

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«ВИТЕБСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ П.М. МАШЕРОВА»

Факультет биологический

Кафедра экологии и охраны природы

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

Г.Г. Сушко

25.09.2017 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

В.Я. Кузьменко

25.09.2017 г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ

**ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ
(ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ)**

для специальностей:

1-02 04 01 Биология и химия

1-33 01 01 Биоэкология

1-31 01 01 Биология (научно-педагогическая деятельность)

Составители: В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко

Рассмотрено и утверждено

на заседании научно-методического совета 19.10.2017 г., протокол № 1

УДК 575.8(075.8)
ББК 28.02я73
Э15

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 1 от 19.10.2017 г.

Составители: декан биологического факультета ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент **В.Я. Кузьменко**; старший преподаватель кафедры экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова **В.В. Кузьменко**

Р е ц е н з е н т ы :

заведующий кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «ВГМУ», доктор медицинских наук, профессор *О.Д. Мяделец*;
заведующий кафедрой фармакогнозии УО «ВГМУ», доктор фармацевтических наук, профессор *Г.Н. Бузук*

Эволюционное учение (Теория эволюции) для специально-Э15 стей: 1-02 04 01 Биология и химия, 1-33 01 01 Биоэкология, 1-31 01 01 Биология (научно-педагогическая деятельность) : учебно-методический комплекс по учебной дисциплине / сост. : В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2017. – 379 с.

Эволюционное учение (Теория эволюции) является одной из важнейших биологических теорий, объясняющих целесообразность строения и приспособленность биологических систем, закономерности их исторического развития, организацию и разнообразие органических форм в прошлом и настоящем. Рассмотрены история формирования эволюционного учения Ч. Дарвина, его сущность, закономерности микро- и макроэволюции, дан обзор исторического развития основных групп организмов, главных этапов антропогенеза.

В рамках учебно-методического комплекса предлагаются программное обеспечение, примерный тематический план, материалы лекций и семинарских занятий, тестовые задания, вопросы к экзамену, тематика самостоятельной работы студентов и формы контроля.

Предназначен для студентов биологического факультета дневной и заочной форм обучения.

УДК 575.8(075.8)
ББК 28.02я73

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2017

СОДЕРЖАНИЕ

Пояснительная записка	5
Учебная программа по дисциплине «Эволюционное учение»	7
Учебная программа по дисциплине «Теория эволюции»	32
Теоретический блок	42
Лекция 1. Введение. Предмет, задачи и методы эволюционного учения	42
Лекция 2. Зарождение эволюционной идеи в античное время и ее развитие в метафизический период в развитии науки. Борьба трансформизма и креационизма	47
Лекция 3. Первые эволюционные концепции. Эволюционное учение Ж. Б. Ламарка	54
Лекция 4. Научные и общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма	61
Лекция 5. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина. Эволюция культурных форм	68
Лекция 6. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина. Эволюция видов в природе	74
Лекция 7. Развитие эволюционной теории в последарвиновский период	83
Лекция 8. Органическая эволюция как объективное явление природы (доказательства и методы изучения эволюции)	90
Лекция 9. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее значение для эволюции	97
Лекция 10. Популяция – элементарная единица эволюции	108
Лекция 11. Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов эволюции. Элементарные факторы эволюции	115
Лекция 12. Борьба за существование как взаимодействие организмов с окружающей средой и как фактор эволюции	125
Лекция 13. Современные представления о сущности естественного отбора как основной движущей силы эволюции	134
Лекция 14. Формы естественного отбора	142
Лекция 15. Эволюция адаптаций – основной результат действия естественного отбора	149
Лекция 16. Вид и его критерии	157
Лекция 17. Структура вида	167
Лекция 18. Видообразование. Разнообразие путей формирования новых видов	177
Лекция 19. Макроэволюция и ее основные пути. Типы филогенеза таксонов	184
Лекция 20. Главные направления и общие закономерности эволюционного процесса	192
Лекция 21. Соотношение индивидуального и исторического развития организмов	201
Лекция 22. Способы филогенетических изменений органов	211

Лекция 23. Общая характеристика жизни как особой формы существования материи	220
Лекция 24. Возникновение жизни (биогенез)	229
Лекция 25. Основные этапы развития жизни на Земле. Характерные черты эволюции растительного и животного мира	236
Лекция 26, 27. Происхождение и эволюция человека (антропогенез).	246
Лекция 28. Современные проблемы и значение эволюционной теории.	263
Практический блок	274
Предисловие	274
Семинарские занятия	275
1. Критический анализ представлений о происхождении органического мира в додарвиновский период	275
2. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина	281
3. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее значение для эволюции	288
4. Популяция – элементарная единица эволюции	296
5. Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов. Элементарные факторы эволюции	302
6. Борьба за существование как фактор эволюции	309
7. Естественный отбор - главная движущая сила эволюции. Формы естественного отбора	315
8. Эволюция адаптаций – основной результат действия естественного отбора	323
9. Вид и видообразование	328
10. Эволюция онтогенеза. Проблема соотношения индивидуального и исторического развития организмов	336
11. Эволюция органов и функций. Модусы органогенеза	341
12. Главные направления и закономерности эволюционного процесса.	346
13. Возникновение и основные этапы развития жизни на Земле. Закономерности эволюции растительного и животного мира	353
14. Происхождение и эволюция человека	361
Основная и дополнительная литература к практической части	371
Блок контроля результатов образовательной деятельности	372
Примерный перечень вопросов к экзамену	372
Самостоятельная работа	375
Пример контрольной работы по теории эволюции для студентов заочной формы получения образования	375

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Учебная дисциплина «Эволюционное учение» завершает подготовку студентов по биологическим специальностям и представляет заключительный этап в процессе познания биологической картины мира, формирования научного мировоззрения. Эволюционное учение (теория эволюции) является одним из фундаментальных теоретических обобщений современной биологии и естествознания в целом, методологической основой всех специальных биологических дисциплин, поскольку конкретный фактический материал приобретает логическое обоснование только при соответствии эволюционным принципам в объяснении последовательности процессов и взаимосвязи явлений в живой природе.

Теоретические знания, полученные в ходе изучения этих учебных дисциплин, позволяют студентам овладеть принципами эволюционного мышления в биологии, выработать аналитический подход в обосновании причинно-следственных связей природных явлений. Овладение основами эволюционного учения развивает способность и далее самостоятельно анализировать сложный материал современной биологии.

Учебные дисциплины «Эволюционное учение», «Теория эволюции» логически связаны с другими учебными дисциплинами и базируются на знаниях, полученных студентами при изучении учебных дисциплин «Ботаника», «Зоология». Для изучения этих дисциплин необходимо также наличие у обучающихся академических компетенций по учебным дисциплинам «Генетика», «Экология», формирование которых необходимо обеспечить в рамках компонента учреждения высшего образования.

Цель изучения учебных дисциплин «Эволюционное учение», «Теория эволюции» является формирование знаний, умений и профессиональных компетенций по основам теории эволюции, формирование у студентов научного представления о причинах, механизмах и общих закономерностях исторического развития живой природы на всех уровнях организации.

В связи с поставленной целью в процессе профессиональной подготовки студентам необходимо решить следующие **задачи**:

- овладеть принципами эволюционизма как основы современной научной картины мира;
- приобрести теоретические знания по дисциплине, позволяющие понять особенности исторического развития биологических систем, механизмы формирования адаптации на разных уровнях организации живой материи, причины и направления эволюционных процессов в живой природе, место и роль человека на современном этапе эволюции биосферы;
- понять место и значимость эволюционной биологии как науки в решении экологических проблем, развития общества и природы в рамках коэволюции.

В результате изучения учебной дисциплины студент должен:

знать:

- историю развития эволюционных взглядов;
- движущие силы и результаты биологической эволюции;
- механизмы эволюционного процесса, его направления и пути;
- современные гипотезы происхождения жизни;
- основные этапы эволюции биосферы;
- основные факторы и движущие силы антропогенеза.

уметь:

- анализировать закономерности развития и функционирования живых систем на различных уровнях организации живой материи на основе положений современного эволюционного учения;

- аргументировать современный эволюционный подход при изучении биологических процессов;
- интегрировать и использовать экспериментальные данные естественных наук для общих теоретических выводов, подтверждающих основные закономерности теории эволюции;
- использовать знания по эволюционному учению в профессиональной, педагогической, методической и научно-исследовательской деятельности.

владеть:

- методами анализа и моделирования эволюционных процессов;
- компетенциями и доказательствами современных эволюционных концепций.
- междисциплинарным подходом при решении проблем;
- навыками, связанными с использованием технических устройств, управлением информацией и работой с компьютером.

Изучение учебной дисциплины должно обеспечивать формирование у студентов академических, социально-личностных и профессиональных компетенций.

Требования к академическим компетенциям специалиста

Студент должен:

- АК-3. Владеть исследовательскими навыками.
- АК-4. Уметь работать самостоятельно.
- АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.
- АК-7. Иметь навыки, связанные с использованием технических устройств, управлением информацией и работой с компьютером.

Требования к социально-личностным компетенциям специалиста. Студент должен:

- СЛК-7. Быть способным к осуществлению самообразования и самосовершенствования профессиональной деятельности.

Требования к профессиональным компетенциям специалиста

Студент должен быть способен:

Обучающая деятельность

- ПК-1. - Эффективно реализовывать обучающую деятельность.
- ПК-3. - Использовать оптимальные методы, формы, средства обучения.
- ПК-5. - Организовывать и проводить учебные занятия различных видов.
- ПК-6. - Организовывать самостоятельную работу обучающихся.

Воспитательная деятельность

- ПК-7. - Эффективно реализовывать воспитательную деятельность.
- ПК-8. - Использовать оптимальные методы, формы, средства воспитания.

Развивающая деятельность

- ПК-14. - Развивать навыки самостоятельной работы обучающихся с учебной, справочной, научной литературой и др. источниками информации.
- ПК-17. - Предупреждать и преодолевать школьную неуспеваемость.

Ценностно-ориентационная деятельность

- ПК-20. – Формулировать диагностично образовательные и воспитательные цели.
- ПК-21. - Оценивать учебные достижения учащихся, а также уровни их воспитанности и развития.
- ПК-22. - Осуществлять самообразование и самосовершенствование профессиональной деятельности.

информационно-коммуникационные компетенции: владеть методологией поиска нового (информации, идей и др.), методикой анализа и адаптации знаний к своим

профессиональным потребностям; уметь преобразовывать информацию в специальные знания;

проектные компетенций: осознанно и самостоятельно планировать профессиональную деятельность, осмысленно строить профессиональную карьеру, находить оптимальные решения инновационного характера, быть способными воплотить свои замыслы в инновационный проект и реализовать его, системно совершенствовать образовательный процесс.

Предлагаемый учебно-методический комплекс по учебной дисциплине «Эволюционное учение» предназначен для специальности 1-02 04 01 Биология и химия. По целям и задачам, содержанию учебного материала, требованиям к освоению учебной дисциплины, академическим, социально-личностным, профессиональным компетенциям он фактически не отличается от таковых по дисциплине «Теория эволюции» для специальностей биологического факультета 1-31 01 01 Биология (научно-педагогическая деятельность) и 1-33 01 01 Биоэкология. Отличия сводятся только к небольшой разности (8 часов) в объеме аудиторных часов, что отражено в приведенных в данном комплексе учебной программе и учебно-методических картах изучения дисциплин студентами дневной и заочной форм обучения. Поэтому данный учебно-методический комплекс может быть в полной мере использован при изучении Теории эволюции на указанных других специальностях биологического факультета.

УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА по дисциплине «Эволюционное учение» для специальности:

1-02 04 01 Биология и химия

Учебная программа составлена на основе Типовой учебной программы по Эволюционному учению для высших учебных заведений по специальностям 1-02 04 01 Биология и химия, 1-02 04 02 Биология и география (составители: Т.А. Бонина, доцент кафедры биологии и ботаники УО «Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка», кандидат химических наук, доцент; Н.Д. Лисов, доцент кафедры общей биологии и ботаники УО «Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка», кандидат биологических наук, доцент), утвержденной 29 июля 2016 года, регистрационный № ТД- А 603/тип, учебного плана ВГУ имени П.М. Машерова в соответствии с требованиями образовательного стандарта высшего образования Высшее образование. Первая ступень. Специальность 1-02 04 01 Биология и химия ОСВО 1-02 04 01-2013, утвержденного 08.30.2013 постановлением МО №88.

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

Тема 1. Современное эволюционное учение в системе биологических наук

Введение. Предмет и задачи эволюционного учения как учебной дисциплины. Определения понятий «эволюция» и «биологическая эволюция». Основные результаты и особенности биологической эволюции. Микроэволюция и макроэволюция. Методы исследования эволюционного процесса. Основные проблемы эволюционного учения как науки. Место и значение эволюционного учения в системе биологических наук, связь с другими биологическими дисциплинами и областями естествознания.

Доказательства эволюции органического мира. Основные доказательства эволюции: палеонтологические, морфологические, эмбриологические, молекулярно-генетические, биохимические, биогеографические.

Тема 2. История формирования эволюционных взглядов в естествознании

Возникновение и развитие эволюционных идей. Мифологический эволюционизм в древности. Представления о происхождении и развитии органического мира в античный период и Средневековье. Описательный период в биологии. Развитие систематики. Значение работ К.Линнея. Создание типологической концепции вида. Трансформизм и креационизм.

Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка. Естественная система царства животных Ж.Б. Ламарка. Идея эволюционного развития природы. Основные направления и причины эволюции (по Ламарку): принцип градации, влияние внешней среды (закон упоражнения и неупражнения органов, закон наследования приобретенных признаков). Номиналистическая концепция вида. Оценка эволюционного учения Ж.Б. Ламарка. Эволюционная концепция Ж.Б. Ламарка в свете современной эволюционной биологии.

Тема 3. Эволюционная теория Ч. Дарвина

Научные и общественно-экономические предпосылки возникновения дарвинизма. Формирование эволюционных идей, накопление доказательств исторического развития живой природы в первой половине XIX в. Развитие сравнительной анатомии и эмбриологии. Значение научного наследия Ж.Кювье для дальнейшего формирования эволюционных идей. Успехи палеонтологии. Создание клеточной теории. Развитие биогеографии и возникновение экологического подхода в изучении природы (А.Гумбольдт, О.Декандоль, К.Ф.Рулье, Н.А.Северцов). Исторический метод в геологии (Ч.Лайель). Общественно-экономические предпосылки возникновения дарвинизма.

Учение об искусственном отборе. Ч. Дарвин о формах и причинах изменчивости. Доказательства происхождения пород домашних животных и сортов культурных растений от дикого предка. Учение об искусственном отборе (бессознательный и методический отбор). Изменчивость и наследственность как предпосылки (факторы) отбора. Условия, благоприятствующие искусственному отбору.

Учение о естественном отборе. Эволюция живых организмов в природе. Представления Ч. Дарвина о виде и разновидности. Учение о борьбе за существование и естественном отборе как движущих факторах эволюции. Предпосылки и формы борьбы за существование. Естественный отбор как выживание наиболее приспособленных. Половой отбор. Творческая роль естественного отбора в формировании приспособленности организмов. Представления Ч. Дарвина о механизме видообразования. Принцип дивергенции. Причины прогресса и регресса в эволюции по Дарвину. Сравнение эволюции культурных форм и природных видов. Историческое значение и общая оценка эволюционного учения Ч. Дарвина.

Тема 4. Основные постулаты синтетической теории эволюции

Создание синтетической теории эволюции. Развитие дарвинизма как научного направления. Проникновение исторического метода в биологию и естествознание: развитие эволюционной палеонтологии, эволюционной эмбриологии и морфологии. Первые экспериментальные доказательства естественного отбора.

Зарождение генетики и открытие дискретного характера наследования признаков в начале XX в. Создание генетических основ теории эволюции. Синтез дарвинизма с генетикой и экологией. Возникновение новой систематики и политипической концепции вида. Постулаты синтетической теории эволюции (Н.Н. Воронцов). Историческое значение синтетической теории эволюции в становлении и развитии современной эволюционной биологии.

Тема 5. Современные представления о факторах микроэволюции

Генетические основы эволюции. Изменчивость как одно из фундаментальных свойств живой природы. Современные классификации форм изменчивости. Мутационная изменчивость как материал для эволюции. Случайность и ненаправленность мутаций. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова и его значение в эволюции.

Источники комбинативной изменчивости и её роль в эволюции прокариот и эукариот. Генетическая трансформация и горизонтальный перенос генов и их роль в эволюции.

Генотип и фенотип. Вероятность проявления мутантного аллеля в фенотипе. Влияние внешней среды на экспрессию генов. Адаптивные модификации и их эволюционная роль. Морфозы. Эпигенетическая изменчивость.

Популяция как элементарная единица эволюции. Определение понятия популяции как биологической системы. Типы популяций. Экологические (статические и динамические), генетические и морфофизиологические характеристики популяции как элементарной единицы эволюции. Популяционный подход в современной эволюционной биологии.

Генетическое и фенотипическое разнообразие природных популяций по биохимическим, физиологическим и морфологическим признакам. Генетическая структура и генофонд популяций. Гетерогенность и генетический полиморфизм популяций как предпосылка и следствие эволюционных преобразований. Закон Харди-Вайнберга и условия его выполнения в идеальной популяции. Причины нарушения равновесия частот аллелей и генотипов в популяции. Элементарное эволюционное явление и элементарный эволюционный материал.

Основные факторы микроэволюции. Представления об эволюционных факторах и их классификации. Основные элементарные факторы эволюции. Мутационный процесс и его влияние на генофонд популяций. Влияние динамики численности популяций на их генетическую структуру. Популяционные волны и эффект «бутылочного горлышка» в эволюции. Дрейф генов как фактор эволюции и условия его проявления.

Миграции в живой природе. Значение миграций в изменении генетической структуры популяций (поток и интрогрессия генов). Поток генов как фактор эволюции. Роль миграций в поддержании устойчивости видов. Эффект основателя (Э.Майр).

Изоляция и изолирующие механизмы. Географическая и биологическая изоляция. Основные формы биологической изоляции (презиготические и постзиготические изолирующие механизмы). Роль изоляции в эволюции.

Экологические основы эволюции. Определение борьбы за существование с точки зрения современной экологии. Экосистема как арена борьбы за существование. Классификация форм борьбы за существование по Моргану-Плате и Северцову-Шмальгаузену. Специфика межвидовых и внутривидовых взаимодействий. Конкуренция на фоне абиотических и биотических факторов. Прямая борьба и ее формы. Причины, механизм и следствия разных форм борьбы за существование. Соотношение прямой и косвенной форм борьбы и их роль в эволюции. Борьба за существование как предпосылка естественного отбора.

Формы элиминации организмов и отбор. Избирательная и неизбирательная элиминации. Индивидуальная, семейная, групповая элиминация.

Тема 6. Движущие силы и результаты эволюции

Современные представления о естественном отборе. Естественный отбор как движущий и направляющий фактор эволюции. Примеры и доказательства действия ес-

тественного отбора в природных и лабораторных условиях. Предпосылки действия естественного отбора. Естественный отбор как дифференциальное выживание, дифференциальное размножение и дифференциальное воспроизведение генотипов. Механизм, объект и условия действия отбора. Эволюция доминантности и формирование нормы реакции генотипа под действием отбора.

Количественная характеристика естественного отбора: коэффициент, эффективность, скорость отбора. Понятие о давлении и векторе отбора. Моделирование процессов естественного отбора. Факторы, влияющие на скорость и эффективность отбора.

Подходы к классификации форм отбора (направление, результат и уровень проявления). Движущий отбор и его разновидности. Транзитивный (переходный) полиморфизм. Стабилизирующий отбор и его формы. Устойчивый полиморфизм. Канализирующий отбор. Дизруптивный отбор и его формы. Условия сохранения сбалансированного полиморфизма при дизруптивном отборе. Дестабилизирующий отбор. Эффекты естественного отбора: поддерживающий, распределяющий, накапливающий. Творческая роль естественного отбора.

Половой отбор и его основные результаты. Частотно-зависимый отбор. Индивидуальный и групповой отбор. К-отбор и г-отбор. Отбор родственников(кин-отбор) и эволюция альтруизма. Примеры возможного действия отбора родичей: кооперативное размножение, сигнализация в общественных группах животных, эусоциальность. Объяснение эволюции кооперации, альтруистических и эгоистических черт поведения на основе отбора родичей, индивидуального и группового отбора.

Адаптация как основной результат эволюции. Понятие адаптации. Классификация адаптации. Морфологические, физиологические, биохимические и этологические адаптации. Видовые адаптации. Конгруэнции. Механизмы формирования организменных и видовых адаптации. Взаимная приспособленность видов как результат коэволюции.

Факторы, ограничивающие эволюцию адаптации. Принцип оптимальности в эволюции. Относительность и несовершенство адаптации.

Тема 7. Вид и видообразование

Вид как уровень организации биологических систем. Краткая история представлений о виде в биологии (значение работ К. Линнея, Ж.Б. Ламарка, Ч. Дарвина в развитии представлений о виде). Концепция политипического вида.

Современные представления о виде. Вид как генетическое единство. Вид как основная единица систематики, минимально возможный совершенный таксон. Реальность существования и биологическое значение видов. Признаки и критерии вида.

Современные концепции вида. Концепции биологического и морфологического (таксономического) вида; границы их применимости, преимущества и недостатки. Неравноценность и разнообразие видовых форм в природе. Понятие о виде в палеонтологии. Вид у агамных и облигатных партеногенетических форм.

Структура биологического вида. Внутривидовая изменчивость и её причины. Географические и экологические границы распространения видов. Разнообразие экологических условий в пределах видовых ареалов и экологическая неоднородность внутривидовой структуры. Непрерывная (клинальная) и прерывистая географическая изменчивость. Аллопатрические, парапатрические и симпатрические внутривидовые структурные формы. Экотипы и экологические расы. Локальные и географические расы, подвиды. Кольцевые виды. Иерархия популяций.

Видообразование. Видообразование как качественный этап эволюционного процесса. Разнообразие путей формирования новой видовой формы и видов. Филетическое, дивергентное и гибридогенное видообразование. Значение изолирующих механизмов для внутривидовой дифференциации и обособления новых видов. Первичная

изоляция и ее формы: пространственно-географическая, экологическая, генетическая. Классификация форм видообразования. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование. Способы и основные этапы видообразования. Пути достижения репродуктивной изоляции. Быстрое («сальтационное») симпатрическое видообразование и его механизмы: полиплоидия, гибридизация, хромосомные перестройки. Роль отбора, дрейфа генов, миграций и других факторов эволюции в формах видообразования. Незавершенное видообразование. Полувиды. Гибридные зоны. Темпы видообразования. Градуализм и сальтационизм. Пунктуализм. Стасигенез, анагенез, кладогенез, симгенез как формы видообразования во времени.

Общая схема микроэволюции. Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов эволюции: мутационного процесса, дрейфа генов, миграции, изоляции, борьбы за существование и естественного отбора. Сравнительный анализ роли факторов в изменении генофонда популяций. Основные этапы и результаты микроэволюции. Общая схема микроэволюции.

Тема 8. Основные направления и закономерности макроэволюции

Формы макроэволюции. Определение понятия макроэволюции. Соотношение процессов макроэволюции и микроэволюции. Методы реконструирования филогенеза. Понятие адаптивной зоны в макроэволюции. Филетическая эволюция. Пути возникновения органического многообразия или способы эволюции филогенетических групп: дивергенция, конвергенция и параллелизм. Дивергенция как основной путь эволюции. Причины и значение дивергенции в образовании новых систематических групп. Роль конвергенции и параллелизма в образовании сходных морфологических типов организмов (жизненных форм). Причины и биологическое значение этих процессов.

Проблема происхождения таксонов. Понятия моно-, поли-, и парафилии. Инадаптивная эволюция. Представления о сетчатой эволюции и способы ее осуществления. Сопряженная эволюция таксонов.

Направления макроэволюции. Общая характеристика понятия «прогресс». Взгляды А.Н.Северцова и И.И.Шмальгаузена. Различия биологического и морфофизиологического прогресса и их критерии. Основные пути достижения биологического прогресса: арогенез, аллогенез, катагенез, специализация. Основные формы специализации: телогенез, гипергенез, катагенез, гипогенез. Соотношение между арогенезом и другими направлениями. Биологический регресс и его критерии. Вымирание таксономических групп в эволюции. Причины и последствия массовых вымираний в биологической эволюции.

Проблема направленности эволюции. Концепция номогенеза Л.С. Берга. Критика теорий ортогенеза. Ограничивающий характер внутренних и внешних факторов эволюции живых организмов. Формы направленной эволюции.

Общие закономерности и темпы макроэволюции. Общие закономерности эволюционного процесса: прогрессивная направленность исторического развития жизни, необратимость эволюции (принцип Долло), закономерная смена фаз адаптиогенеза (принцип Северцова-Шмальгаузена), неравномерность темпов макроэволюции. Правила макроэволюции.

Темпы возникновения крупных таксонов. Понятие квантовой эволюции (Дж. Симпсон). Темпы эволюции филогенетических групп: брадителля, горотелля и тахителля. Факторы, оказывающие влияние на скорость эволюции. Неравномерность и мозаичность эволюции и их возможные причины. Концепция прерывистого равновесия (Н. Эдридж и С. Гулд).

Тема 9. Эволюция онтогенеза и филогенез

Соотношение онтогенеза и филогенеза. Определение понятия онтогенеза и филогенеза. Закон зародышевого сходства К.М.Бэра. Рекапитуляция в индивидуальном

развитии. Биогенетический закон Э.Геккеля-Ф.Мюллера и его современная трактовка. Гетеротопия и гетерохрония. Теория филэмбриогенеза А.Н.Северцова - дальнейшее развитие биогенетического закона. Пути эволюции онтогенеза. Стадийность онтогенеза и эволюция стадий. Автономизация и рационализация процессов онтогенеза. Эмбрионизация и дезэмбрионизация онтогенеза. Неотения и ее значение.

Целостность онтогенеза. Типы онтогенетических корреляций и их эволюция. Накопление корреляций общего значения.

Способы филогенетического преобразования органов и функций. Дифференциация и интеграция в филогенезе. Принцип мультифункциональности и множественное обеспечение биологически важных функций как основа дифференциации. Основные типы преобразования мультифункциональных систем: количественные и качественные функциональные изменения органов. Субституция органов. Полимеризация и олигомеризация. Взаимосвязь морфофизиологических преобразований органов и систем в филогенезе.

Ограничения в эволюции формы и функции, связанные с общей структурной организацией и функциональной коадаптацией органов. Координации как механизм интеграции в процессе филогенеза. Типы координации. Координации и онтогенетические корреляции.

Тема 10. Происхождение жизни и этапы эволюции биосферы

Происхождение жизни. Жизнь как особая форма движения материи. Свойства живого. Эволюционное развитие как необходимое условие существования жизни на Земле. Роль живого вещества в геохимических процессах в биосфере (по В.И.Вернадскому).

Проблема происхождения жизни. Концепция абиогенеза и концепция биогенеза в развитии представлений о происхождении живой природы. Гипотеза самозарождения (Аристотель, Ж.Б. Ламарк). Концепция панспермии (С. Аррениус). Биохимическая гипотеза Опарина-Холдейна и ее дальнейшее развитие.

Современные геоцентрические и космоцентрические гипотезы зарождения органического мира. Гипотеза «Мир РНК». Свидетельства и доказательства мира РНК как предшественника жизни. Основные этапы предбиологической эволюции и их экспериментальное моделирование.

