) ili idealnog tipa neke vrste. Suprotno: — populacijsko mišljenje.

**Tobolčari, Marsupialia**. Zovu se i *Metatheria*. Podrazred sisavaca koji žive u Australiji te u Sjevernoj i Južnoj Americi. Poput — placentarnih sisavaca, embrij se kratko razvija unutar majčine maternice i izleže se u vrlo nerazvijenom stanju, pa obično dalje raste u tobolcu (lat. *marsupium*) u kojem su i majčine mliječne žlijezde. T. su oposumi i neke druge vrste novog svijeta, zatim klokani i mnoge druge vrste sisavaca u Australiji. Ima mnogo fosila t.

**Totipotentnost** = svojstvo diferenciranih stanica da zadržavaju embriogeni potencijal

**Transdukcija** = mehanizam genetičke rekombinacije u bakterija; prijenos molekule DNA iz jedne bakterijske stanice u drugu te njezina ugradnja u bakterijski genom

**Transfuzija** = prijenos genetičkog materijala iz jedne bakterijske stanice u drugu s pomoću bakterijskih virusa ili bakteriofaga

**Teorije**. Odbačene teorije po kojima je evolucija polagana promjena neke biti ili esencije postojećih vrsta pod izravnim utjecajem okoliša, nasljeđivanjem za života stečenih tjelesnih osobina ili radi nekih svrha koje treba postići, npr. savršenstva. Najpoznatiji je Lamarckov t. (lamarckizam).

**Transkripcija** = prepisivanje genetičke upute, tj. sinteza mRNA na lancu kalupu DNA

**Translacija** = prevođenje upute, tj. biosinteza bjelančevina na mRNA s pomoću ribosoma

**Strukturalna promjena** = strukturalna kromosomska promjena; premještanje kromosomskog segmenta jednog kromosoma na drugi nehomologni kromosom

**Teorija katastrofizam**. Teorija po kojoj su uzrok evolucije nagle mutacije ili skokovi kojima nove vrste nastaju naglom velikom promjenom, velikim skokom s obzirom na građu tijela i sl. (— saltacionizam). Sredinom 20. st. istaknuti pobornici t. bili su, primjerice, R. Goldschmidt i C. Willis poč. 40-ih i H. O. Schindewolf 50-ih godina

**Trihibrid** = heterozigot za tri svojstva

**Tumor** = izraslina uzrokovana nekontroliranim rastom stanica

## U

**Uniformitarizam**. Teorija koju je naročito unaprijedio engl. geolog Charles Lyell tvrdeći da su sve promjene u prirodi uvijek u pravilu postupne, a ne nagle i skokovite.

## V

**Varijabilnost**. Činjenica je da se potomstvo razlikuje od roditelja. Do toga dolazi stoga što je nasljedna tvar podložna promjeni (mutacija). Pri kopiranju DNK može doći do promjene u "čitanju" jedne ili više sekvencija tripleta nukleinskih baza. Za većinu mutacija smatra se da su s obzirom na "podobnost" (engl. *fitness*) neutralne; većina onih koje imaju utjecaj na tjelesne značajke su kobne; samo mali broj mutacija izravan je koristan. Ipak, kad se takve nakupe djelovanjem prirodnog odabira može doći i do postanka nove vrste. Varijabilnost, odnosno varijacija u potomstvu jedna je od najvažnijih prirodnih pojava. Ona je "temeljni zakon prirode" (kako je napisao veliki amer. biolog i paleontolog Stephen Jay Gould). Od neograničene varijabilnosti polazi Darwinova teorija evolucije (— Darwinova varijacijska teorija). V. pospješuju mutacija, rekombinacija i protok gena (engl. *gene flow*). Smanjuje se pod utjecajem genetičkog drifta i prirodnog odabira. Varijabilnosti nema granice, ona je neograničena pojava.

vrsta. Član varijabilne populacije.

• **asexualno razmnožavanje** = nespolno razmnožavanje u biljaka s pomoću vegetativnih organa

= prenositelj gena u genetičkom inženjerstvu; plazmid ili fag

• **geni** = geni koji se nalaze na istom kromosomu i zajedno se nasljeđuju

• (lat. *species*). Najmanja jedinica klasifikacije koja sadrži jednu ili više populacija pripadnika koji se mogu uzajamno rasplodivati i davati plodno potomstvo. Drugim riječima, članovi neke vrste čine rasplodno (reproduktivno) izoliranu skupinu čiji se geni ne mogu miješati s pripadnicima drugih vrsta. U nekoj populaciji ili u dijelu populacije neke vrste, kad dođe do nekog oblika izolacije, može nastati takva genetička i fenotipska razlika da govorimo o podvrsti (lat. *subspecies*), a na dulji rok i nova vrsta. Nekad se o podvrstama govori kao o vrstama u nastajanju (engl. *incipient species*). U slučaju vrsta kod kojih

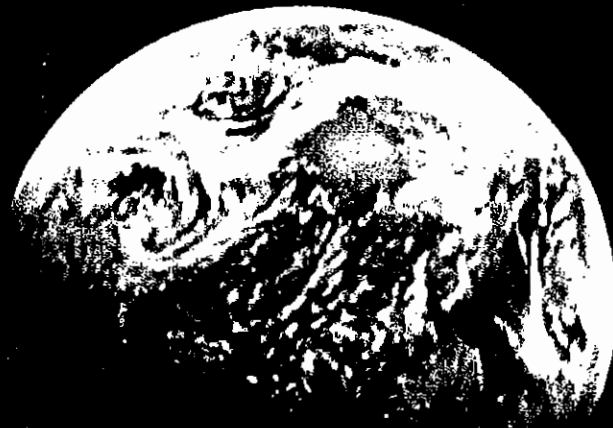
nema spolnog razmnožavanja (u bakterija, npr.) vrste se određuju po morfološkom principu i na temelju evolucije pojedinih skupina.