Основные этапы развития органического мира Земли. Краткие сведения о геохронологии. Ранние этапы биологической эволюции. Эволюция одноклеточных организмов. Становление клеточной организации, развитие метаболизма и репродукции протобионтов. Эволюция способов питания, гетеротрофная и автотрофная линии эволюции. Оформление ядра и полового процесса, происхождение эукариотных форм (аутогенная и симбиотическая гипотезы). Эволюция энергетических процессов (брожение, фотосинтез, дыхание). Основные ароморфозы на ранних этапах эволюции.

Возникновение и развитие многоклеточных организмов. Происхождение и основные этапы эволюции растений. Гаметофитная и спорофитная линии эволюции. Основные ароморфозы в эволюции растений. Основные этапы эволюции животных. Происхождение многоклеточных животных (теории фагоцителлы, гастреи). Уровни организации многоклеточных животных и сопутствующие ароморфозы.

Общая схема развития жизни на Земле. Филогенетические связи основных групп организмов. Эволюция биосферы и роль геологических, космических и биотических факторов в изменении условий жизни.

Тема 11. Происхождение и эволюция человека (антропогенез)

Этапы антропогенеза. Доказательства естественного происхождения человека. Место человека в зоологической системе. Качественные особенности человека. Ранние этапы эволюции приматов. Биологические предпосылки антропосоциогенеза. Основные этапы антропогенеза. Разнообразие миоценовых гоминоидов (плиопитек, дриопитек, сивапитек, ра-

мапитек, проконсул). Австралопитеки как предшественники человека. Этапы эволюции рода *Homo* (*H. habilis*, *H. erectus*, *H. neandertaliensis*, *H. sapiens*). Последовательность расселения популяций людей из Африки. Палеонтологические данные и молекулярная филогения. Биологическая и культурная эволюция.

Движущие силы антропогенеза и их специфика. Биологические и социальные факторы на разных этапах антропогенеза. Роль социального образа жизни в становлении человека современного типа. Роль группового отбора в эволюции человека и его культуры. Проблема центров происхождения человека. Человеческие расы и их происхождение. Адаптивное значение расовых признаков. Значение изоляции и дрейфа генов в происхождении политипизма у *Homo sapiens*. Генетическая гетерогенность и видовое единство современного человечества. Биологическая несостоятельность расизма. Взаимосвязь человека и биосферы на разных этапах эволюции. Особенности современного этапа эволюции человека. Социобиология и эволюционная психология.

Тема 12. Проблемы эволюционного учения на современном этапе развития

Современные проблемы эволюционного учения. Современные дискуссионные вопросы в эволюционном учении: направленность эволюции, механизмы видообразования, современный сальтационизм, моно- и полифилия в макроэволюции, проблема соотношения микро- и макроэволюции и т.д. Основные неदारвиновские теории эволюции.

Молекулярные аспекты эволюции. Нейтральная теория молекулярной эволюции М. Кимуры и её современная трактовка. Роль отбора и генетического дрейфа в эволюции. Нейтральная изменчивость как альтернативный механизм возникновения генетического полиморфизма. Метод молекулярных часов и скорость эволюции белков и генов. Блочный принцип механизма молекулярной эволюции. Роль горизонтального переноса генетического материала в эволюции генома. Симбиогенез и макроэволюция.

Эволюция экосистем. Концепция коадаптации. Экологические кризисы. Когерентная и некогерентная эволюция. Неокатастрофизм в современной эволюционной биологии. Эволюция с позиций синергетики и общей теории систем.

Практическое и общенаучное значение эволюционного учения. Методологическое и мировоззренческое значение эволюционного учения. Идеи универсального эволюционизма и коэволюции сложных биологических систем как основа современной научной картины мира.

Фундаментальное значение эволюционной теории в развитии практических направлений в науке. Научная основа селекции. Эволюционная теория и медицина. Охрана и рациональное использование природы с точки зрения эволюционной теории. Коэволюция в развитии природы и общества как проблема планетарного масштаба.

Распределение аудиторного времени.

Форма обучения	Курс, семестр	Всего часов	Аудиторные часы	Лекции	Семинарские занятия	КУСП
Дневная форма получения образования	4 курс, 8 семестр, экзамен	188 5 (з.е.)	72	38	20	14

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ

Но- мер	Количество аудиторных часов	Коли- ч. Форм	Ма- кон- тро- ля
------------	-----------------------------	---------------------	---------------------------

	Название раздела, темы	Лекции	Практические занятия	Семинарские занятия	Лабораторные занятия	Иное		
Модуль 1. Эволюционное учение в системе биологических наук.								
1	Предмет и задачи эволюционного учения как учебной дисциплины. Определения понятий «эволюция» и «биологическая эволюция». Основные результаты и особенности биологической эволюции. Микроэволюция и макроэволюция. Методы исследования эволюционного процесса. Основные проблемы эволюционного учения как науки. Место и значение эволюционного учения в системе биологических наук, связь с другими биологическими дисциплинами и областями естествознания.	2						Тест, доклад, реферат
2	Доказательства эволюции органического мира. Основные доказательства эволюции: палеонтологические, морфологические, эмбриологические, молекулярно-генетические, биохимические, биогеографические.						1	Тест, опрос, реферат, доклад
3	Возникновение и развитие эволюционных идей. Мифологический эволюционизм в древности. Представления о происхождении и развитии органического мира в античный период и Средневековье. Описательный период в биологии. Развитие систематики. Значение работ К.Линнея. Создание типологической концепции вида. Трансформизм и креационизм.	2		2			1	Тест, доклад, опрос

	Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка. Естественная система царства животных Ж.Б. Ламарка. Идея эволюционного развития природы. Основные направления и причины эволюции (по Ламарку): принцип градации, влияние внешней среды (закон упражнения и неупражнения органов, закон наследования приобретенных признаков). Оценка эволюционного учения Ж.Б. Ламарка.						
4	Научные и общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма. Накопление доказательств единства строения и происхождения организмов и исторического развития живой природы.					2	Доклады, реферат, конспект первоисточника
5	Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина. История создания труда "Происхождение видов", его краткая характеристика. Эволюция культурных форм. Учение об искусственном отборе (бессознательный и методический отбор). Изменчивость и наследственность как предпосылки (факторы) отбора. Условия, благоприятствующие искусственному отбору. Эволюция живых организмов в природе. Учение о борьбе за существование и естественном отборе как движущих факторах эволюции. Предпосылки и формы борьбы за существование. Естественный отбор как выживание наиболее приспособленных. Половой отбор. Сравнение эволюции культурных форм и природных видов. Историческое значение и общая оценка эволюционного учения Ч. Дарвина.	2		2		1	Тест, опрос, контрольная работа
6	Общая характеристика основных этапов развития дарвинизма как научного направления. Первые экспериментальные до-					2	Тест, инд. задание, реферат, конспект

	казательства естественного отбора. Создание генетических основ теории эволюции. Синтез дарвинизма с генетикой и экологией. Постулаты синтетической теории эволюции (Н.Н. Воронцов). Историческое значение синтетической теории эволюции в становлении и развитии современной эволюционной биологии.							первоисточника
Модуль 2. Микроэволюция								
7	Определение понятия микроэволюции. Генетические основы эволюции. Современные классификации форм изменчивости. Роль наследственной изменчивости в эволюции. Мутации как основной (элементарный) материал для эволюционного процесса. Источники комбинативной изменчивости и её роль в эволюции прокариот и эукариот. Адаптивные модификации и их эволюционная роль.	2		1			1	Тест, опрос, конспект
8	Популяция как элементарная единица эволюции. Определение понятия популяции как биологической системы. Типы популяций. Экологические, генетические и морфофизиологические характеристики популяции как элементарной единицы эволюции. Генетическая структура и генофонд популяций. Гетерогенность и генетический полиморфизм популяций как предпосылка и следствие эволюционных преобразований. Закон Харди-Вайнберга и условия его выполнения в идеальной популяции. Причины нарушения равновесия частот аллелей и генотипов в популяции. Элементарное эволюционное явление.	2		1			1	Тест, опрос, конспект первоисточника
9	Представления об эволюцион-	2		1			1	Тест, оп-

	<p>ных факторах и их классификации. Основные элементарные факторы эволюции. Мутационный процесс и его влияние на генофонд популяций. Популяционные волны. Влияние динамики численности популяций на их генетическую структуру. Дрейф генов как фактор эволюции и условия его проявления. Миграции в живой природе. Значение миграций в изменении генетической структуры популяций (поток и интрогрессия генов). Эффект основателя (Э.Майр).</p> <p>Изоляция и изолирующие механизмы. Географическая и биологическая изоляция. Основные формы биологической изоляции. Роль изоляции в эволюции.</p>						рос, кон-спект
10	<p>Экологические основы эволюции. Определение борьбы за существование с точки зрения современной экологии. Классификация форм борьбы за существование по Моргану-Плате и Северцову-Шмальгаузену. Специфика межвидовых и внутривидовых взаимодействий. Конкуренция на фоне абиотических и биотических факторов. Соотношение прямой и косвенной форм борьбы и их роль в эволюции. Формы элиминации организмов и конкуренции. Борьба за существование как предпосылка естественного отбора.</p>	2	1				Тест, опрос, кон-спект
11	<p>Современное представление о сущности естественного отбора как основной движущей и направляющей силы эволюции. Естественный отбор как дифференциальное выживание, дифференциальное размножение и дифференциальное воспроизведение генотипов. Количественная характеристика ес-</p>	2	1				Тест, опрос, кон-спект

	тестового отбора: коэффициент, эффективность, скорость отбора. Факторы, влияющие на скорость и эффективность отбора.							
12	<p>Формы естественного отбора. Движущий отбор и его разновидности. Транзитивный (переходный) полиморфизм. Стабилизирующий отбор и его формы. Канализирующий отбор. Дизруптивный отбор и его формы. Другие формы естественного отбора</p> <p>Дестабилизирующий отбор. Эффекты естественного отбора: поддерживающий, распределяющий, накапливающий. Творческая роль естественного отбора.</p>	2		1			1	Тест, опрос, реферат
13	<p>Понятие адаптации. Возникновение адаптаций – основной результат действия естественного отбора. Классификация адаптаций. Механизмы формирования организменных и видовых адаптаций. Взаимная приспособленность видов как результат коэволюции.</p>	2						Тест, опрос, доклад
14	<p>Понятие вида. Вид - основной этап эволюционного процесса. История развития понятия. Концепции вида и его критерии. Современная биологическая концепция политипического вида. Вид как система (Н.И.Вавилов). Структура вида. Аллопатрические и симпатрические формы (К.М. Завадский). Экологическая неоднородность. Популяционная структура вида (Э. Майр).</p>	2		1			1	
15	<p>Видообразование – результат микроэволюции. Классификация форм видообразования. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование. Быстрое («сальтационное») симпатрическое видообразование и его механизмы.</p>	2		1				Тест, опрос, реферат

	Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов эволюции. Общая схема микроэволюции.							
Модуль 3. Макроэволюция. Общая и частная филогенетика.								
16	Макроэволюция и ее проблемы. Определение понятия макроэволюции. Соотношение процессов макроэволюции и микроэволюции. Филетическая эволюция. Пути возникновения органического многообразия: дивергенция, конвергенция и параллелизм. Дивергенция как основной путь эволюции. Причины и значение дивергенции в образовании новых систематических групп. Роль конвергенции и параллелизма в образовании сходных морфологических типов организмов (жизненных форм). Проблема происхождения таксонов. Понятия моно-, поли-, и парафилии. Инадаптивная эволюция. Представления о сетчатой эволюции и способы ее осуществления. Сопряженная эволюция таксонов.	2		1				Тест, опрос, конспект
17	Проблема прогресса в современной теории эволюции. Классификация явлений прогресса. Различия биологического и морфофизиологического прогресса и их критерии. Основные пути достижения биологического прогресса: арогенез, аллогенез, катагенез, специализация. Основные формы специализации: телогенез, гипергенез, катагенез, гипогенез. Соотношение между арогенезом и другими направлениями. Биологический регресс и его критерии. Проблема направленности эволюции. Концепция номогенеза Л.С. Берга. Критика теорий ортогенеза. Общие закономерности эволюционного процесса. Правила макроэволюции. неравномерность темпов макроэволюции.	2		1			1	Тест, опрос, инд. задание

	Темпы эволюции филогенетических групп: брадителля, горотелля и тахителля. Неравномерность и мозаичность эволюции.						
18	<p>Онтогенез и филогенез. Учение о рекапитуляции. Биогенетический закон Э. Геккеля и его критический анализ. Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Теория филэмбриогенеза. Целостность онтогенеза.</p> <p>Способы филогенетического преобразования органов и функций. Взаимосвязь морфофизиологических преобразований органов и систем в филогенезе.</p>	2		2			Тест, опрос
19	<p>Жизнь как особая форма движения материи. Развитие представлений о сущности жизни. Основные уровни организации жизни. Свойства живого. Роль живого вещества в биосфере (по В.И. Вернадскому). Эволюционное развитие как необходимое условие существования жизни на Земле.</p> <p>Проблема происхождения жизни. Концепция абиогенеза и концепция биогенеза в развитии представлений о происхождении живой природы. Гипотеза самозарождения (Аристотель, Ж.Б. Ламарк). Концепция панспермии (С. Аррениус). Биохимическая гипотеза Опарина-Холдейна и ее дальнейшее развитие.</p> <p>Современные геоцентрические и космоцентрические гипотезы зарождения органического мира. Основные этапы предбиологической эволюции и их экспериментальное моделирование.</p>	2				1	Тест, опрос, конспект
20	<p>Основные этапы развития органического мира Земли. Краткие сведения о геохронологии. Ранние этапы биологической эволюции. Эволюция одноклеточных организмов. Становление клеточной организации, развитие мета-</p>			2			Тест, опрос, конспект, реферат

	<p>болизма и репродукции протобионтов. Оформление ядра и полового процесса, происхождение эукариотных форм.</p> <p>Возникновение и развитие многоклеточных организмов. Происхождение и основные этапы эволюции растений. Основные ароморфозы в эволюции растений. Основные этапы и характерные черты эволюции животных.</p> <p>Общая схема развития жизни на Земле. Филогенетические связи основных групп организмов.</p> <p>Эволюция биосферы и роль геологических, космических и биотических факторов в изменении условий жизни.</p>						
21	<p>Происхождение и эволюция человека (антропогенез). Доказательства естественного происхождения человека. Место человека в зоологической системе. Ранние этапы эволюции приматов. Основные этапы антропогенеза. Разнообразие миоценовых гоминоидов. Австралопитеки как предшественники человека. Этапы эволюции рода <i>Homo</i> (<i>H. habilis</i>, <i>H. erectus</i>, <i>H. neandertaliensis</i>, <i>H. sapiens</i>). Последовательность расселения популяций людей из Африки.</p> <p>Движущие силы антропогенеза и их специфика. Биологические и социальные факторы на разных этапах антропогенеза. Роль социального образа жизни в становлении человека современного типа. Проблема центров происхождения человека. Человеческие расы и их происхождение. Адаптивное значение расовых признаков. Значение изоляции и дрейфа генов в происхождении политипизма у <i>Homo sapiens</i>. Генетическая гетерогенность и видовое единство современного человечества. Биологическая несостоятельность расизма. Особенности современного</p>	4	2				Тест, опрос, конспект

	этапа эволюции человека.						
22	<p>Современные дискуссионные вопросы в эволюционном учении: направленность эволюции, механизмы видообразования, современный сальтационизм, моно- и полифилия в макроэволюции, проблема соотношения микро - и макроэволюции и т.д. Основные недарвиновские теории эволюции. Молекулярные аспекты эволюции. Нейтральная теория молекулярной эволюции М. Кимуры и её современная трактовка. Роль отбора и генетического дрейфа в эволюции. Нейтральная изменчивость как альтернативный механизм возникновения генетического полиморфизма. Метод молекулярных часов и скорость эволюции белков и генов. Блочный принцип механизма молекулярной эволюции. Роль горизонтального переноса генетического материала в эволюции генома. Симбиогенез и макроэволюция. Эволюция экосистем. Концепция коадаптации. Экологические кризисы. Когерентная и некогерентная эволюция. Неокатастрофизм в современной эволюционной биологии. Эволюция с позиций синергетики и общей теории систем. Практическое и общенаучное значение эволюционного учения. Методологическое и мировоззренческое значение эволюционного учения.</p> <p>Фундаментальное значение эволюционной теории в развитии практических направлений в науке. Научная основа селекции. Эволюционная теория и медицина. Охрана и рациональное использование природы с точки зрения эволюционной теории.</p>	2					Тест, реферат, конспект

**ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
СЕМИНАРСКИЕ ЗАНЯТИЯ**

№	Семинарские занятия	Содержание	Объем в
---	---------------------	------------	---------

			часах
1	2	3	4
1	Критический анализ представлений об эволюции органического мира в додарвиновский период	<p>1. Представление о происхождении органического мира в античной науке</p> <p>2. Развитие естествознания в Средневековье.</p> <p>3. Борьба креационизма и трансформизма во второй половине ХУШ в. и в начале ХІХ веков: а) сущность метафизического периода в развитии науки. Креационизм; б) значение работ Д. Рея и К. Линнея для объяснения разнообразия форм живой природы и совершенствования принципов биологической систематики; в) концепции преформизма и эпигенеза, учение о лестнице существ (Ш. Бонне); г) зарождение эволюционной идеи (трансформизм). Французские материалисты ХУШ века, М. В. Ломоносов, Ж. Бюффон; д) сравнительно-анатомические и палеонтологические исследования и их роль в формировании представлений о единстве органического мира. Значение работ Ж. Кювье и Э. Сент-Илера.</p> <p>4. Научные и общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма.</p>	2
2	Сущность эволюционной концепции Дарвина и ее развитие	<p>1. Первые эволюционные концепции. Сущность и критический анализ эволюционной концепции Ж. Б. Ламарка.</p> <p>2. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости. Определенная и неопределенная изменчивость, соотносительная (коррелятивная) и компенсаторная.</p> <p>3. Анализ происхождения пород домашних животных и сортов культурных растений.</p> <p>4. Учение об искусственном отборе. Бессознательный и методический отбор.</p> <p>5. Условия, благоприятствующие искусственному отбору.</p> <p>6. Учение Дарвина Ч. об эволюции видов в природе. Концепция естественного отбора:</p> <p>а) Дарвин о Формах, закономерностях</p>	2

		<p>и причинах изменчивости;</p> <p>б) Причины борьбы за существование (стремление видов к беспредельному размножению, перенаселение);</p> <p>в) Дарвиновская концепция борьбы за существование;</p> <p>г) Сущность естественного отбора по Дарвину, примеры его действия;</p> <p>д) Логическая схема эволюционного учения Ч. Дарвина.</p> <p>6. Учение об эволюции культурных форм и видов в природе - две неразрывно связанные части эволюционной теории. Сравнение особенностей эволюции культурных форм и видов в природе.</p> <p>7. Формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма как научного направления.</p>	
3	Современные представления об элементарных материале и единице эволюции	<p>1. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее значение для эволюции:</p> <p>а) Ч. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости;</p> <p>б) Современные представления о формах и причинах изменчивости. Генотип и Фенотип;</p> <p>в) Наследственные изменения - мутации и их роль в эволюционном процессе;</p> <p>г) Значение комбинативной изменчивости в эволюции;</p> <p>д) Коррелятивная изменчивость, ее особенности, классификация и значение в эволюции;</p> <p>е) Ненаследственные изменения-модификации, их особенности и значение для эволюции. Понятие нормы реакции.</p> <p>2. Популяция - элементарная единица эволюции. Элементарное эволюционное явление:</p> <p>а) Требования к элементарной эволюционной единице. Популяция - элементарная единица эволюции;</p> <p>б) Реальность существования, структура, экологическая неоднородность и определение популяции;</p> <p>в) Изменение генотипического состава популяции - элементарное эволюционное явление.</p>	2
4	Микроэволюция как резуль-	Элементарные факторы эволюции:	2

	тат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов.	<p>а) Мутационный процесс, его общая характеристика и эволюционное значение;</p> <p>б). Генетико-автоматические процессы (популяционные волны, дрейф генов и т.п.) и их роль в эволюции;</p> <p>г) Миграции как фактор эволюции;</p> <p>д) Изоляция как фактор эволюции, ее формы и значение в эволюции</p>	
5	Современное понимание борьбы за существование и естественного отбора как основных движущих сил эволюции	<p>1. Борьба за существование как фактор эволюции:</p> <p>а) борьба за существование как процесс взаимодействия организмов в биогеоценозе;</p> <p>б) формы борьбы за существование и их роль в эволюции; в) формы элиминации и соревнования;</p> <p>г) Борьба за существование - важный фактор эволюции.</p> <p>2. Естественный отбор - главная движущая сила эволюции:</p> <p>а) Прямые доказательства существования и творческой роли естественного отбора;</p> <p>б) Современное понимание сущности естественного отбора;</p> <p>3. Формы естественного отбора.</p> <p>4. Значение и творческая роль естественного отбора</p>	2
6	Вид, его критерии и структура. Разнообразие путей формирования новых видов	<p>1. Формирование представлений о виде. Критерии вида, использование их в систематике.</p> <p>2. Концепции вида. Сущность современной биологической концепции политипического вида и ее критический анализ.</p> <p>4. Реальность вида, общий признаки, формулировка понятия вид. Специфика вида у агамных, партеногенетических и вегетативно размножающихся форм.</p> <p>5. Структура вида. Система внутривидовых единиц по К.М. Завадскому и Э. Майру.</p> <p>6. Видообразование как превращение генетически открытых систем в генетически закрытые.</p> <p>2. Способы видообразования:</p> <p>а) аллопатрическое видообразование,</p> <p>б) симпатрическое видообразование,</p> <p>в) роль полиплоидии, гибридизации в</p>	2

		<p>образовании новых видов;</p> <p>г) Сальтационное (внезапное) формообразование.</p> <p>3. Типология видов</p>	
7	Макроэволюция, ее основные пути и закономерности	<p>1. Проблема соотношения индивидуального и исторического развития организмов.</p> <p>2. Общие закономерности и тенденции эволюции онтогенеза.</p> <p>3. Функциональные изменения органов. Принцип мультифункциональности.</p> <p>4. Количественные функциональные изменения органов.</p> <p>5. Качественные функциональные изменения органов.</p> <p>6. Субституция органов. Полимеризация и олигомеризация.</p> <p>7. Взаимосвязь морфологических преобразований. Координации и их типы.</p>	2
8	Главные направления и закономерности эволюционного процесса	<p>1. Главные направления и закономерности эволюционного процесса:</p> <p>а) проблема прогресса в современной теории эволюции;</p> <p>б) биологический прогресс и регресс в эволюции и их критерии;</p> <p>в) пути достижения биологического прогресса. Взгляды А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена;</p> <p>г) направленность эволюционного процесса. Филетическая эволюция, дивергенция, конвергенция и параллелизм как основные пути эволюции;</p> <p>д) общие закономерности макроэволюции, правила эволюции групп (прогрессивная направленность, необратимость, прогрессивная специализация и т.д.)</p>	2
9	Основные этапы и характерные черты эволюции органического мира Земли	<p>1. Краткие сведения о геохронологии.</p> <p>2. Ранние этапы биологической эволюции. Эволюция одноклеточных организмов. Становление клеточной организации, развитие метаболизма и репродукции протобионтов. Оформление ядра и полового процесса, происхождение эукариотных форм. Возникновение и развитие многоклеточных организмов.</p> <p>3. Происхождение и основные этапы</p>	2

		<p>эволюции растений. Основные ароморфозы в эволюции растений.</p> <p>4. Основные этапы и характерные черты эволюции животных.</p> <p>5. Общая схема развития жизни на Земле. Филогенетические связи основных групп организмов.</p> <p>6. Эволюция биосферы и роль геологических, космических и биотических факторов в изменении условий жизни.</p>	
10	Происхождение и эволюция человека	<p>1. Положение человека в зоологической системе и доказательства родства человека и животных.</p> <p>2. Эволюция антропоморфных обезьян - происхождение приматов и основные этапы их филогенеза; первые антропоморфные обезьяны; австралопитеки.</p> <p>3. Человек умелый, его характеристика и место в ряду гоминид.</p> <p>4. Древнейшие люди - архантропы (питекантропы, синантропы и др.).</p> <p>5. Древние люди (неандертальцы) - облик, образ жизни, особенности эволюции.</p> <p>6. Возникновение человека разумного, основные этапы его развития. Предпосылки и факторы гоминизации.</p> <p>7. Вопрос о центрах происхождения человека. Расы человека, их происхождение. Критика расизма.</p>	2

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА

Примерный перечень

заданий различного уровня (* задания I уровня, ** задания II уровня, *** задание III уровня) управляемой самостоятельной работы обучающихся по учебной дисциплине «Эволюционное учение».

№ п/п	Название темы	Содержание
1.	Доказательства и методы изучения эволюции	**Основные доказательства эволюции: палеонтологические, морфологические, эмбриологические, молекулярно-генетические, биохимические, биогеографические.
2	Возникновение и развитие эволюционных идей.	*Описательный период в биологии. Развитие систематики. Значение работ К.Линнея. Создание типологической концепции вида. **Трансформизм и креационизм.
3	Научные и общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма	*Накопление доказательств единства строения и происхождения организмов и исторического развития живой природы. **Успехи систематики, учение о естественных группах. Развитие сравнительной анатомии и

		<p>сравнительной эмбриологии. Работы К. Бэра. Значение научного наследия Ж. Кювье и Ж. Сент-Илера для дальнейшего формирования эволюционных воззрений.</p> <p>***Создание клеточной теории. Возникновение биогеографии. А. Гумбольдт. П. Паллас. Усиление экологических аспектов в изучении природы. К. Ф. Рулье. * Исторический метод в геологии. Ч. Лайель. Успехи палеонтологии.</p> <p>** Общественно-экономические предпосылки возникновения дарвинизма. Развитие капиталистических производственных отношений. Достижения практической селекции. Принцип конкуренции в буржуазной политической экономии. Социологические взгляды Т. Мальтуса и их критика.</p>
4	Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина.	<p>**Творческая роль естественного отбора в формировании приспособленности организмов. Принцип дивергенции. **Причины прогресса и регресса в эволюции по Дарвину.</p>
5	Развитие эволюционной теории в последарвиновский период	<p>*Общая характеристика основных этапов развития эволюционной теории после Дарвина. Пропаганда дарвинизма передовыми учеными. Победа эволюционной идеи.</p> <p>**Формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма как научного направления. Проникновение в биологию исторического метода. Развитие эволюционной палеонтологии (В. О. Ковалевский, О. Неймайр, Л. Долло и др.). Становление эволюционной эмбриологии морфологии (А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Э. Геккель, Ф. Мюллер, А. Дорн).</p> <p>**Экологические исследования. Изучение пассивных защитных приспособлений с позиций дарвинизма (работы Г. Бэтса, А. Уоллеса). Экспериментальные исследования морфологических адаптаций (Н. Ф. Леваковский, Ш. Бонье, В. Ру). Эколого-физиологическое направление (работы К. А. Тимирязева, И. М. Сеченова, И. П. Павлова).</p> <p>***Три течения в дарвинизме (классический дарвинизм, ламарко-дарвинизм, неodarвинизм).</p> <p>***Начало экспериментальных исследований предпосылок и движущих сил органической эволюции. Изучение наследственной изменчивости (С. И. Коржинский, Г. Де Фриз). Первые экспериментальные исследования роли естественного отбора в происхождении покровительственных окрасок у насекомых (Е. Паультон, А. Чеснола). Работы Н. В. Цингера по изучению отбора как причины образования сезонных рас у растений.</p> <p>**Кризис эволюционной теории в первой четверти XX в. Причины и сущность кризиса. Первые шаги синтеза дарвинизма с генетикой и экологией.</p> <p>**Исследования генетических основ эволюционного процесса. Исследования экологических факторов эволюционного процесса. Экспериментальное изучение борьбы за существование.</p>

		**Формирование синтетической теории эволюции, ее общая характеристика.
6	Генетические основы эволюции	***Генотип и фенотип. Вероятность проявления мутантного аллеля в фенотипе. Влияние внешней среды на экспрессию генов.
7	Популяция - элементарная единица эволюции	***Гетерогенность и генетический полиморфизм популяций как предпосылка и следствие эволюционных преобразований. Закон Харди-Вайнберга и условия его выполнения в идеальной популяции. Причины нарушения равновесия частот аллелей и генотипов в популяции
8	Элементарные факторы эволюции	***Влияние динамики численности популяций на их генетическую структуру. Дрейф генов как фактор эволюции и условия его проявления. Эффект основателя (Э. Майр).
9	Современные представления о естественном отборе	***Частотно-зависимый отбор. Индивидуальный и групповой отбор. К-отбор и r-отбор. Отбор родственников(кин-отбор) и эволюция альтруизма. Примеры возможного действия отбора родичей: кооперативное размножение, сигнализация в общественных группах животных, эусоциальность. Объяснение эволюции кооперации, альтруистических и эгоистических черт поведения на основе отбора родичей, индивидуального и группового отбора.
10	Вид и видообразование	***Роль отбора, дрейфа генов, миграций и других факторов эволюции в формах видообразования. Незавершенное видообразование. Темпы видообразования. Градуализм и сальтационизм. Пунктуализм. Стадигенез, анагенез, кладогенез, симгенез как формы видообразования во времени.
11	Направления макроэволюции	**Вымирание таксономических групп в эволюции. Причины и последствия массовых вымираний в биологической эволюции. ***Проблема направленности эволюции. Концепция номогенеза Л.С. Берга. Критика теорий ортогенеза. Ограничивающий характер внутренних и внешних факторов эволюции живых организмов.
12	Проблема происхождения жизни	***Современные геоцентрические и космоцентрические гипотезы зарождения органического мира. Гипотеза «Мир РНК». Свидетельства и доказательства мира РНК как предшественника жизни. ***Ранние этапы биологической эволюции. Эволюция одноклеточных организмов. Становление клеточной организации, развитие метаболизма и репродукции протобионтов. Эволюция способов питания, гетеротрофная и автотрофная линии эволюции. Оформление ядра и полового процесса, происхождение эукариотных форм (аутогенная и симбиотическая гипотезы).

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
Основная и дополнительная литература

№ п/п	Перечень литературы	Год издания
Основная		
1.	Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии / Н. Н. Воронцов. -М.:КМК, 2004.-432 с.	2004
2.	Георгиевский, А.Б. Дарвинизм: учеб. пособие для студ. биол. и хим. спец. пед. ин-тов. /А.Б. Георгиевский. - М.: Просвещение, 1985. -271 с.	1985
3.	Иорданский, Н. Н. Эволюция жизни: учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / Н. Н. Иорданский. - М.: Изд. центр «Академия», 2001.-425 с.	2001
4.	Лебедев, Н.А. Теория эволюции: пособие (реценз. В.Я. Кузьменко) / Н.А. Лебедев. - Мозырь : МГПУ им. И. П. Шамякина, 2015. – 176 с.	2015
5.	Северцов, А. С. Теория эволюции: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.С. Северцов. - М.: ВЛАДОС, 2005. - 380 с.	2005
6.	Яблоков, А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. - М.: Высшая школа, 2006.-310 с.	2006
Дополнительная		
1.	Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. -М.: Мир, 1984.-232 с.	1984
2.	Берг, Л. С. Труды по теории эволюции / Л. С. Берг. - Л.: Наука, 1977. - 387 с.	1977
3.	Вернадский, В. И. Живое вещество / В. И. Вернадский. - М: Наука, 1978. -358 с.	1978
4.	Войткевич, Г. В. Возникновение и развитие жизни на Земле / Г. В. Войткевич. - М.: Наука, 1988.-139 с.	1988
5.	Войткевич, Г. В. Основы учения о биосфере / Г. В. Войткевич, В. А. Вронский. -М.: Феникс, 1996.-477 с.	1996
6.	Гаити, Г. Жизнь и ее происхождение / Г. Гаити. - М.: Просвещение, 1984. - 290 с.	1984
7.	Грант, В. Эволюционный процесс / В. Грант // Критический обзор эволюционной теории. - М.: Мир, 1991. - 488 с.	1991
8.	Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин. -М.: Просвещение, 1987. - 384 с.	1987
9.	Джохансон, Д., Люси: Истоки рода человеческого/ Д, Джохансон, М.Иди. – М.: Мир, 1984.	1984
10.	Докинз, Р. Расширенный фенотип: длинная рука гена / Р. Докинз. М:Астрель, 2010.-512 с.	2010
11.	Еськов, К. Ю. История Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. - М.: МАИК, 2000. -351с.	2000
12.	Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. - М.: Мир, 1985.-394 с.	1985
13.	Кузьменко, В.Я. Практические занятия по эволюционной теории / В.Я Кузьменко В.В Кузьменко.– Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2006.	2006
14.	Кузьменко, В.Я. Эволюционное учение (Эволюционистика) / В.Я. Кузьменко,– Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,2004. 300 с.	2004
15.	Марков, А. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / А. Марков, Е. Наймарк Москва: Династия, 2014. - 656 с.	2014
16.	Макдугалл, Дж. Д. Краткая история планеты Земля: горы, животные,	2001

	огонь и лед / Дж. Д. Макдугалл. - СПб.: Амфора, 2001. - 383 с.	
17.	Миллс, С. Теория эволюции: история возникновения, основные положения, доводы сторонников и противников / С. Миллс; пер. с англ. и ред. О. Н. Ревы. -М.:Эксмо, 2009.-208 с.	2009
18.	Суходолец, В. В. Теории вертикальной эволюции / В. В. Суходол ец. - М.: Госнеш Генетика, 2003. - 176 с.	2003
19.	Тегако, Л. И. Антропология: учеб. пособие / Л. И. Тегако, Е. Кметинский.- М.: Новое знание, 2008. - 400 с.	2008
20.	Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. - М.: Наука, 1977. - 301 с.	1977
21.	Титок, М. А. Молекулярные аспекты эволюции: учеб. пособие / М.А. Титок. -М.:БГУ,2011.-178с.	2011

**УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА
по дисциплине «Теория эволюции»
для специальностей:**

1 -33 01 01 Биоэкология

1 -31 01 01-02 01 Биология НПД

Учебная программа составлена на основе:

1. типовой учебной программы по теории эволюции для высших учебных заведений по специальностям 1-31 01 01 Биология (по направлениям), 1-33 01 01 Биоэкология (составители: Наталья Павловна Максимова, заведующая кафедрой генетики Белорусского государственного университета, доктор биологических наук, профессор; Вера Степановна Анохина, доцент кафедры генетики Белорусского государственного университета, кандидат биологических наук, доцент; Алексей Викторович Лагодич, доцент кафедры генетики Белорусского государственного университета, кандидат биологических наук), утвержденной 18 июля 2011 года, регистрационный № ТД- G. 371/тип.
2. **ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО СТАНДАРТА ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ СПЕЦИАЛЬНОСТЬ 1-33 01 01 БИОЭКОЛОГИЯ.ОСРБ 1-33 01 01-2013.** РАЗРАБОТАН Белорусским государственным университетом, УТВЕРЖДЕН И ВВЕДЕН В ДЕЙСТВИЕ постановлением Министерства образования Республики Беларусь от 30 августа 2013 г. N 88.
3. Учебного плана ВГУ.

Распределение аудиторного времени.

Форма обучения	Курс, семестр	Всего часов, форма текущей аттестации	Аудиторные часы	Лекции	Практические (семинарские занятия)	КУСР
Дневная форма получения образования	4 курс, 7 семестр Экзамен	144 (4,0 з.е)	54	30	18	6
Заочная форма обучения	4 курс, 7 семестр Экзамен	144 (3,5 з.е)	14	8	6	2

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА
УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ ДФО**

		Лекции	Практические занятия	Семинарские занятия	Лабораторные занятия	Иное	Количество часов КУСР	Форма контроля знаний (текущий / промежуточный)
1	2	3	4	5	6	7		
Модуль 1. Теория эволюции в системе биологических наук.								
1	Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы. Предмет и задачи теории эволюции. Эволюционные идеи в древности, средневековье и в эпоху Возрождения. Первые эволюционные концепции	2		2				Тест, доклады
2	Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина. История создания труда “Происхождение видов”, его краткая характеристика. Эволюция культурных форм. Учение об искусственном отборе (бессознательный и методический отбор). Изменчивость и наследственность как предпосылки (факторы) отбора. Условия, благоприятствующие искусственному отбору. Эволюция живых организмов в природе. Учение о борьбе за существование и естественном отборе как движущих факторах эволюции. Предпосылки и формы борьбы за существование. Естественный отбор как	2		2				Тест, опрос, контрольная работа

	выживание наиболее приспособленных. Половой отбор. Сравнение эволюции культурных форм и природных видов. Историческое значение и общая оценка эволюционного учения Ч. Дарвина.							
3	Научные, общественно-экономические предпосылки возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина.						0,5	Тест, доклады
4	Доказательства и методы изучения эволюции. Значение данных палеонтологии, биогеографии, морфологии, таксономии, генетики, молекулярной биологии, физиологии, селекции и других наук для обоснования принципа эволюции органического мира.	2						Тест, доклады Тест, опрос, конспект
5	Общая характеристика основных этапов развития дарвинизма как научного направления. Первые экспериментальные доказательства естественного отбора. Создание генетических основ теории эволюции. Синтез дарвинизма с генетикой и экологией. Постулаты синтетической теории эволюции (Н.Н. Воронцов). Историческое значение синтетической теории эволюции в становлении и развитии современной эволюционной биологии.						1	Тест, инд. задание, реферат, конспект первоисточника
Модуль 2. Микроэволюция								
6	Определение понятия микроэволюции. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее роль в эволюции.	2		1				Тест, рефераты

7	Популяция – элементарная единица эволюции. Определение понятия популяция. Типы популяций. Структура популяции. Элементарное эволюционное явление.	2		0,5				Тест, доклады
8	Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов. Понятие об элементарных факторах эволюции и их роли в эволюционном процессе.	2		0,5			0,5	Тест, доклады
9	Современное представление о сущности и формах борьбы за существование и естественного отбора как основной движущей и направляющей силы эволюции.	2		2				Тест, рефераты
10	Возникновение и эволюция адаптаций – результат действия естественного отбора.	2					1	Тест, доклады
11	Понятие вида. История развития. Критерии, концепции и структура вида. Вид - качественный этап эволюционного процесса.	2		2				Тест, доклады
12	Видообразование – результат микроэволюции. Видообразование как превращение генетически открытых систем в генетически закрытые. Способы видообразования.	2		2				Тест, доклады
Модуль 3. Макроэволюция. Общая и частная филогенетика.								
13	Макроэволюция и ее основные пути и проблемы. Направленность эволюционного процесса.	2		1				Тест, рефераты
14	Онтогенез и филогенез. Учение о рекапитуляции. Биогенетический закон Э. Геккеля и его критический анализ. Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом.	2		1				Тест, доклады

15	Проблема прогресса в современной теории эволюции. Общая характеристика понятия «прогресс».	2		2				Тест, доклады
16	Общая характеристика жизни как особой формы движения материи. Развитие представлений о сущности жизни. Основные уровни организации жизни. Биогенез	2					1	Тест, рефераты
17	Эволюция человека. Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса.	2		2			1	Тест, доклады
18	Неравномерность разработки основных положений эволюционной теории. Значение эволюционного учения для охраны и рациональное использование природы.							Тест, доклады

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ ЗФО

№ модуля	Название раздела, темы	Количество аудиторных часов					Количество часов УСР	Форма контроля знаний
		Лекции	Практические занятия	Семинарские занятия	Лабораторные занятия	Иное		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы. Предмет и задачи теории эволюции.							Тест, доклады
2	Эволюционные идеи в древности, средневековье и в эпоху Возрождения. Первые эволюционные концепции.							Тест, рефераты
3	Дарвин и дарвинизм. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина.	2						Тест, доклады

4	Доказательства и методы изучения эволюции. Комплексность методов, изучения эволюционного процесса.						0,5	Тест, доклады
5	Определение понятия микроэволюции. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее роль в эволюции. Дарвиновские понятия неопределенной и определенной изменчивости в свете современной генетики.	1		1				Тест, рефераты
6	Предпосылки действия естественного отбора (наследственная гетерогенность особей, «давление» жизни и борьба за существование). Понятие и формы борьбы за существование. Биогеоценоз как арена борьбы за существование. Современное понимание сущности естественного отбора и его форм	1		1				Тест, доклады
7	Возникновение адаптаций – результат действия естественного отбора. Классификация адаптаций. Механизмы формирования организменных и видовых адаптаций.						0,5	Тест, доклады
8	Понятие вида. Вид - качественный этап эволюционного процесса. История развития концепции вида. Генетико-эволюционное понятие вида как закрытой системы. Видообразование.	2		2				Тест, доклады
9	Макроэволюция и ее проблемы. Направленность эволюционного процесса.	1		1				Тест, доклады
10	Онтогенез и филогенез. Учение о рекапитуляции. Биогенетический закон Э. Геккеля и его критический анализ. Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Теория филэмбриогенезов (А.Н. Северцов).	1		1				Тест, рефераты

11	Развитие представлений о сущности жизни. Основные уровни организации жизни. Эволюционные преобразования — необходимое условие существования жизни на Земле.						0,5	Тест, доклады
12	Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса. Развитие представлений о происхождении человека: борьба религиозных и научных концепций.),5	Тест, доклады
13	Неравномерность разработки основных положений эволюционной теории. Анализ фактического материала и существующих гипотез по вопросам о “недарвиновской” эволюции, направленности и ограниченности эволюции, соотношения моно- и полифилии в макроэволюции, роли ненаследственной изменчивости и т.д.							Тест, доклады

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА

Примерный перечень

заданий различного уровня (* задания I уровня, ** задания II уровня, *** задание III уровня) управляемой самостоятельной работы обучающихся по учебной дисциплине «Теория эволюции».

№ п/п	Название темы	Содержание
1.	Научные и общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма	<p>*Накопление доказательств единства строения и происхождения организмов и исторического развития живой природы. **Успехи систематики, учение о естественных группах. Развитие сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии. Работы К. Бэра. Значение научного наследия Ж. Кювье и Ж. Сент-Илера для дальнейшего формирования эволюционных воззрений. ***Создание клеточной теории. Возникновение биогеографии. А. Гумбольдт. П. Паллас. Усиление экологических аспектов в изучении природы. К. Ф. Рулье. * Исторический метод в геологии. Ч. Лайель. Успехи палеонтологии.</p> <p>** Общественно-экономические предпосылки возникновения дарвинизма. Развитие капиталистических</p>

		<p>производственных отношений. Достижения практической селекции. Принцип конкуренции в буржуазной политической экономии. Социологические взгляды Т. Мальтуса и их критика.</p>
2.	<p>Развитие эволюционной теории в последарвиновский период</p>	<p>*Общая характеристика основных этапов развития эволюционной теории после Дарвина. Пропаганда дарвинизма передовыми учеными. Победа эволюционной идеи.</p> <p>**Формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма как научного направления. Проникновение в биологию исторического метода. Развитие эволюционной палеонтологии (В. О. Ковалевский, О. Неймайр, Л. Долло и др.). Становление эволюционной эмбриологии морфологии (А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, Э. Геккель, Ф. Мюллер, А. Дорн).</p> <p>**Экологические исследования. Изучение пассивных защитных приспособлений с позиций дарвинизма (работы Г. Бэтса, А. Уоллеса). Экспериментальные исследования морфологических адаптаций (Н. Ф. Леваковский, Ш. Бонье, В. Ру). Эколого-физиологическое направление (работы К. А. Тимирязева, И. М. Сеченова, И. П. Павлова).</p> <p>***Три течения в дарвинизме (классический дарвинизм, ламарко-дарвинизм, неodarвинизм).</p> <p>***Начало экспериментальных исследований предпосылок и движущих сил органической эволюции. Изучение наследственной изменчивости (С. И. Коржинский, Г. Де Фриз). Первые экспериментальные исследования роли естественного отбора в происхождении покровительственных окрасок у насекомых (Е. Паультон, А. Чеснола). Работы Н. В. Цингера по изучению отбора как причины образования сезонных рас у растений.</p> <p>**Кризис эволюционной теории в первой четверти XX в. Причины и сущность кризиса. Первые шаги синтеза дарвинизма с генетикой и экологией.</p> <p>**Исследования генетических основ эволюционного процесса. Исследования экологических факторов эволюционного процесса. Экспериментальное изучение борьбы за существование.</p> <p>**Формирование синтетической теории эволюции, ее общая характеристика.</p> <p>**Начало экспериментальных исследований предпосылок и движущих сил органической эволюции. Изучение наследственной изменчивости (С. И. Коржинский, Г. Де Фриз). Первые экспериментальные исследования роли естественного отбора в происхождении покровительственных окрасок у насекомых (Е. Паультон, А. Чеснола). Работы Н. В. Цингера по изучению отбора как причины образования сезонных рас у растений.</p> <p>**Кризис эволюционной теории в первой четверти XX в. Причины и сущность кризиса. Первые шаги синтеза дарвинизма с генетикой и экологией. Исследования</p>

		<p>ния генетических основ эволюционного процесса. Исследования экологических факторов эволюционного процесса. Экспериментальное изучение борьбы за существование. Формирование синтетической теории эволюции, ее общая характеристика.</p>
3	Генетические основы эволюции	<p>**Генотип и фенотип. Вероятность проявления мутантного аллеля в фенотипе. Влияние внешней среды на экспрессию генов.</p>
4	Популяция - элементарная единица эволюции	<p>***Гетерогенность и генетический полиморфизм популяций как предпосылка и следствие эволюционных преобразований. Закон Харди-Вайнберга и условия его выполнения в идеальной популяции. Причины нарушения равновесия частот аллелей и генотипов в популяции</p>
5	Элементарные факторы эволюции	<p>***Влияние динамики численности популяций на их генетическую структуру. Дрейф генов как фактор эволюции и условия его проявления. Эффект основателя (Э. Майр).</p>
6	Современные представления о естественном отборе	<p>***Частотно-зависимый отбор. Индивидуальный и групповой отбор. К-отбор и r-отбор. Отбор родственников (кин-отбор) и эволюция альтруизма. Примеры возможного действия отбора родичей: кооперативное размножение, сигнализация в общественных группах животных, эусоциальность. Объяснение эволюции кооперации, альтруистических и эгоистических черт поведения на основе отбора родичей, индивидуального и группового отбора.</p>
7	Вид и видообразование	<p>***Роль отбора, дрейфа генов, миграций и других факторов эволюции в формах видообразования. Незавершенное видообразование. Темпы видообразования. Градуализм и сальтационизм. Пунктуализм. Стасигенез, анагенез, кладогенез, симгенез как формы видообразования во времени.</p>
8	Направления макроэволюции	<p>**Вымирание таксономических групп в эволюции. Причины и последствия массовых вымираний в биологической эволюции. ***Проблема направленности эволюции. Концепция номогенеза Л.С. Берга. Критика теорий ортогенеза. Ограничивающий характер внутренних и внешних факторов эволюции живых организмов.</p>
9	Проблема происхождения жизни	<p>***Современные геоцентрические и космоцентрические гипотезы зарождения органического мира. Гипотеза «Мир РНК». Свидетельства и доказательства мира РНК как предшественника жизни. ***Ранние этапы биологической эволюции. Эволюция одноклеточных организмов. Становление клеточной организации, развитие метаболизма и репродукции протобионтов. Эволюция способов питания, гетеротрофная и автотрофная линии эволюции. Оформление ядра и полового процесса, происхождение эукариотных форм (аутогенная и симбиотическая гипотезы).</p>

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
Основная и дополнительная литература

№ п/п	Перечень литературы	Год издания
Основная		
1.	Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии / Н. Н. Воронцов. -М.:КМК, 2004.-432 с.	2004
2.	Георгиевский, А.Б. Дарвинизм: учеб. пособие для студ. биол. и хим. спец. пед. ин-тов. /А.Б. Георгиевский. - М.: Просвещение, 1985. -271 с.	1985
3.	Иорданский, Н. Н. Эволюция жизни: учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / Н. Н. Иорданский. - М.: Изд. центр «Академия», 2001.- 425 с.	2001
4.	Лебедев, Н. А. Теория эволюции: пособие (реценз. В.Я. Кузьменко) / Н.А. Лебедев. - Мозырь : МГПУ им. И. П. Шамякина, 2015. – 176 с.	2015
5.	Северцов, А. С. Теория эволюции: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.С. Северцов. - М.: ВЛАДОС, 2005. - 380 с.	2005
6.	Яблоков, А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. - М.: Высшая школа, 2006.-310 с.	2006
Дополнительная		
1.	Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. -М.: Мир, 1984.-232 с.	1984
2.	Берг, Л. С. Труды по теории эволюции / Л. С. Берг. - Л.: Наука, 1977. - 387 с.	1977
3.	Вернадский, В. И. Живое вещество / В. И. Вернадский. - М: Наука, 1978. -358 с.	1978
4.	Войткевич, Г. В. Возникновение и развитие жизни на Земле / Г. В. Войткевич. -М.: Наука, 1988.-139 с.	1988
5.	Войткевич, Г. В. Основы учения о биосфере / Г. В. Войткевич, В. А. Вронский. -М.: Феникс, 1996.-477 с.	1996
6.	Гаити, Г. Жизнь и ее происхождение / Г. Гаити. - М.: Просвещение, 1984. - 290 с.	1984
7.	Грант, В. Эволюционный процесс / В. Грант // Критический обзор эволюционной теории. - М.: Мир, 1991. - 488 с.	1991
8.	Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин. -М.: Просвещение, 1987. - 384 с.	1987
9.	Джохансон, Д., Люси: Истоки рода человеческого/ Д, Джохансон, М.Иди. – М.: Мир, 1984.	1984
10.	Докинз, Р. Расширенный фенотип: длинная рука гена / Р. Докинз. М:Астрель, 2010.-512 с.	2010
11.	Еськов, К. Ю. История Земли и жизни на ней / К. Ю. Еськов. - М.: МАИК, 2000. -351с.	2000
12.	Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. - М.: Мир, 1985.-394 с.	1985
13.	Кузьменко, В.Я. Практические занятия по эволюционной теории / В.Я Кузьменко В.В Кузьменко.– Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2006.	2006
14.	Кузьменко, В.Я. Эволюционное учение (Эволюционистика) / В.Я. Кузьменко,– Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,2004. 300 с.	2004
15.	Марков, А. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / А. Марков, Е. Наймарк Москва: Династия, 2014. - 656 с.	2014
16.	Макдугалл, Дж. Д. Краткая история планеты Земля: горы, животные, огонь и лед / Дж. Д. Макдугалл. - СПб.: Амфора, 2001. - 383 с.	2001

17.	Миллс, С. Теория эволюции: история возникновения, основные положения, доводы сторонников и противников / С. Миллс; пер. с англ. и ред. О. Н. Ревы. -М.:Эксмо, 2009.-208 с.	2009
18.	Суходолец, В. В. Теории вертикальной эволюции / В. В. Суходолец. - М.: Госнесп Генетика, 2003. - 176 с.	2003
19.	Тевако, Л. И. Антропология: учеб. пособие / Л. И. Тевако, Е. Кметинский.- М.: Новое знание, 2008. - 400 с.	2008
20.	Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. - М.: Наука, 1977. - 301 с.	1977
21.	Титок, М. А. Молекулярные аспекты эволюции: учеб. пособие / М.А. Титок. -М:БГУ,2011.-178с.	2011

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ БЛОК

Лекция 1. Введение. Предмет, задачи и методы эволюционного учения

Введение. Изучая специальные биологические дисциплины (зоологию, ботанику, палеонтологию и др.), делая экскурсии в глубокую древность в курсе геологии, вы могли убедиться, что органический мир Земли находится в непрерывной динамике, постоянно изменяется и развивается. Бесспорно, существует постоянное движение, развитие живой природы – **эволюция органического мира, или органическая эволюция.**

Термин *эволюция* ввел Шарль Боннэ (*evolutio* – развёртывание) первоначально для обозначения процессов индивидуального развития (онтогенеза). Со временем этот термин стал употребляться для процессов исторического развития (филогенеза), а также широко применяться в различных областях науки. Так, говорят об эволюции атомов, Галактик, Земли, машин, общества, методов познания и т.д., подразумевая под этим *последовательное изменение исходного состояния во времени, ведущее к возникновению чего-то нового.*

В самом широком смысле *органической, или биологической, эволюцией называют совокупность всех преобразований живой материи, начиная от первичных живых существ, возникших около 4 млрд. лет назад, и до современной биосферы.*

Однако такое определение носит описательный характер, поскольку не вскрывает содержание биологической эволюции, как особой формы движения материи, имеющей существенные отличия:

во-первых, в ее основе лежат уникальные процессы *самовоспроизведения* макромолекул и живых организмов;

во-вторых, биологическая эволюция, в отличие от процессов изменения в неорганическом мире, всегда *необратима*;

в-третьих, биологическая эволюция – это изменение биологически полезных признаков, то есть она всегда *приспособительна*;

в-четвертых, биологическая эволюция основана на *преемственности* – передаче наследственной информации через смену поколений.

Наконец, в отличие от индивидуального развития биологическая эволюция не запрограммирована, но в то же время не является хаотическим процессом, а в целом ведет к усложнению организации, то есть имеет общую *прогрессивную направленность*.

Исходя из этих признаков, давайте проанализируем несколько (из множества) определений биологической эволюции.

I. Органическая эволюция – это процесс приспособительного исторического развития живых форм на всех уровнях организации живого, в ходе которого старые формы в результате постепенных количественных изменений их организации уступают в рядах последовательных поколений место возникшим от них же качественно новым формам (Парамонов, 1978).

II. Биологическая эволюция – это происходящий при смене поколений организмов процесс приспособления биологических систем к условиям окружающей среды (Шмальгаузен, 1969).

III. Биологическая эволюция – необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом (Яблоков, Юсуфов, 1981).

IV. Органическая эволюция – это исторический процесс адаптивных преобразований живой природы на разных уровнях ее организации – от макромолекулярного до биосферы в целом, характеризующийся необратимостью и общей прогрессивной направленностью (Георгиевский, 1984; Иорданский, 2001).

В первом определении не проявляется необратимость эволюции, оно носит довольно общий характер. Во втором определении выпячивается приспособительный характер эволюции. Оно очень краткое, емкое, но не отражает необратимости эволюции и ее прогрессивной направленности. Третье определение учитывает все признаки органической эволюции, но несколько грешит детализацией, вследствие чего выглядит громоздко. Четвертое определение практически удовлетворяет всем требованиям, но не показывает преемственности биологической эволюции. Впрочем, этих определений вполне достаточно для понимания сущности термина «эволюция», и каждое из них может быть рабочим для использования в процессе изучения эволюционного процесса.

Познанию общих законов исторического развития живой природы и принципов организации единиц живого, которым свойственен эволюционный процесс, то есть законов органической эволюции, посвящена ***эволюционная теория или теория эволюции***.

Хотя эволюционная теория исторически сложилась на основе данных различных биологических наук (палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, генетики, систематики, экологии, биогеографии и др.) в современной биологии выделилась область знания, специально изучающая механизмы и общие закономерности эволюционного процесса и представляющая собой особую биологическую науку. Эту дисциплину называют по-разному: *эволюционное учение, дарвинизм* (подчеркивая особое значение трудов Ч. Дарвина в создании *эволюционной теории*). В последнее время все чаще эту науку называют *эволюционистикой*, что, пожалуй, ближе всего соответствует по своему звучанию на-

именованиям других общих биологических наук (фаунистика, систематика и т.п.).