**Z** **žokčijaši organi**. Nefunkcionalna, slabo razvijena ustrojstva koja su bila u punoj funkciji kod predaka neke vrste (npr. oči u nekih pećinskih životinja ili crvuljak slijepog crijeva u ljudi).

• **zajna**. Oplodena jajna stanica, odnosno jedinka koja nastane spajanjem sviju spolnih stanica ili gameta.

**Z** **živi fosili**. Još uvijek žive vrste čiji su srodnici izumrli prije više desetaka milijuna godina (npr. ribe resoperke).

Pogled na Zemlju s Mjeseca



# Rješenja zadataka

## Drugo poglavlje

1. Miš nasljeđuje od oca 20 kromosoma, a od majke isto toliko.
2.  $2n = 16$ ; stanice kćeri nastale mitozom imat će isti broj kromosoma,  $2n = 16$ ; mejozom će nastati četiri haploidne stanice,  $n = 8$ .

## Četvrto poglavlje

1. DNA 3'...TACCGAGTAC...5'  
DNA 5'...ATGGCTCATG...3' — komplementarni lanac DNA
2. 3'...TACCGGAATTGC...5'  
mRNA 5'...AUGGCCUUAACG...3'  
bjelančevina Met-Ala-Leu-Thr

## Šesto poglavlje

1. V = visoki rast; v = patuljasti rast; F2 generacija: VV, Vv, Vv — visoki rast; vv — patuljasti rast  
Samooprašivanje  
VV x VV;                              Vv x Vv  
svi VV — svi visoki              VV, Vv, Vv, vv  
  3 visoka : 1 patuljasti  
vv x vv  
svi vv — svi patuljastog rasta
2. Crno je dominantno svojstvo, a bijelo recesivno. Genotip roditeljske generacije: Cc x Cc (fenotipski omjer potomaka je 3:1)
3. Test križanjem
4. Crveni je plod dominantan, C:  
CC x CC (ili Cc);      Cc x Cc;      Cc x cc  
svi CC;                      CC, Cc, Cc, cc;      Cc, Cc, cc, cc  
svi crveni                                      3:1                      1:1

## Sedmo poglavlje

1. P LIBb x LIBb — dihibridno križanje  
G LB, Lb, lB, lb x LB, Lb, lB, lb  
F1 LB Lb lB lb — fenotip  
9 : 3 : 3 : 1 — fenotipski omjer
2. ABC, ABc; aBc, abc
3. L — kratka dlaka, l — duga dlaka; B — crno krzno, c — smeđe krzno;  
→ P LIBb x lbb  
→ G LB, Lb, lB, lb x lb

→ F1 LlBb, Llbb, llBb, llbb  
1 : 1 : 1 : 1 fenotipski i genotipski omjer

To je test križanje.

4. a) C<sub>1</sub>C<sub>1</sub> x C<sub>2</sub>C<sub>2</sub> — svi C<sub>1</sub>C<sub>2</sub>, ružičasti; b) C<sub>1</sub>C<sub>1</sub> x C<sub>1</sub>C<sub>1</sub> — svi C<sub>1</sub>C<sub>1</sub>, crveni; c) → C<sub>1</sub>C<sub>2</sub> x C<sub>2</sub>C<sub>2</sub> — crveni i bijeli, 1:1

## Osmo poglavlje

1.  $2n = 46$ , jajna stanica ima 22 autosoma i jedan X kromosom (22 +X); spermij ima 22 autosoma i jedan spolni kromosom: 22 +X ili 22 +Y.
2. X<sup>D</sup>X<sup>d</sup> nositeljica x X<sup>d</sup>Y, daltonist — njegova je majka X<sup>D</sup>X<sup>d</sup> ili X<sup>d</sup>X<sup>d</sup>  
G X<sup>D</sup> X<sup>d</sup> X<sup>d</sup> Y  
F1 X<sup>D</sup>X<sup>d</sup>, X<sup>d</sup>Y, X<sup>d</sup>X<sup>d</sup>, X<sup>d</sup>Y — daltonisti
3. Ne, jer sin od oca dobiva Y kromosom koji ne nosi gen za hemofiliju.

## Deveto poglavlje

1. Geni za boju cvijeta i oblik peludnog zrna su vezani, odnosno nalaze se na istom kromosomu. Zbog krosingovera između tih dvaju gena, u F2 generaciji dobivene su četiri fenotipske klase potomaka: roditeljski potomci (4 831 + 1 338) i rekombinantni potomci (393 + 390).  
P PD/PD x pd/pd  
F1 PD/pd x pd/pd  
G PD Pd pD pd x pd  
F2 PD/pd Pd/pd pD/pd pd/pd  
4 831 390 393 1 338

## Dvanaesto poglavlje

1. Ako su roditelji heterozigoti (I<sup>A</sup>I<sup>O</sup>, I<sup>B</sup>I<sup>O</sup>) djeca mogu A, B, O ili AB.
2. Anić: dijete krvne grupe O; Jelić: dijete krvne grupe B; Babić: dijete krvne grupe AB