Таким образом, *теория эволюции (эволюционное учение, дарвинизм, эволюционистика) – биологическая наука, изучающая причины, движущие силы, механизмы и закономерности эволюции организмов – органической эволюции.*

Предмет и задачи эволюционного учения. Как и всякая другая наука, эволюционное учение характеризуется своим предметом, объектом и методами исследований. *Предмет* исследования эволюционной теории составляют *общие законы исторического развития живой природы*. Любая претендующая на полноту и последовательность эволюционная теория должна решать ряд принципиальных задач, среди которых: а) общие причины и движущие силы эволюции; б) механизмы развития приспособлений (адаптаций) организмов к условиям их обитания и изменениям этих условий; в) причины и механизмы возникновения разнообразия форм организмов; г) причины эволюционного прогресса при одновременном сохранении более примитивных и просто устроенных видов.

В связи с этим основными проблемами, входящими в предмет эволюционного учения, являются:

1) проблема *качественной специфики самой жизни* как особой формы движения материи в ее возникновении и развитии (при этом имеется в виду не простое описание этапов происхождения жизни, а анализ факторов и механизмов эволюции в переходные периоды);

2) проблема познания *постоянно действующих предпосылок* исторической трансформации живого на Земле;

3) проблема движущих сил эволюции, ее факторов. По Ч. Дарвину движущей силой эволюции выступает естественный отбор, поэтому *естественный отбор как движущая сила эволюции* – третья важнейшая проблема эволюции;

4) поскольку основным структурным уровнем жизни, на котором наиболее полно реализуются предпосылки эволюции – популяционно-видовой уровень, поэтому *вид и видообразование* – следующая важнейшая проблема эволюционной теории;

5) так как главное направление развития живой природы – движение от простого к сложному, от менее совершенного к более совершенному, то закономерности проявления прогресса – следующая важнейшая проблема теории эволюции;

6) изучение особенностей, факторов эволюции человека, появляющегося на определенных этапах развития живой природы – не менее важная проблема эволюционного учения;

7) поскольку органическая эволюция – непрерывный процесс исторического преобразования живой природы, то неизбежно на определенных этапах изменяются не только живые системы, но и условия их существования и, следовательно, характер действия законов эволюционного преобразования. Возникает проблема эволюции самих форм эволюции.

Отмеченные проблемы общебиологические. Поэтому решить их в рамках одной какой-нибудь частной биологической дисциплины невозможно. Это осуществимо только при отборе и объединении всего рационального в целостную эволюционную теорию.

Объектами эволюционного учения, раскрывающего общие законы развития живой природы выступают не отдельные организмы и виды растений и животных, а *все организмы в их историческом развитии*, то есть живая природа в развитии.

Принципы и методы изучения эволюции. В основе методов эволюционного учения лежат 2 основных принципа, являющиеся принципами эволюции в целом – *принцип актуализма и принцип историзма*.

Принцип актуализма («современность – ключ к познанию прошлого») восторжествовал в современном естествознании. Он заключается в изучении процессов микроэволюции, текущих в масштабах, соизмеримых с длительностью поколений человека, и доступных поэтому тончайшим экспериментальным, генетическим, биохимическим и другим подходам. Это позволяет понять механизм эволюционного процесса. Экстраполяция этого механизма на недоступные непосредственному изучению макроэволюционные процессы, протекающие на протяжении сотен миллионов лет, - один из важных подходов к изучению эволюции.

К числу методов изучения эволюции, основанных на принципе актуализма относятся:

- популяционно-статистический;
- экспериментальный (генетический, гибридологический, экологический);
- расшифровка природных экологических экспериментов.

Принцип историзма – («прошлое есть ключ к познанию современности») заключается в том, что на основании все увеличивающегося числа палеонтологических находок, а также на основании реконструкции возможных исторических путей формирования современных черт строения делаются выводы о механизмах эволюционного процесса.

На принципе историзма основываются следующие методы изучения эволюции:

- сравнительный (анатомо-морфологический, биохимический, физиологический, электрофореза белков, иммунологический и др.);
- палеонтологический;
- биогеографический;
- паразитологический;
- этологический и др.

Методы эволюционной теории могут и должны применяться во всех областях биологии. Это значительно повышает эффективность изучения отдельных вопросов, так как эволюционная теория является методологическим фундаментом биологии. С другой стороны эволюционная теория опирается на фактический материал конкретных биологических наук. Между ней и частными биологическими науками существуют тесные взаимосвязи, что способствует развитию биологии в целом.

Место эволюционной теории в системе биологических наук, связь с философией. Успехи и достижения во всех без исключения разделах биологии оказывают влияние на развитие эволюционного учения. Однако эволюционное учение не есть некий «конгломерат», собранный из «осколков» разных дисциплин.

лин. Эволюционное учение самостоятельно решает задачи, вытекающие из необходимости познания общих закономерностей эволюции, причин и механизмов преобразования живого на всех уровнях его организации.

Не вызывает сомнения, что эволюционный подход к изучению живой природы все больше становится методологической основой биологии в целом. Конкретный фактический материал, накапливаемый в разных разделах биологии, требует осмысливания с эволюционных позиций. Специалист в любой области биологии, будь он ботаник, зоолог, биохимик, генетик, эколог, нуждается в таких знаниях для успешного решения любой достаточно крупной специальной проблемы. Любые теории и гипотезы в биологии приобретают логическое завершение только тогда, когда они удовлетворяют эволюционному принципу. Объективная тенденция усиления дробления биологии создает реальную опасность разобщения биологических дисциплин, ослабление связей между ними. Однако сложность биологических объектов такова, что для их познания требуется комплексный подход и усиление связей между разными частями биологии.

Эволюционное учение и оказывается той главной силой, которая противостоит дроблению биологии и дает возможность широкого использования теоретических достижений каждой из дисциплин в соседних, подчас весьма далеких.

Поэтому можно сказать, что эволюционное учение занимает центральное место в огромном и многообразном здании современной биологии, является в определенном смысле ее методологическим содержанием. В этом эволюционная теория во многом сходна с диалектической философией, являющейся методологической основой всех наук и выступающей ядром научного мировоззрения.

Но развитие научного мировоззрения не может быть успешным без использования всего того объективного знания, которое накапливается современным естествознанием, эволюционной теорией прежде всего.

Цели и значение изучения теории эволюции. *Цель эволюционного учения – выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом.* Сильное антропогенное воздействие влечет за собой опасные последствия при отсутствии научно обоснованных рекомендаций в организации отношений человека с биосферой. Научные же разработки этих рекомендаций невозможно без знания законов развития отдельных видов и целых сообществ в настоящем.

Поэтому познание закономерностей эволюции важно не само по себе. Оно приобретает исключительное значение в свете проблемы перехода к управляемой эволюции – преобразованию отдельных живых систем и природы в целом в соответствии с потребностями развивающегося человечества. Решение этой проблемы и составляет главнейшую задачу эволюционного учения.

По мере расширения хозяйственной деятельности человека значение эволюционной теории все более возрастает. Нет ничего более практичного, чем хорошая теория. Эволюционное учение (теория эволюции) – именно такая теория. Только на ее основе возможно рациональное использование природных богатств, сохранение и повышение биопродуктивности нашей планеты.

В связи с этим возникают сложные проблемы, которые предстоит решить человечеству в ближайшем будущем. Прежде всего, нужно приобрести навык прогнозирования эволюционных преобразований отдельных видов, биогеоцено-

зов, биосферы в целом, научиться управлять процессами органической эволюции, повышать эффективность селекции микроорганизмов, растений, животных.

Лекция 2. Зарождение эволюционной идеи в античное время и ее развитие в метафизический период в развитии науки. Борьба трансформизма и креационизма.

Основные периоды в развитии естествознания. Научные представления о живой природе складывались под влиянием двух основных факторов: 1) под воздействием живой природы, которую биология изучает, то есть ее объекта и 2) под влиянием человеческого общества, которое биология обслуживает. Совершенно очевидно, что если бы в природе не было подразделения на растительные и животные организмы, не было бы ботаники и зоологии, а при отсутствии наследственности и изменчивости не возникла бы генетика и т.д.

Иначе говоря, многообразие явлений и процессов в живой природе объективно определило дифференцировку биологии на отдельные науки. В то же время общественно-исторические условия всегда влияют на объективное развитие науки, ускоряя или замедляя его.

Учитывая действие отмеченных факторов, известный философ Б.М. Кедров вычленил 6 главных периодов в развитии естествознания, отличающихся методами познания, соотношением влияния вышеуказанных факторов и достигнутыми результатами:

- 1) *наивно – диалектический* – с образования Афинского государства (VI в. до н. э.) до распада Римской империи (V в. н. э.);
- 2) *схоластический* – VI – XV века;
- 3) *метафизический* – XV – XVIII века (эпоха Возрождения);
- 4) *стихийно – диалектический* - (начало – конец XIX века);
- 5) *период кризиса естествознания* - (конец XIX - начало XX столетия);
- 6) *сознательно – диалектический* – продолжается сейчас.

Элементы эволюционизма в античной философии. Идея об изменемости органического мира – идея эволюции – стара, как мир. Первые попытки систематизировать и обобщить разрозненные сведения о явлениях живой природы принадлежат античным натурфилософам, хотя задолго до них в литературных источниках различных народов (египтян, вавилонян, индийцев и китайцев) приводились многие интересные сведения о растительном и животном мире. Античными философами, основным методом познания которых был метод непосредственного созерцания природы, были выдвинуты 2 основные идеи: *идея единства природы и идея ее развития.*

Идея единства природы впервые появилась в произведениях Древнего Востока и выражалась в представлениях о происхождении всех тел и явлений природы из единых «начал» - воды, земли, огня, воздуха, металла, дерева или комбинации из этих элементов. Эти взгляды оказали определенное влияние на формирование философских воззрений в Древней Греции (наивно-диалектический период в развитии естествознания), выделявших исходные материальные субстанции, обусловившие возникновение и естественное саморазвитие органического мира. Несмотря на наивность решения вопроса мыслителя-

ми той поры (*Фалес* считал исходным началом воду, *Гераклит* – огонь, *Анаксимен* – землю и воздух), сама идея возникновения мира из единого и вечного материального первоначала имела исключительное значение, так как позволяла оторваться от мифологических представлений и начать элементарный анализ происхождения и развития окружающего нас мира.

Большое место в развитии идеи единства природы занимает атомистическое учение. *Анаксагор* (500 – 440 г.г. до н. э.) ввел понятие о бесконечно малых единицах материи, которое получило свое развитие в учении *Левкиппа* (около 500 – 440 гг. до н. э.) и *Демокрита* (460 – 370 гг. до н. э.). Согласно этому учению мир состоит из мельчайших неделимых частиц – атомов, движущихся в пустоте. Движение присуще атомам от природы и они отличаются друг от друга только по форме и размерам. По Демокриту этого достаточно, чтобы объяснить возникновение неживых и живых тел природы: поскольку все состоит из атомов, то рождение любой вещи есть соединение атомов, смерть – разъединение их.

Таким образом, идея единства природы развивалась в древнем мире от первоначальных представлений о единых или множественных «первоосновах» или «начал» до атомистических воззрений.

Наряду с развитием общефилософской концепции единства мира шло накопление естественнонаучных знаний о природе. Накопление знаний о многообразии природы привело к появлению идеи «лестницы существ» греческого мыслителя *Аристотеля* (384 – 322 гг. до н.э.). Аристотелю были известны около 500 форм животных. При их описании он широко использовал сравнительный метод исследований морфологии и физиологии, что позволяло видеть единство и отличие отдельных групп живых организмов. Кроме того, при разделении животных на группы, Аристотель использовал не отдельные, а многие признаки организмов. Поэтому созданная им первая классификация животных весьма близка к современной естественной системе.

В целом «лестница существ» представлялась Аристотелю в следующем виде: **минералы – растения – зоофиты – низшие животные – высшие животные – человек.**

Как видно, ступени «лестницы» образуют ряд постепенных переходов, но высшие ступени вовсе не происходят от низших, поэтому ступенчатый ряд «лестницы» не является преемственным, генетическим рядом. Однако идея «лестницы существ» должна расцениваться как способ объяснения живой природы и ее закономерностей. В идее «лестницы» Аристотель по существу подчеркнул основную закономерность многообразия живых форм – ее восходящую ступенчатость, то есть выдвинул на первый план мысль о прогрессе в организации живых форм.

Из представлений Аристотеля логично вытекает *идея развития* – весьма характерная для натурфилософов древности идея. Ибо если природа едина в своем происхождении и в то же время отличается многообразием, то это многообразие могло возникнуть только вследствие превращений первоначальной материи.

Наиболее четко идея движения выражена у Гераклита. Он твердил, что «все течет, все изменяется», «невозможно дважды войти в одну и ту же реку». Фалес, Анаксимандр, Анаксимен толковали многообразие природы как следст-

вие многообразных превращений материи, причем в качестве причины развития рассматривались внутренние противоречия, борьба противоположностей.

В воззрениях о живой природе идея развития нашла свое отражение в идее *естественного возникновения живого*. Особенно детальную картину развития жизни рисует *Эмпедокл*. Согласно этому мыслителю, первобытная Земля находилась в состоянии тины (грязи), внутри которой бушевал огонь. Стремясь вверх, огонь поднимал пузыри тины. Эта тина, приобретая различные формы образовала растения. Независимо от растений из тины образовались животные. Человек и даже боги – также результат превращений материальных начал. Эмпедокл считал, что четыре первоэлемента – огонь, воздух, вода и земля, образуя пузыри и попадая в поле действия синтетического начала – любви, объединялись, а в поле действия аналитического начала ненависти – разъединялись. По мнению Эмпедокла первоначально из тины образовывались части животных тел. «Любовь» связывала эти части, причем процесс это был случайным. Поэтому возникали как случайно гармоничные тела, так и случайно уродливые. Уроды гибли, а гармоничные формы выжили. От них и ведут свой род современные совершенные формы. В этих наивных рассуждениях ценнейшие мысли об изменчивости в виде случайных изменений, принцип отбора наиболее гармоничных форм (по существу принцип естественного отбора на основе борьбы за существование. Подобные воззрения на основу развития живого как на борьбу за существование, ведущую к вымиранию наиболее гармоничных, высказывал древнегреческий философ *Лукреций Кар*.

Таким образом, в учениях древних мыслителей уже содержались, правда, в зародышевой форме, основные положения эволюционных представлений, а именно:

- 1) идея единства живой и неживой природы и вытекающие отсюда представления о естественном возникновении живых существ;
- 2) идея единства и многообразия живых форм, воплотившаяся в представления о «лестнице существ», прогрессивном развитии;
- 3) идея всеобщей изменчивости и превращения одних живых форм в другие;
- 4) начальные представления о борьбе живых существ за жизнь и выживание наиболее гармоничных и приспособленных форм;
- 5) Идея целостности организма, нашедшая отражение в учении Аристотеля о корреляциях.

Биологические представления Средневековья. Период с VI по XV века называют Средневековьем. В этот период господствовал феодализм со свойственной ему политической и идеологической надстройкой. Развивается в основном идеалистическое мировоззрение. Представление о природе опирается прежде всего на религиозных догмах. Характерной особенностью средневекового (схоластического периода в развитии естествознания) мышления было символическое видение мира. Отстаивались религиозные взгляды, пропагандирующие идею миропорядка, выражающего божественный замысел. Если для натурфилософов древности природа была действительностью, то для человека Средневековья – она лишь символ божества. Символы для него более реальны, чем окружающий мир. Это привело к догме, что вселенная и все, что в ней имеется, соз-

дано творцом. Гармония и красота природы (целесообразность) тоже предустановлены богом и абсолютно неизменны. Это выхолащивало из науки даже намек на идею развития. Если в то время и говорили о развитии, то как о разрывании уже существующего.

Схоластический период был обусловлен уровнем развития производства и религией, но обязательным для естествознания не был. Но, возникнув, он оказал отрицательное влияние на развитие науки о природе. В результате переноса зачатков частных наук на почву религиозного мировоззрения из естествознания выхолащивалось научное содержание, а имевшиеся знания о природе использовались в антинаучных целях. Математику это превратило в кабалистику чисел, астрономию в астрологию, физику в магию, химию в алхимию. Так донаучный наивно – диалектический метод познания начал заменяться лженаучным, схоластическим. Единственным критерием истины и методом исследования сличалось сличение текстов. Все, что совпадало с религиозными догмами, считалось настоящей наукой, не совпадающее – ересью и могло закончиться костром инквизиции.

Научные, в том числе и биологические сведения в это период накапливались в процессе производственной практики. Знания в этот период концентрировались преимущественно в монастырях, которым принадлежали лучшие земельные угодья. В частности, немецкий монах Альберт Больштедтский (1207 – 1270) в многочисленных трактатах о растениях и животных дает описание ряда новых форм. Культурными растениями и домашними животными интересовались в той мере, в какой они были полезны для человека. Практическая селекция того времени базировалась на бессознательном отборе и достигла известных успехов в улучшении существующих и даже создании новых пород животных и растений.

Ряд ложных обобщений, сделанных в схоластический период (представления о сотворении природы и организмов догм, понимание развития как разрывания уже существующего, учения о предустановленной богом гармонии природы и органической целесообразности) легли в основу *креационизма* (*creation – творю*) – учение о сотворении мира и его неизменности. Это учение наложило отпечаток на последующие периоды развития естествознания и, прежде всего, метафизического.

Метафизический период в развитии естествознания. Господство креационистских взглядов.

Основной общественно-экономической предпосылкой *метафизического периода* (XV – XVIII вв., эпоха Возрождения) явилось зарождение капиталистического способа производства, поставившего перед наукой новые задачи и требовавшего перехода ее на путь опытного исследования.

Метафизика (от греч. «мета та физика», буквально - «после физики») - недиалектический подход к действительности. Метафизический метод рассматривает явления действительности в отрыве друг от друга, в состоянии покоя и неподвижности, без внутренних противоречий.

Для метафизического периода характерно мировоззрение, согласно которому вещи и явления в окружающем нас мире создаются творцом и существуют в неизменном состоянии. Представление о природе как о чем-то застывшем и

окостенелом было следствием не только механического переноса в естествознание проповедей богословия, но и одностороннего применения аналитического метода и абсолютизации полученных при этом результатов. Тем не менее, даже такое одностороннее использование аналитического метода было прогрессивно. Оно позволяло тщательно изучить фактический материал, что необходимо для перехода к причинному анализу. Метафизический метод был крайне необходим для понимания сущности происходящих явлений. Кроме того, он ускорил процесс дифференциации естествознания на конкретные науки, накопившие большое количество фактов.

Во всех областях науки начинаются исследования, которые приводят ко все более глубокому познанию природы. Различные отрасли естествознания делают в это время большие успехи. В биологии возникают и развиваются такие дисциплины, как ботаника, зоография систематика, анатомия, морфология, физиология животных и растений. Позднее, со второй половины XVIII ст. разрабатываются основы сравнительной анатомии.

В эпоху Возрождения широко распространяются и комментируются сочинения античных философов и натуралистов. Первыми ботаническими трудами этого периода были комментарии к сочинениям Теофраста, Плиния Старшего и др. В дальнейшем появляются оригинальные «травники» - краткие описания лекарственных растений. В 1583 г. А. Чезальпино сделал попытку создания классификации растений на основе строения семян, цветков и плодов.

С введением анатомирования человеческого тела блестящих успехов добивается анатомия человека, что отражено в классическом труде А. Везалия «О строении человеческого тела» (1543). Работы анатомов подготовили великое открытие 17 века - учение У. Гарвея о кровообращении (1628), применившего для физиологических исследований количественные измерения и законы гидравлики.

Создание микроскопа расширило возможности изучения живых существ. Плеяда микроскопистов открывает тонкое строение растений (Р. Гук, 1665; М. Мальпиги, 1675-1679; Н. Грю, 1671- 1682) и их половые различия (Р. Камерариус, 1694 и др.), мир микроскопических существ, эритроциты и сперматозоиды (А. Левенгук, 1673), изучает строение и развитие насекомых (Мальпиги, 1669; Я. Сваммердам, 1669 и др.). Эти открытия привели к возникновению противоположных направлений в эмбриологии — овизма и анималькулизма и к борьбе концепций преформизма и эпигенеза. Практически принципиальной разницы между овистами и анималькулистами не существовало, так как они были объединены общей идеей, которая владела умами биологов, вплоть до 19 столетия, Это идея преформизма, по которой будущий организм в миниатюрном виде уже имеется в яйцеклетке (овисты), или сперматозоиде (анималькулисты). Таким образом, преформизм сводил эволюцию к механистическому, количественному развертыванию предшествующего зародыша. Вначале с позиций преформизма (теории вложения зародышей) объясняли только индивидуальное развитие организмов (онтогенез), но затем она была перенесена на весь органический мир (филогенез). Это сделал швейцарский естествоиспытатель Шарль Боннэ (1720 – 1793), который после тщательного изучения партеногенеза у тлей стал убежденным сторонником теории вложения и овизма. Опираясь на представления, что в

организме первичной самки данного вида заложены все будущие поколения, Боннэ делает вывод о predeterminedности всякого развития. Распространив этот взгляд на весь органический мир, Боннэ создает учение о лестнице существ. Лестницу существ Боннэ представлял как предустановленное развитие природы от низших форм (огонь, воздух, вода, земля, минералы), через органические тела (растения, животные, обезьяны, человек) до высших (ангелы и боги). Лестница существ Боннэ статична, лишена движения и преемственности, отражала лишь соседство ступеней, но все же позже положительно повлияла на формирования эволюционных представлений.

В середине XVIII века идее преформизма была противопоставлена идея эпигенеза, которую обосновал Каспар Фридрих Вольф (1735 – 1794). Он установил, что в эмбриональных тканях растений и животных нет и следа будущих органов, что они постепенно образуются из недифференцированной зародышевой массы, развиваются как новообразования под влиянием неких, присущих только живой материи внешних сил.

Идеи преформизма и эпигенеза были в те времена несовместимы. Преформация – идеализм и теология, эпигенез – механистический материализм. Но сейчас обе эти идеи качественно преобразовались. Теперь можно сказать, что в развитии организмов одновременно имеет место преформизм (в виде генетической информации) и эпигенез (формообразование на основе генетической информации под влиянием внешних условий).

Опытами по гибридизации И. Кёльрёйтер окончательно доказал наличие полов у растений и показал участие в оплодотворении и развитии как яйцеклеток, так и пыльцы растений (1761 и позже). Ж. Сенебье (1782) и Н. Соссюр (1804) установили роль солнечного света в способности зелёных листьев выделять кислород и использовать для этого углекислый газ воздуха. В конце 18 века Л. Спалланцани осуществил опыты, опровергающие господствовавшую до тех пор в биологии идею возможности самозарождения организмов.

В XVIII в. накоплено уже много знаний о живой природе. Назрела необходимость классифицировать все живые организмы, привести их в систему. В это время закладываются основы науки *систематики*. В области систематики Джон Рей описал в «Истории растений» (1686—1704) свыше 18 тысяч видов, сгруппированных в 19 классов. Он же определил понятие «вид» и создал классификацию позвоночных, основанную на анатомо-физиологических признаках (1693). Ж. Турнефор распределил растения по 22 классам (1700). Но важнейшим достижением в этой области была «Система природы» шведского ученого К. Линнея (1735), основанная на признании неизменности изначально сотворённого мира. В этом ярко проявлялся креационизм Линнея. К. Линней узаконил бинарную номенклатуру.

Зарождение эволюционных идей. Трансформизм. Борьба трансформизма и креационизма.

Со второй половины 18 столетия начали распространяться новые взгляды и принципы. Новые идеи наиболее ярко выражали французские философы материалисты Дидро, Гольбах, Ламетри, М.В. Ломоносов. Природа рассматривалась ими в движении, а материальная сущность природы (молекулы, атомы) остаются

постоянными. Особое значение имело представление о том, что источник движения, а, следовательно, и развития следует искать в самой природе, и поэтому природа развивается по естественным законам. В этом ярко проявляется идея трансформизма. Распространение этих взглядов в естествознании способствовало возникновению и быстрому развитию нового направления – трансформизма – в биологии. Трансформизм в биологии – учение об изменчивости растений и животных и о превращении одних видов в другие. Он ограничивался представлением о превращении одних видов в другие и не развивал его до представления о последовательном историческом развитии природы от простого к сложному. Эволюция не рассматривалась как всеобщее явление живой материи.

Сторонник ограниченного трансформизма (учения об изменчивости видов) Ж. Бюффон построил смелую гипотезу о прошлой истории Земли, разделив её на ряд периодов. В отличие от приверженцев сотворения мира относил появление растений, животных и человека к последним периодам. В то же время, Бюффоном принималась лишь ограниченная изменчивость видов (только в пределах рода или семейства) и рассматривалась им, как обратимый процесс: разновидности всегда возвращаются к исходному состоянию, если они попадают в первоначальные условия. В качестве причин изменения видов приводились следующие: влияние факторов внешней среды, скрещивание, влияние одомашнивания.

Среди систематиков 18 столетия широкое распространение получила идея естественных групп организмов и, следовательно, идея естественной системы (Бернар и Антуан Жюсье, Греберг и др.

Накапливающийся фактический материал результатов исследования природы означал вместе с тем мысленное расчленение ее на отдельные части, означал разделение вещей и явлений на определенные группы с целью обособления их друг от друга и исследования в отдельности. Это способствовало дифференциации естественных, в том числе и биологических наук.

Таким образом, биология в рассматриваемую эпоху базировалась на метафизическом мировоззрении и носила в основном описательный характер. Однако по мере развития различных отраслей естествознания накапливались факты, противоречащие метафизическому представлению о полной неизменяемости природы. Возникали гипотезы и теории, отвергавшие застой и неподвижность, то в одной, то в другой области природных явлений. Главнейшими среди них были:

- 1) идея движения, как неотъемлемого признака материи;
- 2) идея превращения природы;
- 3) мысль о времени как важном факторе превращений;
- 4) идея изменчивости видов;
- 5) идея родства как причины сходства;
- 6) идея прототипа;
- 7) идея ступенчатого повышения организации;
- 8) идея эпигенеза и преформизма.

Все эти очень важные идеи не были, однако, объединены какой-либо обобщающей идеей, нитью, и оставались внутренне не связанными, отдельными. Но они послужили основой для создания первых эволюционных концепций.

Лекция 3. Первые эволюционные концепции. Эволюционное учение Ж. Б. Ламарка.

Первые эволюционные концепции.

В конце 18 столетия появились попытки создания первых концепций развития природы. Одной из наиболее ярких таких концепций, воплотивших в себе почти все основные противоречия своей эпохи, было учение Эразма Дарвина (1731 – 1802) – деда Чарльза Дарвина.

В основе его эволюционной концепции лежат представления о естественном возникновении живого из неорганической материи, путь развития от простых форм к более сложным, вплоть до человека. Причинами изменчивости организмов Эразм Дарвин считал влияние среды и, что особенно важно, упражнения органов при изменении потребностей. При этом по Э. Дарвину приобретенные таким образом новые признаки могут наследоваться. Э. Дарвин говорил даже об отборе, уничтожающем все несовершенные формы.

В то же время, будучи сыном своей эпохи, он все же считал, что основные законы определены богом. Поэтому познание первопричины развития природы человеку недоступно.

Как видим, для эволюционной концепции Э. Дарвина характерны почти все идеи, элементы эволюционизма, которые были развиты в XVIII веке, которые существовали наряду с религиозными представлениями.

Не менее интересной концепцией развития природы была концепция русского биолога Афанасия Каверзнева (1775), который очень четко выражал идеи эволюции органического мира. Он считал, что органический мир развился из единого корня под влиянием внешних факторов – пищи, температуры, рельефа местности. Он ясно высказывался против идеи постоянства видов. Утверждая идею изменчивости видов, он в то же время считал виды реальными, обособленными единицами. Это очень интересно и прогрессивно, поскольку эти взгляды содержат очень важные для эволюционных представлений синтез на первый взгляд противоречивых понятий о дискретности (обособленности) и изменчивости видов. Важно и то, что в качестве объекта своих теоретических построений Каверзнев избрал домашних животных, которые, по его мнению, произошли от диких.

Афанасий Каверзнев также высказывал (пожалуй, первым) мысль о родстве человека и обезьян.

Эти первые концепции развития природы являлись ограниченными, скованными рамками метафизики и натурфилософии. Ранние эволюционисты лишь постулировали необходимость изменений органических форм. Прямых доказательств существования в природе эволюции еще не было. Тем не менее, они смогли, и хоть и эклектично, собрать многие существующие эволюционные идеи вместе. Это послужило основой для создания в начале XIX века первой целостной эволюционной концепции, отразившей уровень развития биологических наук и философской мысли XVIII века. Автором ее стал знаменитый французский естествоиспытатель Ж. Б. Ламарк. Целостная эволюционная концепция является по существу эволюционной теорией, которая отличается от трансформистских представлений тем, что, во-первых, рассматривает эволюцию как всеобщее явление живой природы и, во-вторых, исследует ее движущие силы.

Философские и общебиологические взгляды Ж.Б. Ламарка.

Ж. Б. Ламарк – выдающийся французский натуралист исключительно широкого профиля. О широте его взглядов свидетельствует содержание его многочисленных трудов, посвященных вопросам ботаники, зоологии, общей морфологии, гидрогеологии, философии и др. Именно Ламарк впервые ввел термин «биология», впервые обосновал предположение о происхождении человека от обезьяноподобных предков.

Суть эволюционного учения Ламарк изложил в знаменитом труде «Философия зоологии (1809)». По философским убеждениям Ламарк - материалист деистического толка. Как известно *деисты* критиковали религиозные представления, утверждая, что все явления природы осуществляются по естественным законам. В то же время для них была характерна метафизическая ограниченность механистического материализма, так как они сохраняли представления о творце, которому отводилась роль «первопричины» или «первого толчка», давшего начало Вселенной. Механистический материализм в принципе допускает представление о вечном изменении природы, но это, по их мнению, проходит только по «замкнутому кругу».

Но деистический материализм Ламарка был несколько иной. Прежде всего, он опирался на огромный естественно-научный материал и поэтому Ламарк признавал идею закономерного исторического развития живой природы. По его мнению, жизнь – явление целиком материальное, вытекающее из определенной организации материи и ее движения. Поэтому для жизни, прежде всего, необходима материальная структура и особая причина – «возбудитель», проникающий в организм из внешне среды и «оживляющий» их. Носители активного начала по Ламарку – материальные же частицы - флюиды, которые являются посредниками между теми или иными взаимодействующими телами. Действие же возбудителей Ламарк объяснял механистически: флюиды из окружающей среды проникают в организм и вызывают в нем различные изменения.

Ламарк считал, что живое в простейших формах возникает из неживого с помощью флюидов, воздействующих на вещества, способные «организовываться» и превращаться в первичные зачатки жизни. При этом предполагалось, что первичные растения и животные возникают из материи, организованной различным образом, что и предопределяет различные пути их эволюционного развития.

Таким образом, отправной точкой эволюционного процесса по Ламарку явилось самозарождение, а развитие жизни от простого к сложному вытекало из основных свойств, которыми природа наделила живые существа, и из непрерывного взаимодействия организмов со средой.

Исходя из этих воззрений, основываясь на них, Ламарк постепенно склоняется к представлению о безграничном изменении видов в природе. Об этом свидетельствуют следующие факты:

- между двумя видами существуют промежуточные разновидности;
- границы между видами подвижны и становятся очевидней при расширении знаний о видах;
- видовые формы изменяются в экологическом и географическом аспекте.

Эти факты указывают на то, что виды находятся в состоянии движения, то есть постепенно изменяются, превращаясь в другие виды. При этом, по Ламарку, виды неразрывно связаны со средой, в которой они обитают и могут быть относительно постоянными до тех пор, пока не изменится среда. Кроме того, рассматри-

вая изменяемость видов, необходимо учитывать могущественный фактор времени, имеющий большое значение в становлении новых признаков организмов.

Основные положения эволюционного учения Ламарка.

Все живые формы не существовали извечно, а возникли в определенное время. Первые организмы произошли путем самозарождения из тел неорганической природы. Флюиды придают живой материи качество организмов, способных к реакциям на влияние факторов среды, к обмену веществ, к жизнепроявлениям, к развитию и превращениям.

Ход развития природы – от простого к сложному. Поэтому классификация организмов растительных и животных форм не может быть произвольной. Она должна отображать действительный порядок природы, то есть изображать процесс развития от низших форм к высшим, осуществляться по принципу градации.

Принцип градации. Градации – это ступенеобразное повышение уровня организации, где ступени представляют собой все систематические группы растительного и животного мира, то есть лестницу существ. По мнению Ламарка, градационный процесс, или развитие жизни от низших форм к высшим, составляет наиболее характерную особенность эволюционного процесса, его ведущую черту, его главное направление.

Ламарк считал, что «создав с затратой огромного времени всех животных и все растения, природа образовала в том и другом царстве настоящую лестницу в смысле все возрастающей сложности организации живых тел». В частности, градационный ряд животных форм Ламарк изобразил следующим образом:

Ступени	Классы
I	1. Инфузории 2. Полипы
II	3. Лучистые 4. Черви
III	5. Насекомые 6. Паукообразные
IV	7. Ракообразные 8. Кольчецы
V	9. Усоногие 10. Моллюски
VI	11. Рыбы 12. Рептилии 13. Птицы 14. Млекопитающие

Основной причиной процесса градации (развития от низших форм к высшим) Ламарк считал присущее организмам постоянное стремление к усложнению и совершенствованию организации. Он утверждал, что градация живых существ выражает собой общий порядок природы, «насажденный верховным творцом», а тенденция к осуществлению этого общего порядка заложена в каждом индивидууме в виде его врожденной способности к усложнению организа-

ции. Таким образом, в решении этого вопроса Ламарк всецело стоял на почве деистических представлений.

Приспособительная эволюция. Однако процесс ступенчатого повышения организации может быть прослежен лишь от класса к классу. Каждый класс есть новый шаг развития, новая организация, более высокая, чем организация предшествующего класса. Внутри классов правильной градации нет. Здесь градация нарушается под влиянием внешних факторов, которые вынуждают виды изменяться и уклоняться от идеального порядка природы приспособительно к окружающим условиям. Таким образом, приспособительная эволюция по Ламарку сопровождает и нарушает градацию.

Приспособительная эволюция, согласно Ламарку, осуществляется следующим образом.

1) Изменение условий среды влечет за собой изменение потребностей организмов и выработку у них новых привычек.

2) Упражнение и неупражнение органов в соответствии с новыми потребностями и привычками приводит к изменению этих органов (*I закон Ламарка*).

3) Возникшие изменения передаются поколениям по наследству (*II закон Ламарка*).

4) Приобретенная таким образом организация соответствунт новым потребностям в новых условиях, то есть является приспособительной.

Отсюда вытекает, что приспособительная организация появляется благодаря врожденной способности изменяться так, как требуют условия среды. Она оказывается именно той, которая необходима в данных условиях, то есть по существу обладает некой изначальной целесообразностью.

При этом Ламарк считал, что изменения высших животных и растений происходят по-разному. Растения воспринимают изменения условий, так сказать, непосредственно – через свой обмен веществ с внешней средой (с усваиваемыми минеральными соединениями, водой, газами и светом). Согласно Ламарку, если семя какого-либо лугового растения, растущего в низинах, будет случайно занесено на сухую, каменистую возвышенность, то, приспособиваясь к новым условиям, потомство этого семени превратится в новую разновидность. У лютика *Ranunculus aquatilis*, растущего в воде, подводные листья рассечены на тонкие волосовидные доли, а листья, находящиеся на поверхности воды, широкие и округлые, разделенные на простые лопасти. В то же время у родственного *Ranunculus hederaceus*, растущего на влажной почве, листья не разделены на тонкие доли. Ламарк считал, что при попадании семян первого вида не в воду, а на влажную почву, из них вырастают растения второго вида.

Высшие же животные способны к внутреннему чувству и проявлению воли в различных обстоятельствах, вынуждающих их к определенным действиям. Этим он утверждал, что внутренний фактор имеет особое значение в эволюции высших животных. Ламарк распространил эту идею на процесс образования новых органов. Он считал, что во время приступов гнева, особенно частых у самцов, их внутренне чувство своим напряжением направляет сильнее жидкости ко лбу, где и происходит образование рогов». Как примеры, иллюстрирующие это положение, Ламарк называл удлинение шеи и передних конечностей у жирафа, удлинение шеи у водоплавающих птиц и т.п. По этой же или сходной при-

чине исчезает то, что не нужно, например крылья у бескрылых насекомых, глаза у слепышей, утрата способности к полету у домашних птиц.

Трактовка причин эволюции. Таким образом, органическая эволюция по Ламарку осуществляется следующим образом:

Низшие организмы возникают из тел неживой природы путем самозарождения. Затем в результате постепенных изменений они совершенствуются, и в ходе превращения определяется 2 основных направления развития – градация и приспособление к условиям внешней среды.

Градационный процесс – главное направление эволюции - обеспечивается врожденным стремлением органических форм к повышению организации. Этот процесс самостоятелен, автономен и совершается в силу установленного творцом порядка природы.

Он сопровождается другим, более частным процессом приспособления к условиям существования, который происходит внутри классов и у высших форм осуществляется под косвенным, а у низших – под прямым влиянием факторов среды. Приспособительный процесс разнообразит частные видовые и родовые признаки, но он не меняет их сущности – врожденного стремления к повышению организации – и не отражается на главном направлении эволюции, то есть на градационном процессе. Существование в настоящее время и низших и высших форм жизни Ламарк объяснял постоянным самозарождением: низшие существа (одноклеточные) недавно возникли и еще не успели продвинуться по пути градации.

Таким образом, движущими силами эволюции по Ламарку являются заложенные в организмах стремление к совершенствованию и врожденная (предзаложенная) возможность изменяться так, как того требуют условия среды.

Представления Ламарка о виде. В основу эволюционного учения Ламарка положен правильный взгляд о безграничной изменчивости видов, которое рассматривается как проявление всеобщего закона природы. Однако, развивая этот взгляд, Ламарк начинает отрицать реальность видов и других систематических единиц (родов, семейств, порядков, классов и т.д.), считая, что они являются искусственными категориями, изобретенными учеными для того, чтобы удобней классифицировать растения и животных. В природе же, по его мнению, существует только цепь непрерывно меняющихся особей с нечувствительными переходами, а разрывы (хиатусы) в этой цепи имеются в силу недостаточности материала, которым мы располагаем. Виды, сточки зрения Ламарка, изменяются и образуют временные непостоянные величины. Тем не менее, несмотря на очевидную неверность, это не помешало Ж. Б. Ламарку высказать оригинальные мысли по поводу органической эволюции.

Общая оценка и критический анализ учения Ламарка. Анализируя положительные стороны эволюционного учения Ж.Б. Ламарка, следует отметить следующее.

1. Прежде всего, учение Ламарка отличается целостностью. В самом деле, учение о самозарождении, идея лестницы существ, представления о плавном превращении видов, мысли об их образовании под влиянием местных причин и в результате скрещивания были распространены задолго до Ламарка, но в разрозненном виде. Ламарк же нашел основной принцип, соединяющий эти разроз-

ненные элементы. Всех их он рассматривал в свете представлений об общем историческом порядке вещей. В основу учения Ламарк положил совершенно правильный вывод о безграничной изменчивости видов, которая рассматривается как проявление всеобщего закона природы. Исходя из этого, Ламарк поднимает почти все основные проблемы эволюционной теории:

- он рассматривает предпосылки эволюции – это изменчивость и наследственность;

- пытается дать причинное объяснение эволюционному процессу – это учение о порядке в природе, принцип градации, а также учение о прямом и косвенном влиянии факторов среды.

2. Весьма важное значение имеет принцип градации, отражающий прогрессивное развитие живого от простого к сложному. В основе – это та же «лестница существ». Но лестница Ламарка глубоко отлична от «лестниц» других авторов. Лестница до Ламарка читалась сверху вниз – от человека до простейших. Ламарк первым понял, что ряд этот не нисходящий, а восходящий, читаемый от низших к высшим, и что лестница существ отражает эволюцию, то есть процесс развития по пути усложнения организации.

У Ламарка каждая ступень означает собой качественно новую организацию, причем не изолированную, а преемственно связанную с предшествующей организацией и из нее происходящую. Таким образом, учение о природе становится для Ламарка учением о ее развитии. Животный и растительный мир рассматривается в историческом аспекте. Поэтому система животных, предложенная Ламарком, представляла огромный шаг вперед, так как строилась на основании следующего положения: *«При распределении произведений природы мы уже не властны расположить общий животный и ли растительный ряд по личному усмотрению. Мы должны сообразоваться во всем с естественным порядком природы».*

3. Весьма важным для эволюционных представлений было положение Ламарка о приспособительном характере изменчивости и эволюции видов. Этим Ламарк доказывал, что виды не просто отображают многообразие природы, не просто изменяются в любом направлении произвольно. Виды находятся в состоянии постоянного приспособления к изменяющимся условиям среды. Это очень прогрессивный взгляд.

4. Несомненной заслугой Ламарка является мысль о наследственном закреплении новоприобретенных признаков и необратимости развития, без чего процесс видообразования немислим. Все это осуществляется под влиянием фактора времени. Все биологи до Ламарка смотрели на изменимость форм под влиянием среды лишь как на местный, не имеющий глубоких последствий процесс. При прекращении действия фактора внешней среды, по их мнению, измененная форма возвращается в исходное состояние. В этом их коренное отличие от взглядов Ламарка. Ламарк в своем учении не трансформист, а эволюционист. Тем не менее, в своих взглядах Ламарк не смог полностью освободиться от механистических и телеологических воззрений на развитие природы, столь характерных для науки XVIII в. Это привело к целому ряду ошибок в его эволюционном учении:

1) Идеалистическая трактовка причин градации – отделение приспособительного процесса от главного направления эволюции. По его представлениям, главная линия эволюции – повышение организации – градация – не связана с воздействием среды и поэтому и с приспособительным процессом. Повышение организации в теории Ламарка – автономный, целеустремленный процесс, независимый от отношений организма к среде. Он предустановлен верховным творцом. Таким образом, процесс эволюции Ламарк отрывает от его причинной основы. Он не видел того факта, что повышение организации – есть одна из форм приспособительного процесса, а не что-то независимое от нее. Ламарк не полностью выявил главную особенность органической эволюции – ее приспособительный характер. Приспособительный процесс по Ламарку лишь сопровождает эволюцию (градацию), но не является ее сущностью, ее главным двигателем.

2) Учение Ламарка телеологично. Это особенно ярко сказывается в его трактовке процесса приспособлений. Он рассматривал приспособление как результат врожденной способности живых существ изменяться так, как нужно в данных условиях, то есть приспособительно. Иначе говоря, животные и растения будто бы обладают изначальной, врожденной целесообразностью. Как видим, этим Ламарк отождествляет, ставит знак равенства между «изменением» и «приспособлением», считает, что любое изменение уже есть приспособление. Однако изменение – это генетико-физиологический процесс, явление, а приспособление – явление историческое. Смешивая их, Ламарк механистически сводит процесс приспособления к процессу изменчивости. Кроме того, ошибки Ламарка заключаются в неправильном представлении наследования приобретенных признаков и способности организмов изменяться в полном соответствии с измененными условиями обитания, в отрицании реального существования видов.

Таким образом, Ламарк так и не смог разрешить на чисто научной основе наиболее важные проблемы эволюционной теории, а именно:

- причины возникновения приспособлений в организации живых форм;
- причины органической эволюции в целом;
- причины, по которым виды, эволюируя, в то же время обособлены друг от друга, реальны.

Поэтому систему взглядов Ламарка следует считать эволюционным учением, а не эволюционной теорией, так как ему не удалось вскрыть истинную движущую силу эволюции живой природы. Учение Ламарка насыщено элементами эволюционизма, что имело огромное значение в подготовке эволюционной теории. Однако недостаточная обоснованность и большое количество чисто умозрительных заключений вместо фактического доказательства ряда вопросов, исключало признание и полную победу учения Ламарка над креационизмом начала XIX века и объясняет столь холодный прием, который оказали идеям Ламарка в то время. Ученых – материалистов ламарковское истолкование эволюции удовлетворить не могло, а идеалистов вполне устраивало библейское предание о сотворении мира. Указанные проблемы смог решить только Ч. Дарвин через 50 лет.

Лекция 4. Научные и общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма.

Проблемы, которые не смогли решить многие естествоиспытатели 18 века, в том числе и Ламарк, блестяще решил Ч. Дарвин. Это стало возможным благодаря тому, что к концу первой половины 19 века были созданы все основные предпосылки к возникновению теории эволюции. Главнейшими из них были общественно-исторические условия в Англии в этот период, состояние естествознания и особенности сельскохозяйственной практики.

Общественно-исторические условия в Англии первой половины XIX века.

В этот период в Англии усиленно развивалось капиталистическое общество, которое было заинтересовано и способствовало бурному развитию эмпирического направления в науке. В это время появилось ряд политико-экономических идей, из которых наибольшее влияние на формирование теории Дарвина имели взгляды Адама Смита и Томаса Мальтуса.

Адам Смит (1723 – 1790) в своем труде «Исследование о природе и причинах богатства народов», исходя из укоренившейся тогда идеи о естественных законах, создал учение о «свободной конкуренции». По Смиту двигателем свободной конкуренции является «естественное своекорыстие» или «естественный эгоизм» человека, а отсюда и народов, что и служит источником национального богатства. Неприспособленные в процессе свободной конкуренции устраняются. Эта идея конкурентных отношений, характерных при переходе к капитализму, повлияла, как это ни парадоксально, и на формирование представлений о развитии живой природы.

Еще большее значение для этого имели идеи Томаса Мальтуса (1766 – 1834), изложенные им в работе «Опыт о законе народонаселения» (1792). Согласно Мальтусу, человеческое население возрастает в геометрической прогрессии ($b_n = b_1 q^{n-1}$), а средства для его существования в арифметической - $b_n = (b_{n+1} + b_{n-1})/2$. В результате неизбежного перенаселения возникает нехватка средств существования. Мальтус объявлял это «естественным законом природы». Поэтому считалось, что его действие можно ограничить лишь искусственным уменьшением численности населения, в противном случае природа сама восстановит равновесие при помощи «естественных орудий» - голода, болезней и т.д., резко повысив интенсивность конкуренции.

Таким образом, на родине Дарвина в первой половине XIX века в результате бурного развития капитализма были широко распространены: идея свободной конкуренции; естественной гибели неудачных конкурентов; учение о перенаселении. Эти 3 идеи натолкнули Дарвина на гипотезу существования некоторых аналогий в природе и способствовали созданию эволюционной теории.

Состояние естествознания первой половины XIX века.

Состояние биологической науки в этот период тоже во многом способствовало появлению эволюционной теории. Основное значение имело энергичное накопление описательного материала и создание на базе этого важных обобщений и закономерностей, имевших в последствии огромное значение в обосновании эволюционной теории. Важнейшими из них были:

- 1) представления об изменчивости видов;
- 2) понятие о естественных группах;
- 3) идея о единстве плана строения.
- 4) представление о смене форм и нарастании в последовательных геологических горизонтах сходства в строении вымерших форм с современными;
- 5) представление об историческом развитии земной коры;
- 6) эволюционное учение Ламарка;
- 7) фактическое доказательство зародышевого сходства систематически далеких друг от друга животных (законы Бэра);
- 8) зарождение биогеографии и экологии;
- 9) клеточная теория.

С некоторыми из этих обобщений мы уже знакомы на предыдущих лекциях. Поэтому здесь остановимся на следующих.

Успехи систематики, учение о естественных группах. Идея о естественных группах среди систематиков начала XIX века осуждается все чаще. Интереснейшие исследования приводят к быстрому развитию учения о естественной системе. Как мы уже знаем, этому не в малой степени способствовал Ламарк. Термины «позвоночные», «беспозвоночные» введены им. Но еще большее значение имели работы крупнейшего зоолога первой половины XIX века, основателя сравнительной анатомии и палеонтологии французского ученого Жоржа Кювье (1769 -1832). Кювье – один из наиболее ярких представителей метафизического естествознания. Он целиком отвергал принцип исторического развития и не признавал идеи изменчивости видов. Но объективно и независимо от его личных взглядов он в значительной степени содействовал подготовке фактической базы эволюционной теории.

Прежде всего, это касается выяснения границ естественных групп животных. В систематике Кювье применил сравнительно-анатомические исследования и к характеристике систематических групп он привлекал не отдельные признаки, а совокупность признаков, в том числе анатомических. Это привело его к выводу, что каждая естественная группа характеризуется целостной системой всегда закономерно сосуществующих взаимосвязанных признаков – системой, которую можно обнаружить у всех представителей данной группы. Явление закономерного постоянного сосуществования взаимозависимых признаков Кювье назвал корреляцией. Организмы, обладающие одинаковой корреляционной системы, входят в состав одной естественной группы.

Например, у позвоночных следующая корреляционная система: позвоночный столб; заключенный в костные ряды позвонков и лежащий вдоль средней линии тела спинной мозг; две полости тела для внутренностей и красная кровь. Обнаружив у какого-либо животного один из этих признаков, можно с полной уверенностью сказать, что у него есть и остальные.

Следовательно, существуют системы коррелятивно связанных признаков или, как отмечал Кювье, имеется определенный «план композиции» или план строения. Сравнивая строение современных животных с вымершими, Кювье приходит к заключению, что план строения оказывается постоянным во времени. Исходя из этих принципов, Кювье устанавливает для мира животных 4 плана композиции:

- 1) позвоночные (классы млекопитающих, птиц, рептилий, рыб);
- 2) мягкотелые (классы головоногих, крылоногих, брюхоногих, руконогих и усоногих);
- 3) членистые (классы кольчецов, ракообразных, паукообразных и насекомых);
- 4) лучистые (классы иглокожих, кишечных червей, полипов и инфузорий).

Несколько позднее эти 4 плана строения были названы типами. Так Кювье пришел к выводу о существовании 4 изолированных типов, между которыми нет связей и переходов. Эта идея Кювье о 4 типах животных, имеющих определенный «план композиции» оказала прогрессивное влияние на создание естественной системы.

Жорж Кювье высказал также важную закономерность: при переходе от древних геологических отложений к более молодым возрастает сходство вымерших животных с животными современными. Это стало возможным благодаря тому, что в результате палеонтологических исследований Кювье реконструировал большое количество вымерших животных и устанавливает факт смены фаун во времени. Он видел, что сменявшие друг друга фауны частично или значительно различаются между собой. Это послужило Кювье поводом для того, чтобы имевшиеся в природе сдвиги объяснить внезапными катастрофами, которые не изменяли внутреннего состояния организмов и были обусловлены геологическими процессами (опусканием земной коры, извержением вулканов, наступлением моря).

Таким образом, исключительно интересный сравнительно-анатомический и палеонтологический материал Кювье обобщал с метафизических и креационистских позиций. В результате этого добытый им фактический материал имел огромное значение для обоснования идеи эволюции, но сам Кювье был слишком далеко от этой идеи и был ярким противником трансформизма и эволюционизма. Это особо проявилось в его споре с представителем позднего трансформизма Этьен Жофруа Сент-Илером (1772 -1844).

Сент-Илер, выдающийся зоолог и трансформист, на основе сравнительно-анатомических исследований приходит к идее единства «плана строения». В отличие от Кювье, который признавал единство плана только в пределах определенного типа животного царства, Сент-Илер создает универсальное учение, защищающее мысль о том, что все животные построены по единому структурному плану и что их различия, как бы они глубоки не были, лишь вариации этого общего плана. При этом Сент-Илер отстаивает «принцип взаимосвязи, взаимоотношения органов». По его мнению, единственным критерием для сравнения различных животных должно быть взаимное расположение органов, а критерий функции и формы их относителен, так как одни и те же органы могут выполнять различные функции (гомологичные органы) и, наоборот, одну и ту же функцию часто выполняют разные органы (аналогичные органы).

Идею единства плана строения или организации, Сент-Илер распространил на весь животный мир. Первоначально это касалось только позвоночных. Но изучив беспозвоночных, он стал защищать мысль о единстве плана строения представителей всех типов животного царства. Он сравнивал, например, позвон-

ки с хитиновым покровом насекомых, считая, что насекомые являются трансформированными позвоночными, у которых скелет переместился наружу и они ходят на ребрах.

Такое широкое, абстрактное и произвольное толкование единого плана совершенно противоречило конкретным фактам и вскоре привело к знаменитому спору между Сент-Илером и Кювье. Сент-Илер защищал идею всеобщности единства плана, а Кювье ограничивал единство композиции пределами типа, указывая, что разные типы обладают разными планами строения. Возражая Кювье, Сент-Илер высказывал ряд ценных мыслей, но их обоснованность была примитивной. Он пытался доказать, что между типами животного мира не существует пропастей, и они могут изменяться. Он, в отличие от Кювье, считал, что организмы не преследуют каких-либо целей. Птица вовсе не создана для полета, а летает потому, что имеет соответствующую организацию. Он также отстаивал мысль о беспредельной возможности новообразований в сочетании с единством организации.

Хотя в споре победил Кювье, но в общей исторической перспективе идеи Сен-Илера, несомненно должны расцениваться как очень важные предпосылки для разработки эволюционной теории, хотя ее он, конечно, не создал, оставаясь сторонником идеи ограниченной изменяемости видов.

Так как XIX век означал начало стихийно-диалектического периода в развитии естествознания, то даже ученые, субъективно далекие от подлинной эволюционной теории, в то же время объективно подготавливали почву для защиты этой теории. Так в работах английского анатома Р. Оуэна (1804-1892) – креациониста по убеждению, выдвигалась идея архетипа – первоначального типа, за счет которого развились все видимые формы животных. Им разработано также плодотворное учение об аналогичных и гомологичных органах. Гомологичные органы – одни и те же органы у разных животных независимо от функции и формы (ласт, крыло, рука). Аналогичные органы – часть тела или орган животного, имеющий ту же функцию, что и другой орган у другого животного (крыло птицы и крыло бабочки). Учение о гомологии впоследствии сыграло огромную роль в обосновании эволюционных представлений. Идея единства плана и идея гомологии развивались также в ботанике (Декандоль, Гофмейстер и др.).

Представления об историческом развитии Земли. Осознать, что природа не просто существует, а находится в становлении и развитии, помогла геология. Чарлз Лайель (1797 – 1875) в трехтомном труде «Основы геологии» (1831 - 1833) развил униформистскую теорию. Согласно этой теории, изменения земной коры происходят под влиянием одних и тех же естественных причин (климат, вода, вулканические силы, органические факторы) под влиянием фактора времени. Поэтому не может быть и речи о каких-либо катастрофических изменениях лика Земли. Под влиянием продолжительного действия естественных факторов происходят изменения, связывающие геологические эпохи переходными периодами. Лайель, изучая осадочные породы, ясно показал и преемственность органического мира. Он разделил третичное время на три периода: эоцен, миоцен, плиоцен и установил, что если в эоцене жили особые органические формы, существенно отличавшиеся от современных, то в миоцене уже имелись формы, близкие к современным. Следовательно, органический мир изменялся постепен-

но. Однако дальше мысль об историческом развитии организмов Лайель развить не смог.

Развитие сравнительной анатомии и эмбриологии. В первой половине XIX века эмбриологи выдвинули идею о параллелизме развития животного царства и эмбрионов высших животных. Немецкий анатом Иоганн Меккель (1881 – 1833) в 1821 г. указал, что «организмы тем проще, чем ближе они стоят к моменту своего возникновения» и что «развитие отдельного организма совершается по тем же законам, что и развитие всего ряда животных», т.е. высшее животное в главных чертах своего развития проходит ниже его стоящие ступени. В 1828 г. Крупнейший эмбриолог Карл Максимович Бэр (1792 – 1876) в работе «Об истории развития животных» на основе сравнительного изучения зародышевого развития представителей различных классов позвоночных приходит к выводам:

1) общее у зародыша образуется раньше, чем специальное, т.е. у зародыша вначале появляются признаки типа, затем класса, отряда, рода, наконец, вида и особи;

2) зародыши животных различных классов на первых этапах развития сходны, но затем постепенно отклоняются друг от друга;

3) зародыши никогда не бывают на взрослые формы других животных, а похожи только на их зародышей. Это обобщение Бэра вошло в историю науки под названием «закона зародышевого сходства». Следует отметить, что под влиянием работ К. Бэра систематики первой половины XIX века начали понимать, что для определения данной формы в системе важно знать ранние стадии ее эмбрионального развития. Эмбриологические данные стали использоваться для выяснения элементов сродства и построения естественной системы. Все эти факты позднее сыграли большую роль в обосновании эволюционной теории.

Возникновение биогеографии и усиление экологических аспектов в изучении природы.

В первой половине XIX века начинается детальное изучение географического распространения организмов, появляется большое количество фаунистических и флористических работ, развивается земледевие. Все это способствовало развитию биогеографии и зарождению экологии, первые обобщения которых имели большое значение для обоснования идеи эволюции. К примеру, в 1807 г. Немецкий натуралист А. Гумбольдт (1769 – 1859) высказывает мысль о зависимости географического распространения организмов от условий существования. Английский зоолог Э. Форбс (1815 – 1854) в 1846 г. развил идею о центрах происхождения видов, оставаясь на позициях теории творения. При этом он сравнивал фауну Британских островов с фауной европейского континента, т.е. анализировал биогеографические факты в историческом аспекте. Это позволило конкретизировать понятие о зоогеографических областях и доказать значимость сравнительного изучения их, ведь сравнительный анализ фаун различных областей ставил перед биогеографами общую проблему о причинах различий и сходства между ними.

В это время появляются и элементы экологии – науки о связи организмов с абиотическим и биотическим окружением. Сам термин «экология» отсутствовал, но уже отстаивалась необходимость изучать закономерности связи организмов с окружающей средой. Большой вклад в развитие данной идеи внесли рус-

ские ученые К. Ф. Рулье (1814 – 1858), С. С. Куторга (1805 – 1861), Н. А. Северцов (1822 – 1865). Например, Н.А. Северцов, исходя из своих представлений о приспособленности существующих видов к конкретным условиям среды, рассматривал видообразование как адаптивный процесс.

Особенности сельскохозяйственной практики в этот период. К третьей группе предпосылок дарвинизма относят состояние сельского хозяйства в Англии первой половины XIX века. В это время широко распространяется возникшая ранее идея селекции и метод отбора. Широко применяется для получения новых форм растений скрещивание. Среди этих работ следует отметить работы И. Кельрейтера (1733 – 1806), О. Сажрэ (1763 – 1851), Г. Найта (1759 – 1838), А. Вильморена (1816 – 1860), которые доказали, что при наличии определенного исходного материала можно в сравнительно короткий срок методом отбора создать новые сорта растений и породы животных.

Некоторые селекционеры этого периода (Лекустер, Патрик, Шейриф, Галлет, Бэквелл, Коллинз и др.) пытались даже теоретически обосновать отбор, видя его могущество на практике. Это существенно сказалось на формировании у Дарвина идеи эволюции, так как, опираясь на результаты селекционной работы как на своеобразную модель, он смог в дальнейшем перейти к анализу процесса видообразования в природе.

Таким образом, развитие науки, практики и производственных отношений в конце XVIII – начале XIX века достигли очень высокого уровня. Начался стихийно-диалектический период в развитии естествознания, создавший все предпосылки и породивший теорию эволюции, которую создал гениальный Чарлз Дарвин. В этой теории впервые чисто научно решены вопросы о причинности и механизмах эволюции.

Формирование эволюционных взглядов Ч. Дарвина (по материалам автобиографии). Чарлз Дарвин родился 12 февраля 1809 года в Англии в г. Шрюсбери в семье врача. Школьные годы прошли под знаком увлечения естествознанием. В 16 лет (1825 г.) – студент-медик Эдинбургского университета. Опять натуралистические экскурсии, знакомство с теорией эволюции Ламарка. 1828 г. Ч. Дарвин переведен в Кембриджский университет, где он готовился стать пастором. За 3 года пребывания в Кембридже Дарвин углубил свои натуралистические познания, чему не в малой степени способствовало близкое общение с двумя профессорами – ботаником Дж. Генсло и геологом А. Седжвиком.

В 1831 году при содействии Дж. Генсло Ч. Дарвин был зачислен в качестве натуралиста в состав экипажа британского военного брига «Бигл» (Гончая собака) и отправился в кругосветное путешествие, которое, как говорил сам Дарвин, «было самым важным событием моей жизни, определившим всю последующую деятельность». Отправляясь в кругосветное путешествие, Дарвин еще не разделял идею эволюции, а склонялся к метафизическим представлениям о живой природе, хотя ему и был известен исторический подход Лайеля в геологии и эволюционное учение Ламарка. В период путешествия завершается формирование его как пытливого натуралиста. Результаты первичной обработки собранных материалов подводят его к материалистическому мировоззрению. Об этом он сам говорил в «Автобиографии».

Рассмотрим кратко те факты, которые в наибольшей степени способствовали развитию у Дарвина идеи эволюции.

В долине р. Парана (Бразилия) Дарвин исследует скопление костей вымерших животных и устанавливает, что причиной вымирания была жестокая засуха, а не всеобщая катастрофа. При раскопках в районе Байя-Бланка (Южная Америка) Дарвин обнаруживает остатки вымерших форм млекопитающих (милодона, таксодона, мегалоникса и др., относящихся к древним неполнозубым) и, сопоставляя их с представителями современной фауны, убеждается в существовании тесного родства между вымершими и живущими животными Южной Америки – ленивцами, муравьедами, броненосцами. Некоторые ископаемые поразили его тем, что совмещали в себе признаки даже нескольких современных отрядов. Эти факты свидетельствовали о связях между формами геологического прошлого и современными. Дарвин не сомневался, что это *«прольет когда-нибудь больше света на вопрос о появлении и исчезновении организмов на земной поверхности, чем другие факты»*.

Сравнивая фауну Южной и Северной Америки, Дарвин уже в путешествии пытался понять причины их различия. Рассматривая эти фауны в изменении и в соотношении с геологическим прошлым, он пришел к предварительному выводу: в прошлом Северная и Южная Америки по характеру фауны были ближе друг к другу. Впоследствии в районе Южной Мексики возникла непреодолимая горная преграда, изолировавшая фауны на долгие времена. Следовательно, различия между этими фаунами – результат естественных процессов.

Особо интересный материал Дарвин собрал на Галапагосских островах и островах Зеленого Мыса. Прежде всего, он отметил, что галапагосская фауна сходна с фауной Южной Америки, а фауна островов Зеленого Мыса – с фауной Африки. У Дарвина возникает предположение, что фауны этих островов – изменившиеся потомки американских и африканских форм. Кроме того, на островах этих архипелагов наблюдается поразительная изменчивость в пределах одного вида (для каждого острова характерна своя форма вьюрка, но все они образуют одну естественную группу) (рис.4.2). Эти факты явно противоречили теории творения. В смятении мыслей и чувств Дарвин пишет в записной книжке: «Зоология архипелага вполне заслуживает исследования, ибо такого рода факты подорвали бы неизменность видов... Собираение всех подобных фактов помогло бы подтвердить или опровергнуть мое мнение, что родственные виды происходят от общего корня». Таким образом, еще в 1835 году Дарвин впервые говорит об эволюционном развитии природы.

После возвращения в Англию в 1836 г. Дарвин тщательно обрабатывает собранный материал, публикует работы по итогам путешествия. С 1837 г. Дарвин в своих рабочих записях постоянно высказывает идею эволюции организмов. В 1838 г. Он знакомится с теорией Мальтуса, и у него появляются более четкие формулировки мыслей о борьбе за существование. Только в 1844 г. Дарвин посвящает в свои мысли ботаника Дж. Гукера. К этому году он уже полностью оценил значение для своей теории сельскохозяйственной практики. В очерке 1844 г. (кратком(!) на 235 с.) Ч. Дарвин уже дает полное изложение эволюционного учения: он подробно рассматривает изменчивость, наследствен-

ность, принцип искусственного и естественного отбора, доказательства эволюции. Но очерк не публикует, считая его сырым.

В 1856 г. Он завершает поиски основных звеньев эволюционной теории, но опять не спешит с публикацией. В 1858 г. Он получает очерк английского натуралиста Альфреда Уоллеса (1823 – 1913) «О наклонности разновидностей безгранично удаляться от первоначального образца», в котором выдвигалась идея о борьбе за существование и естественном отборе. По настоянию Лайеля и Гукера одновременно с очерком Уоллеса в журнале Линнеевского общества были направлены выдержки из очерка Дарвина «Об изменении органических форм в естественном состоянии; о естественных способах отбора; о сравнении домашних рас с истинными видами». В этом же году оба очерка были опубликованы, но не вызвали интереса у научной общественности. В 1859 году выходит из печати книга Ч. Дарвина «О происхождении видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Позже книга была названа «Происхождение видов». Она содержала полное изложение эволюционной теории Ч. Дарвина, где автор не ограничился лишь установлением факта эволюции, а вскрыл причины ее. При этом надо отметить, что Дарвин ни разу не употребил термин «эволюция». Весь тираж (1250 экз.) разошелся в один день – **24 ноября 1859 года.**

Все его дальнейшие работы – развитие его эволюционных идей:

1868 г. – «Изменение домашних животных и культурных растений»;

70-е годы – ряд важных ботанических статей;

1871 г. – «Происхождение человека и половой отбор»;

1872 г. – «О выражении ощущения у человека и животных»;

1881 г. – «Образование растительного слоя деятельностью дождевых

червей» были как бы оправдательными документами для его «Происхождения видов», так как он считал, что работа написана кратко. Он двинул в ход армию фактов. Никогда публично не защищая свою работу, он сделал это своими дальнейшими работами так, что к концу жизни его теория стала общепринятой.

17 апреля 1882 г. Он еще следил за очередным опытом, а 19 апреля великого ученого не стало. Томас Гексли – его друг и сподвижник сказал о нем: «*Чем больше я его знал, тем более он представлялся мне воплощенным идеалом ученого.*»

Лекция 5. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина. Эволюция культурных форм.

Путешествие вокруг света на корабле «Бигль» не прошло для Ч. Дарвина даром. Оно подорвало у него веру в сотворение отдельных видов. Место этой веры заняло убеждение в естественном происхождении видов от иначе организованных предковых форм. По возвращении в Англию он поставил своей задачей разрешить не только вопрос о реальности исторического преобразования видов, но и вопрос о способах и причинах изменения животных и растительных форм. Дарвин устанавливает способ, при помощи которого можно вскрыть причины эволюции: виды эволюируют в процессе приспособления к среде. Следо-

вательно, нахождение причин приспособительной изменчивости видов вскрывает и причины эволюции органических форм. Для разрешения этих вопросов Ч. Дарвин обратил главное внимание на изучение домашних животных и культурных растений. Он пишет: *«В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений представило бы лучшую возможность разобраться в этом темном вопросе. И я не ошибся. Как в этом, так и во всех других запутанных случаях я неизменно находил, что наши сведения об изменении при одомашнивании, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом»*. И Дарвин широко использовал данные практики английского животноводства и растениеводства для обоснования его эволюционной теории. Поэтому учение об эволюции культурных форм и учение об эволюции диких видов – 2 неразрывно связанных части теории эволюции.

Анализируя причины эволюции культурных форм, Ч. Дарвин излагает основные принципы своего учения о происхождении пород и сортов. При этом Дарвин опирался на следующие предположения. Культурные растения и домашних животных по ряду признаков сходны с определенными дикими видами. С точки зрения творения это сходство объяснить нельзя. Наиболее вероятной является гипотеза происхождения культурных форм от диких видов. С другой стороны, было бы ошибочным считать, что введенные в культуру растения и прирученные животные остались неизменными. По-видимому, человек не только выбрал из дикой природы интересующие его виды, но и существенно изменил их в нужном направлении, создав при этом из немногих диких видов большое количество сортов растений и пород животных.

Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости.

Анализируя возможные пути эволюции культурных, Дарвин, рассматривает предпосылки эволюции их – изменчивость.

Дарвин устанавливает, что домашние формы даже внутри какой – либо породы или сорта несходны друг с другом вследствие изменчивости. Изменчивость – это процесс возникновения новых особенностей, приводящий к различию различий между особями и возникающий, как считал Дарвин, под влиянием: а) внешних факторов; б) природы самого организма. Дарвин считал, что формы и характер изменений определяются не столько внешними факторами (температура, влажность, пища и т.д.), сколько природой самого организма, то есть каждый организм реагирует на один и тот же фактор по- своему.

Рассматривая механизм воздействия факторов среды на животное или растение, Ч. Дарвин различал 2 возможных случая:

- факторы среды воздействуют либо непосредственно на всю организацию животного или растения, либо
- косвенно, через воспроизводительную систему организма.

Признавая, что изменения возникают под влиянием среды, Дарвин подчеркивал, что ее воздействие может изменить наследственную природу: а) половых клеток; б) развивающегося зародыша; в) взрослого организма. По его мнению в возникновении изменений большую роль играет скрещивание различных форм. Дарвин считал, что под влиянием скрещивания появляются новые призна-

ки, происходит усиление естественного процесса наследственной изменчивости.

Определив свое отношение к проблеме изменчивости, Ч. Дарвин переходит к анализу возможных форм ее. Он различает следующие формы изменчивости:

Определенная (массовая) изменчивость – изменчивость, возникающая по влиянию какого-либо определенного фактора внешней среды, который действует одинаково на все особи сорта, породы или вида и изменяет их в одном и том же направлении, или словами Дарвина: *«когда все или почти все потомство особей, подвергавшееся известным условиям, изменяется одинаковым образом»*. Это, например, изменение роста в зависимости от количества и качества пищи, изменение волосяного покрова под влиянием климата и т.д. Иначе говоря, определенная изменчивость является массовой, т.е. захватывает все поколения и выражается у каждой особи в одном направлении.

Неопределенная, или индивидуальная изменчивость - проявляется у каждой особи своеобразно, т.е. она единична по своему характеру.

«Мы видим неопределенную изменчивость, - писал Дарвин, - в тех бесконечных, разнообразных незначительных особенностях, которыми отличаются особи того же вида и которые невозможно объяснить унаследованием их от одного из родителей или от более отдаленных предков. Все подобные изменения организации, крайне незначительные или более резко выраженные, проявляющиеся у многих особей, живущих вместе, могут рассматриваться как неопределенные воздействия условий существования на каждый индивидуальный организм, подобно тому, как простуда, действует неопределенным образом на различных людей соответственно сложению их тела или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаление различных органов».

Представление Дарвина о существовании неопределенной изменчивости имело особое значение. Впервые было отмечено, что любая особь – это уникальное и неповторимое явление. По Дарвину именно неопределенные вариации оказываются наследственными, само собой разумеется, что *«изменение не наследственное для нас не существенно»*. Таковыми являются определенные вариации.

Дарвин выделяет и третью форму изменчивости – соотносительная или коррелятивная изменчивость, при которой изменение в каком-нибудь одном органе, является причиной изменений других органов. Эта форма изменчивости объясняется наличием между частями тела соотносительных, или коррелятивных связей. Например, у собак с плохо развитым шерстным покровом обычно недоразвиты зубы; голуби с оперенными ногами имеют перепонки между пальцами, у голубей с длинным клювом обычно длинные ноги, белые кошки с голубыми глазами, как правило, глухи.

Определив формы изменчивости, Дарвин приходит к заключению: для эволюционного процесса важны лишь наследуемые изменения, так как только они могут накапливаться (под контролем отбора) из поколения в поколение. В связи с этим особое значение приобретает неопределенная изменчивость.

Анализ происхождения пород домашних животных и сортов культурных растений.

Наличие наследственной изменчивости подтверждается фактами огромного многообразия пород и сортов, весьма сильно отличающихся друг от друга. Дарвин опровергает представление о том, что каждый сорт или порода имеют собственную исходную форму и доказывает, что многочисленные сорта и породы являются потомками немногих или даже одного измененного вида. Особенное внимание Ч. Дарвина в этом отношении привлекли породы домашних голубей. Прежде всего, домашние голуби необычайно разнообразны. Число хорошо выраженных пород голубей, которые были известны Дарвину, свыше 150, а вообще их насчитывается несколько сотен. Различные породы чрезвычайно отличаются друг от друга. При этом эти различия касаются не только внешности, т.е. общих пропорций, цвета и характера оперения, но и глубоко захватывают всю организацию. Весьма различны длина клюва, конечностей, различное число хвостовых перьев (от 12 до 48). Различно даже число позвонков и строение грудины. Дарвин подчеркивает, что различия таковы, что любой орнитолог, найдя эти породы в диком состоянии, признал бы их за самостоятельные виды и даже роды. Однако Дарвин с уверенностью приходит к заключению, что все породы голубей произошли от одного дикого вида скалистого голубя *Columba livia*, который и в настоящее время обитает по берегам Средиземного и Черного морей и по европейскому побережью Атлантического океана. Схема доводов Дарвина при этом была следующей:

1. Только один вид диких голубей – *Columba livia* по многим признакам сходен с породами голубей;
2. Все породы домашних голубей, как и дикий скалистый голубь, не вьют гнезда на деревьях, одинаково ведут себя в брачный период, откладывают не более 2 яиц, одинаково ухаживают за потомством и т.д.;
3. У всех пород голубей встречается окраска дикого скалистого голубя;
4. При скрещивании голубей различных пород у гибридов иногда наблюдаются признаки скалистого голубя;
5. Любые гибриды между любыми породами голубей – плодовиты.

Не менее обстоятельное исследование произвел Дарвин по вопросу о происхождении домашних кур. Сходство по окраске и другим признакам, сходство голоса, легкая приручаемость и плодовитость при скрещивании заставила Дарвина считать родоначальной формой многочисленных, сильно различающихся по фенотипическим и анатомо-морфологическим признакам пород домашних кур лишь один дикий вид Индии и Малайского архипелага – банкивскую курицу *Gallus bankiwa*. В то же время, Дарвин не исключает и возможность происхождения пород животных от нескольких диких видов. Например, для собак Дарвин принимает происхождение от двух видов - волка и шакала. Одновременно он подчеркивает, что различие между исходными дикими видами, конечно, были гораздо менее значительными, чем различия между такими крайними формами домашней собаки, как борзая, бульдог, сенбернар, шпиц, пудель. Породы свиней выведены из двух диких видов – *Sus scrofa* и *Sus vittatus*. Разнообразные породы домашней овцы выведены по всей видимости из 2 -3 диких видов, породы крупного скота – от 2 видов (тур в Европе). Бесспорно, что и культурные растения происходят от небольшого числа видов. Например, сорта капусты произошли от дикой *капусты* - *Brassica oleracea*.

Но тогда объяснить столь большое различие между породами и сортами, произошедшими от одного предка только изменчивостью, проявляющуюся в мелких незначительных изменениях нельзя. Внимательное изучение различий между породами и сортами показывает, что, например, сорта капусты различаются по листьям и, в то же время цветы различных сортов капусты почти неотличимы друг от друга. В то же время Анютины глазки, столь богатые оттенками цветов окраски их лепестков, имеют практически одинаковые листья. Это значит, что породы и сорта отличаются по признакам, интересующим человека (в капусте листьями, у анютиных глазок – цветками). Именно по таким признакам и происходит дифференцировка сортов и пород с явным участием человека. *«Ключ к объяснению, - пишет Дарвин, - заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора: природа доставляет последовательные изменения; человек слагает их в известных, полезных ему направлениях».*

Анализируя эти факты, Дарвин подчеркивает, что изменение еще не есть приспособление, что если какое-либо изменение и возникает под влиянием внешних факторов и упражнений, то оно далеко не всегда носит приспособительный характер. Поэтому приспособление качественно отлично от простого изменения. Причина приспособления кроется, по Дарвину, в очень важном факторе – искусственном отборе.

Учение об искусственном отборе. Методический и бессознательный отбор. В чем же заключается механизм пороодообразующего и сортообразующего действия искусственного отбора? Дарвин понимал это так:

1. В стаде скота, в голубиной стае или в поле человек среди многих особей живых существ подмечает отдельное животное или растение, обладающее каким-либо, хотя и мелким, незначительным изменением, но таким, которое нужно человеку.

2. Такие изменившиеся особи отбираются человеком в качестве производителей (подбор производителей).

3. Производители скрещиваются, а в их потомстве снова проводится подбор тех особей, которые унаследовали отбираемый признак.

4. Новый признак из поколения в поколение усиливается, так как человек методически отбирает на племя тех производителей, у которых избранный признак выражен резче.

5. В то же время человек не только усиливает отбираемый признак, но, скрещивая различных производителей, комбинирует в одном животном или растении ряд хозяйственно полезных признаков.

6. Методически проводимый из поколения в поколение отбор постепенно усиливает и накапливает последовательные изменения.

7. В силу закономерностей соотносительной (коррелятивной) изменчивости отбор косвенно ведет к перестройке и других признаков.

В итоге с течением времени данная порода или сорт подвергаются коренной перестройке, то есть превращается в новый сорт или породу. Наряду с отбором или селекцией полезных для себя форм человек применяет браковку, истребление или элиминацию негодных форм, чтобы устранить их от скрещивания, изолировать от производителей. Селекция и элиминация в их постоянном

единстве и взаимодействии составляют сущность методического искусственного отбора.

Казалось бы, этому противоречит тот факт, что домашние животные выведены были еще доисторическим человеком, когда вряд ли могла идти речь о методическом, сознательном отборе. Однако Ч. Дарвин указывает на весьма вероятное при этом бессознательного отбора, под которым Дарвин понимал сохранение наиболее ценных для человека особей и уничтожение всех остальных без учета возможных последствий. Бессознательный искусственный отбор является необходимым результатом простого сохранения наиболее ценных животных (наиболее удойной коровы, лучше несущейся курицы) и получения от них приплода, в то время, как особи, менее выгодные, убивались и съедались в первую очередь. Человек думал при этом лишь о своей непосредственной выгоде, а вовсе не задавался целью улучшить или хотя бы изменить породу. Этот вид искусственного отбора существует всегда и мог быть весьма эффективным, если учесть длительность времени развития человечества.

Насколько быстрые результаты дает искусственный отбор, видно на примере породообразования у канареек, ввезенных в Европу лишь в XVI веке, а сейчас уже известно не менее 7 пород этих птиц, чрезвычайно различных. Среди крупного рогатого скота различают рабочий скот, мясной и молочный. Масштаб изменений ясен из того, что полудикая корова дает удой в 700-800 л в год, а отдельные особи современной культурной коровы до 10000 л и более. Овцы разводятся мясные и шерстные. Достижения отбора видны из того, что у старой немецкой породы овец на 1 квадратный дюйм приходится около 5000 волос, а у меринуса – 48000. Дикая курица откладывает 25 яиц в год, а хорошая домашняя несушка 200 – 300 и даже больше.

Таким образом, искусственный отбор является творческим фактором эволюции культурных форм. Методический искусственный отбор позволяет накапливать и комбинировать наследственные изменения в совершенно определенном направлении, которое ведет к эволюции приспособлений культурных форм в интересах человека. Накапливающее действие отбора характеризуется одной особенностью, которую Дарвин тщательно подчеркивает. Она состоит в том, что накопление новых признаков достигается в процессе расхождения (дивергенции) первоначально близких форм. Ч. Дарвин указывает, например, что *«в ранний период истории люди какого-либо одного племени нуждались в легких и быстрых лошадях, а другого – в тяжелых, грузных. По мере выведения и тех, и других промежуточные формы теряли свое хозяйственное значение и их переставали разводить. Благодаря этому, легкие и грузовые лошади все больше расходились по своим признакам»*. Это и есть дивергенция. Можно утверждать, что если бы человек сохранял промежуточные формы, то не было бы и отбора. Поэтому в сельском хозяйстве обычно не бывает универсальных пород или сортов. Породы и сорта образуются и улучшаются в порядке непрерывной их дифференцировки в разных направлениях.

Таким образом, творческая роль искусственного отбора теснейшим образом связана с дивергенцией как необходимым условием и в то же время неизбежным следствием отбора. Промежуточные формы при этом отмирают. Вследствие этого между разошедшимися породами часто нет прямых связей.

Условия, благоприятствующие искусственному отбору. Интенсивность отбора может быть различной, и Ч. Дарвин отмечает следующие обстоятельства, благоприятствующие отбору:

- 1) значительная степень изменчивости (чем шире изменчивость, тем больше вероятность создания новых форм);
- 2) количество особей (чем больше особей, тем шире проявляется изменчивость и больше возможности для отбора);
- 3) устранение нежелательных скрещиваний и тщательный отбор производителей;
- 4) накапливающее действие отбора, то есть усиление нужных признаков в поколениях.

Лекция 6. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина. Эволюция видов в природе.

Дарвин пришел к выводу, что породы домашних животных и сорта культурных растений представляют результат накапливающего действия отбора индивидуальных уклонений в признаках, интересующих человека. В связи с этим он высказывает предположение, что, быть может, сходным путем происходило образование видов и разновидностей в природных условиях.

Но для этого требовалось установить: 1) наличие неопределенной индивидуальной изменчивости у особей диких видов; 2) изменяемость видов у диких форм; 3) доказать существование какого-то направляющего фактора, действующего аналогично искусственному отбору.

Доказательства изменчивости и изменяемости видов в природе по Ч. Дарвину. Индивидуальная или неопределенная изменчивость домашних животных хорошо известна каждому хозяину и хорошо заметна. Однако дикие животные одного вида на первый взгляд кажутся весьма однородными и постоянными в своих признаках. Но внимательное изучение показывает все же широкую изменчивость у представителей дикой фауны и флоры. Это было известно и Дарвину. Он подчеркивал, что эти изменения захватывают различные признаки организации, в том числе и самые важные. Еще Альфред Уоллес в первой сводке по изменчивости животных отмечал значительную независимость в вариациях различных частей организмов. В этой изменчивости Дарвин выделял те же типы изменчивости, которые он выделял по отношению к культурным формам, в том числе и неопределенную индивидуальную. Неопределенные изменения могут быть полезны для организма, но чаще безразличны или даже вредны. Но Дарвин настойчиво подчеркивал, что именно *«индивидуальные отличия крайне важны, так как они часто наследственны»*. Эти несущественные для систематиков мелкие индивидуальные изменения и доставляют материал для накопления новых особенностей, подобно тому, как человек накапливает у своих домашних животных и культурных растений индивидуальные отличия и создает новые формы. По существу, индивидуальные отличия – это *«первые шаги к образованию разновидностей»*. Изменчивость особей дает материал для развития изменяемости вида.

Чтобы доказать изменяемость видов, Ч. Дарвин приводит ряд доказательств этого процесса – существование так называемых «сомнительных видов» и вопрос о географических подвидах.

Сомнительными видами Дарвин называл близкие по систематическому положению формы, в отношении которых трудно сказать, виды ли это, или только подвиды более крупного вида. Неясность границ между сомнительными видами проистекает из наличия переходных особей между ними и соседними видами. Это происходит от того, что в некоторых случаях индивидуальные различия бывают весьма значительными, и близкие виды настолько сближаются в отдельных особях, что становятся трудноразличимыми. Дарвин считал, что наличие таких форм в природе служит фактическим доказательством изменяемости видов. Индивидуальная изменчивость сглаживает определенность границ между разновидностями и видами.

Другим доказательством изменяемости видов Ч. Дарвин считал тот факт, что широко расселенные, распространенные и обыкновенные виды наиболее изменчивы, «так как они подвергаются действию разнообразных физических условий и должны конкурировать с различными группами органических существ (а это обстоятельство...не менее, если не более важно)». Иными словами, виды, имеющие большие ареалы распространения с разнообразными условиями существования, как правило, образуют ряд географических подвигов. Наоборот, виды с небольшими ареалами обычно дают небольшое число подвигов или не дают их совсем.

Для многочисленных родов также характерна более высокая изменчивость видов, чем для малых, что так же доказывает изменяемость видов в природе. Если виды изменяются, то вполне вероятно, что на данном отрезке геологического времени среди выделившихся видов должны быть такие, процесс обособления которых еще не завершился, они не имеют определенных границ и воспринимаются нами как спорные или сомнительные виды. Это привело Дарвина к заключению, что разновидности следует понимать как зарождающиеся виды, а вид – как резко обозначившуюся разновидность.

Таким образом, Дарвин рассматривал виды как динамические системы, охваченные процессом эволюции. В этом сущность его взглядов на вид и разновидность.

Учение о борьбе за существование и естественном отборе как причинах эволюции. Показав наличие индивидуальной изменчивости диких форм и образование разновидностей, Дарвин, тем не менее, понимал, что факты изменчивости и образования разновидностей не позволяют вскрыть причины эволюции видов. Необходимо было показать наличие в природе фактора или факторов, действующих наподобие искусственного отбора, под влиянием которых виды, эволюируя, в то же время становятся приспособленными к новым условиям существования.

Предпосылки борьбы за существование, ее сущность и формы.

Анализируя факторы, определяющие действие отбора в природных условиях, Дарвин одним из главнейших считает перенаселение. Причина возникновения перенаселения – геометрическая прогрессия размножения организмов. Организмы, дающие даже относительно небольшое потомство, в конечном итоге

размножаются довольно интенсивно. Если бы все потомство любого организма оставалось в живых, то ... «в силу принципа размножения в геометрической прогрессии численность его быстро достигла бы таких огромных размеров, что ни одна страна не могла бы прокормить его. Это учение Мальтуса с еще большей силой приложенное ко всему растительному и животному миру». Вот примеры размножения организмов: аскарида, паразитирующая на человеке, продуцирует в день до 200 тысяч яиц; самка галловой нематоды (вредитель корней многих культурных растений, откладывает до 18 тысяч яиц; число икринок у трески достигает 10 млн.; обыкновенный окунь дает 200 – 300 тысяч икринок; серая крыса в среднем 5 раз в год приносит по 8 крысят, причем уже в возрасте 3 месяцев они становятся половозрелыми. Те же явления наблюдаются и в растительном мире: среди сорных растений одно растение белены дает около 500 тысяч семян; заразики – 143 тысячи; пастушьей сумки – 73 тысячи, осота – 19 тысяч и т. д.

Таким образом, плодовитость организмов очень велика. Однако в действительности количество особей любого вида не соответствует их потенциальным возможностям размножения, так как значительная часть потомства гибнет по различным причинам.

Дарвин делает заключение, что перенаселенность при ограниченности жизненных средств и есть основная, хотя и не единственная причина возникновения борьбы за существование, которая происходит в природе постоянно.

Борьбу за существование Дарвин понимал в широком и метафорическом смысле. Борется и животное, и растение. Борьба организмов происходит как с другими организмами, так и с физико-химическими факторами среды. Борьба – это и непосредственное столкновение с организмами, и (чаще) косвенные конфликты. Конкурирующие организмы могут даже непосредственно не соприкасаться друг с другом и, тем не менее, находиться в отношении ожесточенной конкуренции. Между растениями борьба не менее ожесточенная, чем между животными – подвижными и ловкими.

Поэтому становится очевидным, что понимать борьбу за существование грубо, вульгарно, как простую физическую схватку, нельзя.

Метафорически со времен Ч. Дарвина *борьбой за существования называют все разнообразные отношения организмов с неживой и живой средой, включающие в частности, как жестокую конкуренцию, так и все формы паразитизма, комменсализма, мутуализма и т.д.*

С какими же факторами среды приходится бороться организмам, т.е. какие факторы ограничивают численность вида? В первую очередь, это количество пищи. Чем меньше запасов пищи и больше численность, тем выше в итоге смертность. Важное значение имеют климатические условия. Резкие похолодания, засухи и т.п. отрицательно сказываются на численности организмов. Резко понижают численность массовые заболевания в виде эпизоотий, инвазий и т.п. На численность вида могут также существенно влиять хищники, или вообще консументы различных порядков, уничтожающие часть населения вида, которым они кормятся. При этом Дарвин подчеркивал, что эти факторы среды могут влиять на численность видов как непосредственно, так и косвенно через цепь сложных взаимоотношений. В третьей главе «Происхождения видов» Дарвин

приводит много примеров, показывающих сложность связей и конкуренций между организмами, находящимися далеко друг от друга в систематическом отношении. Вообще взаимные противоречия или борьба между организмами играет очень большую роль в ограничении численности.

Таким образом, Ч. Дарвин выводил борьбу за существование из фактов перенаселения. Однако он понимал, что видеть в перенаселении основную причину борьбы за существование невозможно. Перенаселение только обостряет эту борьбу, но не является причиной ее. Самая общая причина борьбы за существование – это то, что любой организм только относительно приспособлен к окружающей его среде и всегда той или иной стороной своей организации не полностью соответствует ее условиям. Это объясняется тем, что физико-химические, а тем более биотические условия всегда колеблются, изменяются в каком-либо направлении. Поэтому гибель вследствие отсутствия необходимых условий обычна и весьма масштабна. Поэтому естественным результатом противоречий между организмом и внешней средой является гибель или элиминация, а борьба за существование и есть элиминирующий фактор.

Естественный отбор как переживание наиболее приспособленных. Возникает вопрос, почему же одни особи гибнут, а другие выживают? В каждом отдельном случае причины различны, но в целом это явление подчинено определенным закономерностям: в результате изменчивости особей в каждом виде возникает неоднородность, следствием которой является неравноценность особей по отношению к среде. Одни особи или их группы более соответствуют среде, другие – менее. В борьбе за существование первые преимущественно выживают, вторые – гибнут, то есть происходит отсев, отбор наиболее приспособленных. Таким образом, мы вплотную подошли к естественному отбору.

Естественным отбором Дарвин называл процесс переживания наиболее приспособленных и гибель менее приспособленных. *«Благодаря этой борьбе изменения, как бы они ни были незначительны и от какой бы причины не зависели, если только они сколько-нибудь полезны для особей данного вида в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям жизни, будут способствовать сохранению этих особей и обычно унаследуются их потомством. Эти потомки будут в свою очередь иметь большие шансов выжить, так как из многочисленных особей любого вида, периодически нарождающихся, остается в живых только незначительное число. Я назвал этот принцип, в силу которого каждое незначительное изменение, если только оно полезно, сохраняется, термином «естественный отбор» для того, чтобы указать этим его отношение к отбору, применяемому человеком. Но выражение, часто употребляемое мистером Гербертом Спенсером – переживание наиболее приспособленных – более точно, а иногда и одинаково удобно».*

Таким образом, Дарвин хорошо понимал условность термина «естественный отбор».

Чтобы объяснить действие естественного отбора, Ч. Дарвин предлагает ряд, как он выражался «воображаемых» примеров (волки, олени и другая добыча; растения и насекомые их опыляющие и др.).

Естественный отбор не следует рассматривать как сознательный выбор, а как отбор приспособленных организмов в результате действия в природе реаль-

но существующих факторов. В природной обстановке благодаря постоянному естественному отбору особей, наиболее соответствующих данным условиям, постепенно происходит изменение старых форм и образование новых. При этом в основном отбор действует через сохранение и накопление мелких, но полезных наследственных изменений. Таким образом, процесс эволюции идет через отбор мелких полезных изменений, которые усиливаются, накапливаются и комбинируются в дальнейшем его ходе. Так Дарвин впервые правильно решает вопрос об удивительном явлении приспособленности организмов к окружающей среде. Это определяется не мистической целью, к которой стремятся организмы (Ламарк), не волей творца, создавшего в природе гармонию, а постоянно действующим через естественный отбор законом необходимости совершенствовать приспособления относительно конкретной среды.

Таким образом, теория естественного отбора Ч. Дарвина представляет строго логическое построение, основанное на ряде твердо установленных предпосылок. Такими предпосылками являются:

1) стремление каждого вида к беспредельному размножению (геометрическая прогрессия размножения), ограниченное недостатком жизненных средств и наличием многих внешних препятствий для этого размножения (враги, паразиты, болезни, неблагоприятные физические условия);

2) изменчивость (главным образом индий видуальная), благодаря которой отдельные особи оказываются в различном положении по отношению к другим организмам и вообще к условиям внешней среды, причем немногие указанные уклонения могут быть полезными и могут обусловить переживание данных особей;

3) наследственность некоторых таких изменений.

Логическим выводом из этих положений является борьба за существование, при которой немногие выживающие особи оказываются отличными от уничтоженных и притом хоть немного более приспособленными. В силу наследственности эти особенности передаются потомству, накапливаются и суммируются в этом потомстве, приводя путем естественного отбора к образованию новых разновидностей и видов, более приспособленных к данным условиям внешней среды. В борьбе за существование переживают не просто уклоняющиеся особи, а именно более стойкие, более приспособленные к данным условиям. Поэтому теория естественного отбора Дарвина является не только теорией видообразования, а всеобъемлющей теорией эволюции, так как объясняет и почти непрерывный процесс усовершенствования организации, и факты поразительной приспособленности организмов, и причину возникновения многообразия форм.

Творческая роль отбора в формировании приспособленности организмов. В природной обстановке благодаря постоянному естественному отбору особей, наиболее соответствующих данным условиям, постепенно происходит изменение старых форм и образование новых. При этом в основной отбор действует через сохранение и накопление мелких наследственных изменений. Как указывает Дарвин, даже незначительное удлинение или ничтожное изменение формы хоботка пчелы делает ее способной добывать нектар из цветка, недоступного для других пчел. Этот факт при сильном распространении данного растения в определенной местности даст преимущество тем роям пчел, к которым

принадлежат особи с едва заметно измененным хоботком. В конечном счете, путем постоянного сохранения особей, обладающих изменениями, наиболее подходящими к данным цветкам, насекомые окажутся «приспособленными» к ним, и в соответствующей местности пчелы будут несколько отличаться от пчел других местностей.

Таким образом, процесс эволюции идет через отбор мелких полезных изменений, которые усиливаются, накапливаются и комбинируются в дальнейшем ходе его. Возникновение приспособлений (адаптаций) организмов к условиям их существования, придающее строению живых существ черты «целесообразности», является непосредственным результатом естественного отбора, поскольку самая сущность его – дифференцированное выживание и преимущественное оставление потомства именно теми особями, которые в силу своих индивидуальных особенностей лучше других приспособлены к окружающим условиям. Накопление отбором от поколения к поколению тех признаков, которые дают преимущество в борьбе за существование, и приводит постепенно к формированию конкретных приспособлений.

Дарвин подчеркивал, что любая конкретная степень приспособленности организмов относительна – обычно возможны и более совершенные приспособления к данной среде обитания. Это доказывается многочисленными примерами чрезвычайно быстрого размножения и широкого распространения целого ряда животных и растений в совершенно новых для них районах земного шара, куда они были случайно или преднамеренно завезены человеком (кролики в Австралии, крысы, кошки, собаки, свиньи на островах Океании, канадская элодея в водоемах Европы и т.д.). Все эти виды, возникшие в совершенно других географических районах, оказались лучше приспособленными к условиям новых для себя областей, чем виды животных и растений, издавна населявшие эти области и обладавшие достаточно совершенными приспособлениями к их условиям. Теория естественного отбора позволяет объяснить развитие самых сложных и совершенных приспособлений, в том числе таких, как взаимное приспособление друг к другу двух разных видов, взаимодействие которых выгодно для обоих. Такими, например, являются взаимные приспособления цветковых растений и опыляющих их насекомых. Действуя в видовых популяциях, естественный отбор способствует формированию и распространению особенностей, важных и полезных для вида в целом: при этом может возникнуть противоречие между «интересами» вида и отдельных особей. В этом случае закрепляются признаки, полезные для вида, не смотря на их отрицательную роль для отдельных особей.

Из этих фактов видно, что органическая целесообразность не есть сущность живых форм или их «основное свойство». Целесообразная организация создавалась в ходе отбора через элиминацию нецелесообразных форм, в том числе и тех типов, которые могут возникать под защитой человека. Приспособлениям всегда свойственна пространственная и временная относительность.

Принцип дивергенции и монофилии. Схема действия естественного отбора в системе вида по Дарвину сводится к следующему:

В связи с присущей всем организмам неопределенной изменчивости обязательно появляются особи с новыми признаками. Они отличаются от типичных особей данного вида и потребностями. Таким образом, в основную массу вида

вкрапливаются уклоняющиеся формы, что приводит к неоднородности. Внутри неоднородного населения вида происходит борьба за существование, в результате которой выживают наиболее приспособленные и, как правило, вымирают исходные формы. Логика заставляет думать, что, например, в борьбе с хищниками выживают более быстрые, сильные, обладающие средствами активной защиты, либо лучше укрывающиеся, защищенные своими инстинктами и средствами пассивной защиты – броней, колючками, иглами, защитной окраской, ядовитостью, отвратительным вкусом или запахом и т.д.

Наоборот, пищу могут успешнее добывать те из хищников, которые быстрее преследуют добычу, и те особи, которые лучше подстерегают и подкрадываются, которые менее заметны и обладают более развитыми органами чувств. Одни особи могут выжить потому, что они ловят и самых быстрых животных, другие – потому, что они одолевают и самых сильных. Вот эти явления эволюции в естественной обстановке диких видов в различных направлениях и лежат в основе одного из важнейших принципов теории Дарвина – принципа расхождения признаков, или дивергенции.

Например, насекомые небольших островов при всяком ветре легко уносятся в море и гибнут в волнах. В этих условиях наибольшие шансы выжить, то есть не быть унесенным в море, имеют, с одной стороны, наилучшие летуны, способные противостоять ветру, а, с другой – вовсе не летающие особи. Этим определяется расхождение признаков в потомстве, приводящее, как правило, к образованию крайних форм. Действительно, большинство насекомых небольших океанических островов бескрылы, однако немногие летающие насекомые, имеют весьма сильные крылья. В результате расхождения признаков, например, среди хищных млекопитающих выделились 2 крайние прогрессивные группы: 1) одни хищники настигают свою жертву прыжками из засады, вонзаются когтями и перегрызают шейные позвонки и сосуды. Это – кошки, обладающие короткими ногами, втяжными когтями и короткой пастью; 2) другие хищники настигают свою добычу, хватают ее и рвут на бегу. Это – волки, обладающие длинными ногами, сильной шеей и большой пастью.

В чем же причина стремления к расхождению признаков (дивергенции) и образованию крайних форм? По Дарвину, расхождение признаков определяется возможностью занять наиболее разнообразные места в «экономии» природы. Чем разнообразнее в своих потребностях окажутся потомки, тем больше мест они займут в природе. Захват новых местообитаний откроет новые возможности к увеличению численности, так как, чем разнообразнее потребности, тем меньше будут взаимные противоречия. Борьба (конкуренция) между наиболее близкими формами (особями одного вида, одной разновидности) наиболее остра. Особи уклоняющиеся, то есть расходящиеся по своим потребностям, выходят из этой борьбы и попадают в более благоприятные условия существования. Борьба между специализирующимися крайними формами ослабляется. В то же время исходная форма оказывается в наихудших условиях, так как, не специализируясь в каком-либо направлении, она вынуждена бороться со всеми лучше вооруженными конкурентами (то есть крайними формами). Промежуточные формы вымирают, как менее приспособленные, а переживают и увеличиваются в числе

лишь наиболее резко отличающиеся друг от друга и специализирующиеся крайние отклонения, так как уклоняющиеся признаки оказываются полезными.

Таким, образом, внутривидовая приспособительная дивергенция ввиду полезности многообразия становится биологической необходимостью, условием процветания вида, повышения его численности, расширения площади его распространения и т.д. Под действием естественного отбора различия между разновидностями в силу полезности расхождения в рядах поколений будут неуклонно возрастать. В конечном итоге разновидности настолько станут отличаться друг от друга, что они, как выражается Ч. Дарвин, «переходят степень вида», то есть в результате дивергенции первоначальный вид исчезает и как раскалывается на молодые новые виды.

Процесс дивергенции происходит в природе постоянно, то есть после отмирания центральной, исходной формы и превращением крайних форм в виды, специализация и расхождение вовсе не прекращается. Представим себе какой-либо вид А, который испытал этот процесс дивергентного развития. В результате образовались новые молодые виды. Очевидно, тот же процесс возникнет и в пределах этих молодых видов. Но пока они существуют как потомки вида А, можно сказать, что они родственны друг другу и образуют один естественный род. Дальнейший процесс дивергенции этих молодых видов приведет к образованию еще более молодых видов, потомков этих бывших молодых. Дальнейшее углубление процесса приведет этим же способом к развитию новых родов, а в более длительные промежутки времени – новых семейств, дальше отрядов, классов, и типов. Этим обосновывается одно из фундаментальных положений учения Ч. Дарвина – монофилия - происхождение любой естественной группы – видов, рода, семейства, отряда и так далее – от одного корня, одной родоначальной формы.

Таким образом, теория естественного отбора совместно с принципом расхождения признаков (дивергенции) объясняет нам существование иерархической субординации систематических категорий, существование необычайного многообразия органических форм и прерывистый характер этого многообразия. Это же принцип объясняет нам одновременное существование огромного разнообразия организмов в одной и той же местности, все ресурсы которой оказываются при этом почти максимально использованными.

Итак, многообразие видов в природе – это непосредственный и, пожалуй, наиболее важный результат дивергенции. Поскольку же сама дивергенция является результатом естественного отбора, то многообразие природы – это в первую очередь один из основных результатов действия естественного отбора. Естественный отбор и дивергенция неразрывно связаны друг с другом: отбор неизбежно приводит к дивергенции, а дивергенция обогащает творческое действие естественного отбора. Расхождение признаков надо считать приспособлением огромного значения.

Прогресс как одна из форм приспособлений. Важной стороной творческой деятельности естественного отбора является процесс повышения организации, или прогресс. Антидарвинисты постоянно выдвигали и выдвигают утверждение, что теория Ч. Дарвина в лучшем случае объясняет лишь историю приспособлений, а не историю происхождения самой организации. Этим приспособление противопоставляют как нечто внешнее и даже чуждое самой организации, как внутренней основе строения организма. Это неправильно, поскольку,

во-первых, трудно разграничить внешние и внутренние признаки, во-вторых, все части организма настолько тесно между собой связаны, что не менее трудно отделить здесь существенное от несущественного. И, в - третьих, специфическая функция любого органа так взаимосвязана с его строением, что почти полностью определяется особенностями структуры и, с другой стороны, - наоборот. При историческом подходе оба понятия сливаются в одно, так как и те наиболее общие признаки, которые мы теперь рассматриваем как сущность организации, в прошлом образовались как приспособления. Поэтому повышение организации, или прогресс осуществляется под действием естественного отбора, является одним из главнейших результатов естественного отбора. Согласно Ч. Дарвину, это направление эволюции является результатом приспособления организмов к жизни в постоянно усложняющейся внешней среде. Усложнение среды происходит, в частности, благодаря дивергентной эволюции, увеличивающей число видов. Усовершенствование реакций организмов на усложняющуюся среду приводит к постепенному прогрессу организации. При этом Дарвин подчеркивал, что естественный отбор сам по себе отнюдь не предполагает обязательного прогрессивного развития, действуя *«только посредством сохранения и накопления изменений, благоприятных для организма при тех органических и неорганических условиях, в которых он существует во все периоды своей жизни».*

Если для данного вида совершенствование организации почему-либо невыгодно, естественный отбор отнюдь не будет способствовать его прогрессивной эволюции. Поэтому одновременное существование на Земле сложно построенных, далеко ушедших по пути прогресса организмов и примитивных форм, сохранивших простое строение, является результатом эволюции различных групп организмов под контролем естественного отбора в разной жизненной среде. В одних условиях для организмов выгодно совершенствоваться, в других – сохранять простое строение, но и то, и другое обеспечивается отбором.

Повышение организации, поэтому, не является каким-то особым «принципом» природы, выражением «стремления» к совершенствованию. Это только во многих случаях одна из форм приспособлений к более сложным условиям среды.

Сравнительная характеристика эволюции культурных форм и видов в природе.

Тезисы для сравнения	Эволюция культурных форм	Эволюция видов в природе
Источник эволюции	Наследственная изменчивость	Наследственная изменчивость
Процесс эволюции обусловлен	Искусственным отбором	Естественным отбором
Отбор наследственных изменений	Производит человек	Происходит вследствие вымирания форм, не соответствующих условиям среды
Сохраняются формы с изменениями	Полезными человеку	Полезными исключительно самим организмам
Формы, обладающие менее полезными изменениями	Выбраковываются человеком	Вымирают (элиминируются)
Живые формы оказываются приспособленными	К интересам человека	К условиям среды
Непрерывный процесс отбора приводит	К накоплению изменений, приспособленных к потребностям человека, к образованию пород и сортов	К накоплению изменений, приспособленных к среде обитания и образу жизни, к образованию новых видов

Как видим, сущность различий состоит в том, что искусственный отбор в основном идет через выбор человеком наилучших форм, тогда, как естественный отбор осуществляется путем элиминации менее приспособленных, то есть искусственный отбор есть позитивный процесс, естественный же строится на негативной основе. Механизмы же процессов у них параллельны.

Лекция 7. Развитие эволюционной теории в последарвиновский период.

Общая характеристика основных этапов развития эволюционной теории после Ч. Дарвина. «Происхождение видов» Ч. Дарвина вызвало громадный интерес прежде всего потому, что принцип естественного отбора объясняет возникновение всех без исключения основных характеристик органического мира – от существования иерархической системы таксонов, до возникновения ярких перьев у павлинов., от сохранения рудиментарных органов до особенностей географического распространения организмов на Земле. Прошло почти 145 лет со дня опубликования главного труда Ч. Дарвина. За это время эволюционная теория непрерывно развивалась в борьбе с различными извращениями, направлениями и течениями. В ее развитии можно, согласно К.М. Завадскому выделить несколько этапов.

Первый этап (1859 – 1900 г.) – укрепление дарвинизма:

- победа эволюционной идеи;
- формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма.

Второй этап (1900 – 1920 г.) – начало экспериментальных исследований движущих сил эволюции:

- экспериментальное исследование наследственной изменчивости;
- экспериментальное исследование естественного отбора;
- разработка учения о виде;
- кризис эволюционного учения в первой четверти XX века.

Третий этап (конец 20-х – начало 40-х годов XX в.) – формирование синтетической теории эволюции:

- экспериментальное исследование генетических основ эволюции;
- экспериментальное исследование экологических факторов;
- оформление синтетической теории эволюции.

Четвертый этап (50-е годы – современность) – развитие синтетической теории эволюции.

Пропаганда дарвинизма передовыми учеными в конце XIX века.

Надо сказать, что появившаяся новая теория эволюции на первых порах подвергалась резкой критике со стороны клерикального направления и представителей натурфилософской школы, так как материализм Дарвина в корне подрывал религиозные догмы и противоречил метафизическим представлениям.

Формирование классического дарвинизма. Через полтора месяца после выхода в свет первого издания появилось и также быстро разошлось второе издание «Происхождения видов...». Вскоре книга была переведена на все европейские языки и стала достоянием самых широких кругов читающего общества, особенно в Германии, России, Англии, Соединенных

Штатах. Все новые группы явлений и фактов описываются с позиций дарвинизма. Через несколько лет антиэволюционизм и креационизм окончательно теряют положение господствующих концепций.

В этом процессе большое значение имела пропагандистская деятельность Т. Гексли, А. Уоллеса и Дж. Гукера в Англии; Э. Геккеля, Ф. Мюллера, К. Гегенбаура в Германии; К. А. Тимирязева, И. И. Мечникова, А. О. и В. О. Ковалевских, И. М. Сеченова в России; Аза Грея в Америке.

Одним из известных стал Оксфордский диспут (1860), в котором приняли участие Т. Гексли, Дж. Гукер и епископ С. Уильберфос. Это было первой попыткой публичного осуждения теории естественного отбора, используя власть духовенства. Епископ главным образом апеллировал к чувствам публики, когда задал вопрос Т. Гексли со стороны бабушки или дедушки он происходил от обезьяны? Т. Гексли в своем ответе показал полную научную некомпетентность епископа. На диспуте победу одержали сторонники Ч. Дарвина, чем было продемонстрировано большое мировоззренческое значение дарвинизма.

Широкое распространение эволюционных идей в биологии вызвало появление новых направлений и дисциплин: эволюционной палеонтологии, эволюционной эмбриологии, исторической биогеографии и др. Филогенетическое направление на определенный период становится главным в большинстве отраслей биологии, а эволюционный подход - основой и методологией специальных дисциплин.

Вторая половина XIX в. — период интенсивного построения филогенетических древ для всех крупных групп животных и растительных организмов. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем метод «тройного параллелизма» — сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии (см. гл. 6). На основании анализа хода филогенетического развития отдельных групп вскрываются важные принципы и формируются основные черты эволюции групп (макроэволюции): принцип аллогенеза и арогенеза, биогенетический закон, происхождения от неспециализированных предков и прогрессивной специализации, необратимости эволюции, принцип мультифункциональности органов и эволюции органов путем смены функций и др. Так завершается «романтический» период развития дарвинизма.

Основные научные возражения против теории Ч. Дарвина. Несмотря на признание учения Дарвина большинством биологов, многие ведущие биологи либо не приняли (Р. Оуэн, К. Бэр), либо принимали учение об эволюции путем естественного отбора с оговорками или выдвигали серьезные возражения (Л. Агассиц, А. Келликер, К. Негели и др.). Этому не в малой степени способствовало то, что взгляды Ч. Дарвина на всемогущество отбора и особенности возникновения новых видов встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Дарвин). Возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения также, на первый взгляд, было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений. Недостаточным казался принцип отбора и для объяснения первых стадий развития полезных

уклонений, неясным оставалось возникновение общего плана строения в крупных группах организмов и т. п.).

Вскоре после выхода «Происхождения видов...» Ф. Дженкин выдвинул серьезное возражение против предполагаемой Ч. Дарвином возможности действия отбора как эволюционного фактора в природе. Ход его рассуждений был следующим. Возникшее случайное наследственное изменение, которое должно быть поддержано отбором, всегда единично. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми наследственными изменениями и оставлением ими потомства чрезвычайно мала. Поэтому если один из родителей имеет признак А, то у его детей количественное выражение признака будет А/2, у внуков — А/4, у правнуков — А/8 и т. д., т. е. произойдет «растворение признака в скрещивании».

Для опровержения возражения Дженкина необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия замечательных работ Г. Менделя. Правда, уже тогда были известны многочисленные факты, свидетельствовавшие против «растворения признаков в скрещивании». Например, характерная горбинка на носу у представителей королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счету поколения. По расчетам Ф. Дженкина, признак должен был уменьшиться в 128 раз. Четырнадцатый по счету поколений герцог Шрюсбери имел, как и основоположник рода (500 лет назад), сросшиеся первые и вторые фаланги на пальцах рук. Но эти факты (как и аналогичные известные тогда факты из области селекции) оставались вне внимания исследователей-эволюционистов.

Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики. Этот период условно можно назвать периодом отрицания дарвинизма. В это время (конец XIX — начало XX в.) не только в биологии, но и в других областях естествознаний нападки на материалистические взгляды усилились. Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора разошлись. Эволюционное учение распространялось все шире и шире, а теория естественного отбора — центральное звено всей эволюционной теории — стала подвергаться все более жестокой критике. Причин тому было несколько, но основная — отсутствие достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристик живого на Земле — наследственности и изменчивости.

Кризис эволюционного учения в начале XX века. Генетика и дарвинизм. Существовал и другой фронт исследований, прямо или косвенно противопоставляемый дарвинизму в конце XIX—начале XX в. В работах В. Иоганнсена (1903) была показана неэффективность отбора в чистых линиях (в потомстве одной самооплодотворяющейся особи, гомозиготном по большинству признаков). И хотя таких гомозиготных групп особей в природе не встречается, веру в могущество отбора эти эксперименты подрывали. Крайне неудачная «временная гипотеза пангенезиса», предложенная Дарвином, расходилась с наблюдаемыми фактами наследственной передачи признаков в экспериментах. Это было, по-видимому, одной из причин выдвижения Г. де Фризом (1889) гипотезы эволюции, согласно которой новые виды возникают

сразу, скачкообразно, посредством появления отдельных крупных изменений наследственности (мутации) без ведущего участия естественного отбора.

Причиной указанных трудностей дарвинизма, как уже отмечалось, было отсутствие достаточно строгих доказательств наследственной изменчивости, теории отбора «не хватало» генетической основы. Такие достижения генетики, как мутационная теория, учение о чистых линиях и принцип корпускулярной наследственности, использовались для обоснования антидарвиновских взглядов. Эти данные генетики на самом деле укрепляли учение Ч. Дарвина, внося ясность в понимание механизма действия естественного отбора.

Генетики того периода вместо расплывчатых представлений Ч. Дарвина и его сторонников о наследственности пытались предложить твердые законы и основанные на экспериментах гипотезы. Этот подход «просмотрели» сторонники взглядов Ч. Дарвина, которые в свою очередь предпринимали безуспешные попытки опровергнуть ранних генетиков. Генетики со своей стороны, увлеченные успехами, «не заметили» положительное в учении Ч. Дарвина. Это и было причиной конфликта. Знаменательным событием в истории развития эволюционного учения стал 1926 г. — год появления работы С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», давшей начало синтезу генетики и классического дарвинизма.

Период синтеза генетики, экологии и дарвинизма. Становление синтетической теории эволюции. Не простым был путь к синтезу. Первым шагом на этом пути может считаться вскрытие закономерностей распределения хромосом при клеточном делении. Основываясь на этих фактах, А. Вейсман (1834-1914) формулирует основные положения хромосомной теории наследственности и впервые выдвигает принцип невозможности передачи по наследству «благоприобретенных» признаков.

До сих пор иногда встречаются исследователи, признающие принцип наследования «благоприобретенных» признаков («адекватная изменчивость», «соматическая индукция» и т. п.). Однако из признания факта влияния внешней среды на наследственность (никогда не оспариваемого генетикой) не вытекает возможность адекватной изменчивости. По-прежнему справедливо прекрасное сравнение Ч. Дарвина: «...мы ясно видим, что природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма; быть может она имеет не большее значение, чем имеет природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении свойства (вспыхивающего) пламени».

Упомянутая мутационная гипотеза эволюции Г. де Фриза сыграла важную положительную роль при синтезе генетики и дарвинизма, ускорив накопление точных данных по наследственной («неопределенной» по Дарвину) изменчивости в живой природе. После обнаружения у дрозофилы групп сцепления генов по числу имеющихся хромосом окончательно оформляется хромосомная теория наследственности (Т. Г. Морган, А. Стертевант и др.).

Переход к популяционному мышлению. В потоке разнообразных генетических исследований формируется знаменитый «принцип Харди» (1908): без внешнего давления каких-либо факторов частоты генов в бесконечно большой

панмиктической популяции стабилизируются уже после одной смены поколений. Другими словами, при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными.

Исходя из принципа Харди, С. С. Четвериков (1882 -1959) показал, что в результате постоянно протекающего мутационного процесса во всех популяциях создается и существует наследственная гетерогенность (наследственная гетерогенность - различные мутации и комбинации, представляющие генетическую основу эволюционного процесса). Из расчетов С. С. Четверикова следовало, что во всех без исключения популяциях должны присутствовать самые различные мутации. В ходе «переработки» этих мутаций под действием естественного отбора и осуществляется процесс эволюции. Экспериментальные проверки полностью подтвердили вывод С. С. Четверикова о насыщенности природных популяций разными мутациями.

Проведенные в 1928 - 1930 гг. исследования (Р. А. Фишер, Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, С. Райт и др.) показали, что в эволюции большую роль играет не только появление новых мутаций, но и изменение частоты встречаемости существующих аллелей (гена) благодаря случайным процессам - колебания численности популяции, утраты генов и т. д. Эти процессы называются «дрейфом генов» или «генетико-автоматическими процессами».

Генетика позволила проанализировать основные моменты протекания эволюционного процесса от появления нового признака в популяции до возникновения нового вида. На внутривидовом (микроэволюционном) уровне при изучении эволюции оказалось возможным применить точные экспериментальные подходы, которые помогли выяснить роль отдельных эволюционных факторов, сформулировать представления об элементарной эволюционной единице (популяция), элементарном эволюционном материале и явлении. Все это привело к созданию Ф. Г. Добржанским и Н. В. Тимофеевым-Ресовским в 1937-1939 гг. учения о микроэволюции — одного из главных разделов современной теории эволюции.

В развитии этапа эволюционной теории, называемого синтетической теорией эволюции, большую роль сыграло объединение данных многих отраслей биологии на базе дарвинизма: генетико-экологического изучения структуры популяции (Н. И. Вавилов, Г. Турессон, Е. Н. Синская, Дж. Клаузен, М. А. Розанова и др.), экспериментального и математического изучения борьбы за существование и естественного отбора (В. Н. Сукачев, Дж. Б. С. Холдейн, Г. Ф. Гаузе, Г. Кетлуэлл и др.), данных экспериментальной и теоретической генетики (М. Лернер, К. Мазер, И. И. Шмальгаузен, Н. П. Дубинин, Б. Ренш, Е. Б. Форд, Г. Стеббинс и др.), развития теории вида (Н. И. Вавилов, Э. Майр, К. М. Завадский, В. Грант и др.) и ряда других направлений. Можно сказать, что современный, синтетический этап развития теории эволюции прежде всего - развитие учения о микроэволюции.

Выделение микроэволюционного уровня в теории эволюции и значительный прогресс в изучении механизмов эволюционного процесса способствовали разработке проблем эволюции и более крупного уровня - макроэволюционного (Н. И. Вавилов, И. И. Шмальгаузен, Дж. Г. Симпсон, Б. Ренш, А. Н. Северцов и др.).

В нашей стране активно развивалось исследование эволюции отдельных крупных групп животного и растительного мира (цветковых растений - Б. М. Козо-Полянский, А. Л. Тахтаджян и др., членистоногих - М. С. Гиляров, Д. М. Федотов и др., простейших - В. А. Догель, Ю. И. Полянский).

Название «синтетическая» происходит, по-видимому, от названия знаменитой сводки Дж. Хаксли (1942) «Эволюция. Современный синтез».

Изучение молекулярных основ изменчивости в эволюции. Начиная с открытия генетического кода Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953), идет быстрое развитие молекулярной биологии и выяснение особенностей строения молекул ДНК, первично определяющих возникновение наследственных изменений - материала для бу душего естественного отбора. Были от крыты регуляторные и структурные гены, состоящие из повторяющихся последовательностей нуклеотидов. Последовательности регуляторных генов, как правило, повторяются, они кодируют белки-ферменты и регулируют транскрипцию структурных генов.

Структурные же гены уникальны, кодируют синтез полипептида, определяя последовательность чередования ч. аминокислот. Поскольку скорость эволюции организма в некоторых ветвях (гоминид) превышает скорость эволюции белков, высказано предположение о большей эволюционной лабильности регуляторных генов в отличие от структурных. Однако мутации в каждом из этих типов генов имеют существенное значение для эволюции. Было показано, что различия между некоторыми близкими видами часто основаны на дубликации генов.

При изучении работы генетического кода было открыто явление вырожденности кода: часть замещений нуклеотидов в кодоне не меняет характера синтезируемой аминокислоты. Расчеты показали, что до $1/3$ замещений нуклеотидных пар на молекулярном уровне не должны отражаться в изменчивости фенотипа, и поэтому не должны бы контролироваться естественным отбором (отсюда возникла гипотеза «нейтральной эволюции», см. гл. 6, 20).

Наконец, было открыто явление трансдукции — переноса генов от одной бактерии к другой посредством вирусов (бактериофагов), и тем самым показано, что некоторые признаки могут передаваться в процессе эволюции у прокариот не только в чреде поколений (вертикально), но и «горизонтально» от вида к виду.

Каждая из таких находок вначале трактовалась как противоречивая дарвинизму и отвергающая его. Но во всех без исключения случаях оказывалось что молекулярная биология (как в свое время и генетика) отлично дополняет и не в коей мере не отменяет или заменяет дарвиновское объяснение эволюции и естественный отбор, как единственный направленный фактор. Однако «молекулярный антидарвинизм» до сих пор не изжит в современной биологии.

О современной критике дарвинизма На всех этапах развития дарвинизм находились ученые, пытавшиеся доказать, что «дарвинизм устарел». Только с середины XX в. дарвиновскому объяснению эволюции противопоставляли неоламаркизм, макромутационизм (сальтационизм), уже упоминавшийся нейтрализм. Основной удар критики направляют против теории отбора, как единственного направленного факторе эволюции. Сначала делается попытка приписать дарвинизму некие незыблемые каноны («постулаты»), не допускающие никаких

отклонений, а затем доказывается их недостаточная универсальность (на самом деле, единственные постулатом дарвинизма является признание естественного отбора в качестве объективного фактора, формирующего адаптации и направляющего эволюцию). При этом естественные для каждой живой и развивающейся теории трудности интеграции новейших научных достижений выдаются за непреодолимые, разрушающие всю теорию отбора.

Вместо дарвинизма предлагаются концепции, в конце концов признающие существование неких изначально приспособительных свойств у живых организмов (автогенетические, идеалистические по существу взгляды) либо объясняющие лишь очень ограниченный круг фактов, а не весь процесс возникновения адаптации, явлений целесообразности в природе и видообразования.

Разумеется, что учение об отборе, на котором основаны современные представления об эволюции органического мира, нуждается в дальнейшем развитии. Было бы неправильно искать в трудах Ч. Дарвина ответы на все вопросы эволюции органического мира, постоянно возникающие по мере углубления наших представлений об организации и развитии живой природы. Между тем именно этого требуют многие противники дарвинизма, когда возникают трудности согласования новых фактов с принципами дарвинизма.

Говоря о современном состоянии эволюционного учения, нельзя забывать и о том, что центральный тезис дарвинизма о ведущей роли естественного отбора в эволюции представляет собой материалистический стержень биологии. Это обстоятельство и определяет страсти вокруг теории Ч. Дарвина, начиная с Оксфордского диспута (1860). Дарвинизм своими выводами опровергает как креационизм, так и попытки объяснить эволюцию на основе врожденных стремлений (ламаркизм). Дарвинизм дает нам научную систему представлений о эволюции органического мира, стройное мировоззрение о развитии живой природы.

Дарвинизм (и эволюционное учение в целом) и в наши дни активно противостоит креационизму, упорно не желающему сдавать свои позиции. Согласно опросам в 1982 г. только 4% населения США считали, что эволюция происходит на основе естественных процессов, 44% поддерживали креационизм и 38% верили, что на протяжении миллионов лет эволюции «помогал» бог. В середине 80-х годов большинство американских студентов признавали эволюцию, но многие из них считали, что принцип эволюции вполне совместим с креационизмом. Хотя антиэволюционные законы, принятые в 50—60-х годах в некоторых штатах США, были отменены Верховным судом этой страны как антиконституционные, попытки узаконить преподавание божественной теории творения наравне с дарвинизмом в школах и колледжах США делаются до последнего времени.

Подогреваемый религиозными догмами, креационизм и в настоящее время широко распространен во многих странах. И пока это положение сохраняется, роль дарвинизма в защите научного мировоззрения нельзя приуменьшать.

В развитии эволюционной мысли ярко прослеживается принцип преемственности научных знаний: возникшие тысячелетия назад эволюционные идеи определили возможность формулировки в начале XIX в. эволюционного учения, гениальный вывод Ч. Дарвина о естественном отборе как главном механизме и причине эволюции и всестороннее подтверждение этого вывода современной наукой, позволили выделить в эволюционном учении строгие контуры эволюционной теории. 145-летнее существование эволюционной теории показало, что она относится к тем завоеваниям человеческой мысли, которые

составляют фундамент нашего познания природы вообще. Каждое новое крупное достижение в любой специальной области биологии, каким бы на первый взгляд противоречащим этой теории оно ни казалось, находит свое место в ее рамках, обогащая и развивая эволюционную теорию.

Лекция 8. Органическая эволюция как объективное явление природы (доказательства и методы изучения эволюции).

Рассмотрев на предыдущих лекциях историю возникновения основных представлений о процессе эволюции, нашедших наиболее классические формы в учении Дарвина, в дальнейшем мы перейдем к более подробному ознакомлению с этими основными представлениями. Для изучения эволюционного процесса в первую очередь необходимо определить объект исследования, то есть доказать объективность эволюционного процесса как явления природы.

Основными доказательствами реальности протекания эволюционного процесса являются доказательства монофилии, преемственности исторических преобразований живых существ, смены форм во времени, а основными особенностями этого процесса – дивергенция и приспособительный характер развития. Рассмотрим подробнее эти доказательства.

Единство многообразия живых форм (монофилия) – наиболее общее доказательство органической эволюции. Первым и наиболее общим основанием существования процесса развития в природе является фактическое доказательство многообразия и единства органического мира, то есть монофилии.

Утверждение о многообразии органических форм не требует специального доказательства. Уже только одно общее число известных науке видов (более 2 млн.) более, чем убедительно говорит об этом. А если учесть различия между этими видами, многообразие естественных групп и т.д., то это утверждение становится очевидным.

Утверждение о единстве многообразия живых форм требует более обстоятельного, более детального обоснования. Этого можно достичь, если рассмотреть, убедиться в единстве происхождения всего живого с одной стороны, и единство происхождения отдельных групп видов – с другой.

Начнем с первого. Если правильно утверждение, что органический мир имеет единое, то есть монофилетическое происхождение, то в организации любой живой формы должны сохраняться следы общности их развития. Наиболее известные доказательства правильности этого предположения заключены в особенностях организации и функций растительных и животных клеток, из которых состоят все живые организмы. Нет нужды подробно останавливаться на организации животной и растительной клетки, чтобы доказать несомненную принципиальную идентичность. Достаточно вспомнить о закономерностях митотического деления клеток, протекающего и в растительных, и в животных клетках, по существу, по одной и той же схеме. Процесс этот начинается с деления клеточного ядра. Во время деления в клетке выявляется сложный двигательный механизм в виде ахроматинового веретена, хромосомы занимают определенное положение звезды по экватору веретена, расщепляются и расходятся к полюсам, давая начало дочерним ядрам. После такого митотического деления ядра и сама клетка делится на две. В высшей степени сходным оказывается по своей сущно-

сти и половой процесс у растений и животных, в особенности у низших растений – у водорослей, а также у мхов и папоротников. Строение половых клеток и процесс оплодотворения везде принципиально однозначны. Не менее замечательно всеобщее распространение процессов редукционного деления, или мейоза половых клеток, которые, по существу сходны повсюду.

Кроме того, рассматривая клеточное строение организмов, можно говорить не только о принципиальном сходстве в морфологической организации клеток, но и в целом ряде общих проявлений жизни в них. Процессы обмена веществ, возбудимости, размножения и т.п. могут быть сведены к определенным общим закономерностям, которые имеют место, как в животном, так и в растительном организме. Например, гемоглобин и близкие ему пигменты крови входят в состав крови очень многих животных. Кроме позвоночных близкие к гемоглобину пигменты имеются у немертин, пиявок, полихет, олигохет, у некоторых насекомых, ракообразных, моллюсков и т.д. Сравнение химического состава гемоглобина позвоночных и пигментов беспозвоночных показывает, что при всех различиях они обладают значительным сходством. Пищевые ферменты типа трипсина и пепсина известны не только в пределах почти любой группы животного царства, но также у некоторых растений (насекомоядные, вьющиеся, лазающие).

Еще более убедительные универсальные факты, доказывающие единство происхождения всех живых форм, дает молекулярная биология. Единство живого на молекулярном уровне выражается, прежде всего, в наличии двух видов жизненно необходимых полимеров – нуклеиновых кислот, содержащих генетическую информацию у всех без исключения органических форм, и белков, которые являются основой построения и всех жизненных отправлений любого живого существа. Все эти макромолекулы во всех группах организмов построены по единому плану. Кроме того, принцип кодирования, сам генетический код и конвариантная редупликация ДНК – едины во всех живых существ – от вирусов до человека. Молекулы ДНК имеют вид длинной парной цепочки определенно чередующихся нуклеотидов, особые слабые поперечные связи которых обеспечивают возможность саморепродукции через расщепление и восстановление целостности этой молекулы. Вместе с тем, определенность чередования отдельных компонентов вдоль молекулы ДНК обеспечивает глубокую ее индивидуальность. Нуклеопротеиды определяют, таким образом, специфику жизненных процессов у всех без исключения живых существ. Именно на почве всех этих фактов возможно и построение особой дисциплины – общей биологии, все содержание которой – сплошное доказательство существования признаков и закономерностей жизни, общих для всех живых существ.

Таким образом, все упомянутые факты могут быть объяснены только на основе представления о единстве всей органической природы, то есть монофилетическом ее происхождении.

С другой стороны, единство многообразия форм организмов можно доказать и в отношении отдельных естественных организмов, что также может иметь лишь единственное научное объяснение – все многообразие форм данной группы связано общностью генезиса (происхождения). Одним из наиболее показательным доводом в пользу этого может служить изумительное сходство эмбрио-

нов позвоночных животных. При этом надо отметить, что сходство между эмбрионами позвоночных не поверхностно – случайно, а, напротив, распространяется на важнейшие черты организации. Нельзя объяснить сходство эмбрионов рыбы, амфибии, пресмыкающегося, птицы и млекопитающего аналогичными условиями существования их и их развития. Напротив, сходство между ними сохраняется вопреки глубоким различиям в условиях их развития. Это явление сходства может получить только одно рациональное объяснение: это сходство есть прямое выражение родства в смысле единства происхождения.

Развитие сравнительной эмбриологии трудами А.О. Ковалевского показало, кроме всего прочего, большое сходство наиболее ранних стадий развития не только в пределах одного типа, но и вообще у всех многоклеточных животных (общность ранних стадий дробления, стадий бластулы и гаструлы и т.д.) Это тоже ничем другим, кроме общностью происхождения всех многоклеточных животных, не объяснить.

При сравнении взрослых фаз развития организмов внешнее сходство их невелико, или вообще неразлично. Однако внимательное сравнительно-анатомическое исследование показывает, что и взрослые формы одной и той же естественной группы сохраняют черты глубокого принципиального сходства. Различия между ними покоятся на сходной основе. Этот факт указывает на то, что многообразным формам одной естественной группы организмов, свойственен общий или единый план строения (план композиции по Ж. Кювье). Под планом строения понимают определенный тип организации. К примеру, позвоночным животным присущ общий план строения. При сравнении, скажем, скелета лошади и человека в глаза бросается сходство в строении составных частей скелета, то есть налицо единый план строения. Явление единства общего плана организации может быть прослежено на любых системах органов при сравнении представителей и других классов животного, а также растительного мира (например, всем однодольным растениям свойственно параллельное жилкование листа, разбросанное расположение замкнутых сосудистых пучков и т.д.).

Учение Ч. Дарвина и на это дает простой ответ: наличие единства общего плана строения у многообразных видов одной естественной группы объясняется единством их происхождения, то есть сходство есть следствие и выражение родства. Этот подтверждается фактом, что, например, животным, обладающим сходным планом строения, свойственны гомологичные органы. Гомологичными в широком смысле называют органы одинакового происхождения, имеющие, как правило, сходные элементы и одинаково расположенные по отношению к другим частям тела в пределах одного и того же плана строения. Функции гомологичных органов могут быть совершенно различными, и эти функциональные различия изменяют детали их организации, но не затушевывают общности их происхождения, общего сходства плана и положения по отношению к другим частям тела. В качестве примера гомологичных органов можно привести передние конечности ряда позвоночных.

Таким образом, живые организмы при всем многообразии их организации обладают известными общими чертами строения. Каждая естественная группа

организмов при всем многообразии видов, входящих в ее состав, характеризуется чертами глубокого сходства. Все приведенные вместе взятые данные получают объяснение только в свете идеи о монофилетическом происхождении органического мира в целом и каждой естественной группы в частности. Этим самым они являются доказательством исторической целостности органического мира.

Смена форм во времени как доказательство эволюции. Раз все живое едино в своем происхождении и в то же время реально существует многообразие форм, то это могло произойти только вследствие развития органического мира. Однако для обоснования реальности протекания эволюционного процесса необходимо установить факт сменяемости форм во времени. Такие данные в большом количестве дают нам палеонтологические исследования. В настоящее время составлена палеонтологическая летопись, которая совершенно ясно указывает на закономерную смену форм животных и растений на протяжении геологических эпох, то есть на протяжении истории развития живого одни формы вымирают, а им на смену приходят другие.

Нужно, однако, отметить, что установление факта смены форм во времени еще не дает точных доказательств эволюции, а лишь указывает на ее возможность. Именно поэтому Кювье, своими личными исследованиями обнаруживший факт смены форм в последовательных геологических горизонтах, все же не сделал эволюционных выводов и объяснял эту смену теорией катастроф. Для установления наличия эволюции необходимо показать факты преемственной смены форм, то есть надо найти такие случаи, когда можно проследить последовательное преобразование серии родов и видов, на которых можно показать, что конкретные виды-потомки происходят от видов-предков через их превращение. Такие факты также дают палеонтологические методы.

Преемственность исторических преобразований живых форм. Факты преемственности преобразования живых существ являются неоспоримыми доказательствами эволюции. Среди таких фактов можно выделить следующие:

а) *ряды форм* - это палеонтологические данные, позволяющие детально, на достаточно полном ряде сменяющих друг друга во времени форм, проанализировать преобразование первоначальной формы в новую, качественно изменившуюся. Классический пример – эволюция предков современной лошади. В настоящее время известны довольно многочисленные генеалогические ряды ископаемых хищных, китообразных, хоботных, копытных и др., явственно показывающих, что смена форм во времени носит преемственный характер и что все современные формы – звенья единых эволюционных цепей. В то же время, указанные ряды форм конструируются человеком на основе критической оценки многих данных, обычно не найденных непосредственно в последовательных слоях одних и тех же отложений. Но палеонтология дает нам иногда и совершенно непосредственные «записи» истории. Например, в миоценовых отложениях Штейнгейма был обнаружен совершенно непрерывный ряд форм моллюсков рода *Planorbis*. Здесь особенно интересно то, что в одном водоеме развитие шло от плоской раковины до башенкообразной, причем изменения обнаруживались в последовательных пластах, образовавшихся путем осаждения в одном водоеме. Следовательно, это не сконструированные человеком, а непосредственно сле-

дующие друг за другом исторические ряды форм. Вряд ли возможны еще более объективные доказательства существования эволюции;

б) *переходные формы* – формы, которые являются связывающими звеньями между предшествующими и последующими группами и также убедительно свидетельствуют о факте преемственности в преобразовании форм. Четкое промежуточное положение занимает, например, ископаемая первоптица (*Archaeopteryx*), совмещающая в своей организации ряд черт, характерных для рептилий и для птиц. Такое же положение промежуточного звена между пресмыкающимися и млекопитающими, занимают представители древней примитивной группы рептилий – звероящеров (*Theromorpha*), в частности один из них циногнатус (*Cynognatus*). Среди растений переходными формами являются семенные папоротники – птеридоспермы, связывающие папоротникообразных с семенными. Преемственность развития особенно наглядно просматривается на фактах существования целых промежуточных групп, совмещающих черты организации различных групп. Это, например, связывающее звено между кольцецами и членистоногими – *перипатус*, у которого сохраняются типичные черты кольцецов, а с другой стороны имеются примитивные трахеи и ротовые конечности – признаки членистоногих;

в) *гомологичные ряды* – преемственность развития может быть показана и на примере изменений гомологичных органов. Гомологичные органы с течением времени становятся различными, сам факт возникновения различий между ними имеет значение доказательства эволюции. Это касается, как специальной общей гомологии (гомология конечностей позвоночных), так и неполной специальной гомологии (нога лошадей в развитии), а также общей гомологии, охватывающей органы, повторяющиеся в теле одного и того же организма, как вдоль продольной, так и вдоль поперечной осей его тела (гомотипия, гомоногия;

г) *рудиментарные органы* – органы, которые закладываются нормально, но в дальнейшем перестают развиваться и остаются у взрослых форм в недоразвитом состоянии (рудиментация пальцев, недоразвитые кости таза и задних конечностей у кита, остатки таза у змей, рудименты боковых пальцев у лошади, рудиментарные глаза многих обитателей пещер, рудименты мышц, двигающих ушную раковину, рудимент третьего века в углу глаза у человека и др.). Сличение рудиментов с их нормальными гомологами показывает, что рудиментарный орган есть орган изменившийся, эволюировавший.

Особенно наглядны случаи, когда у массы представителей данного вида какой-либо орган рудиментирован, но у отдельных особей того же вида он развивается полностью. Описываемые случаи, известные под названием атавизмов, рассматриваются как «возврат» к признакам предков.

Рассмотренные факты устанавливают преемственность преобразований живых существ и таким образом вместе с ранее рассмотренными фактами монофилии и сменяемости форм во времени обосновывают в общих чертах объективность протекания эволюционного процесса.

Дивергенция – как одна из основных черт и доказательств эволюционного процесса. Убедившись в реальности протекания эволюционного процесса, для объяснения современного многообразия форм при условии монофилетического его происхождения, необходимо рассмотреть факты, доказывающие дивергентный характер эволюции. Таких фактов достаточно много и они весьма

убедительны. Так, все основные группы (например, земноводные, пресмыкающиеся, млекопитающие) начинают свое существование с примитивных, относительно однообразных форм. Превосходный пример в этом отношении представляют рептилии. Возникнув в каменноугольном периоде от примитивных и неспециализированных котилозавров, пресмыкающиеся, начиная с триаса, претерпевают эволюцию в дивергирующих направлениях, захватывая сушу, воздух, воду, становятся растительноядными и хищными, то есть однообразие группы постепенно уступало место приспособительному многообразию.

Одними из наиболее ярких и наглядных доказательств дивергентного характера эволюционного процесса в природе являются островная фауна и географические подвиды.

Островная фауна, как правило, характеризуется большим числом эндемиков, то есть форм, свойственных какой-либо естественной области, району, ограниченному местообитаниями или географическим пунктам, за пределами которых данные формы не встречаются. Причем, часто оказывается, что на разных островах обитают различные формы, но сходные по ряду общих черт как между собой, так и с определенной материковой формой. Безусловно, подобные факты свидетельствуют о том, что родоначальная форма, расселяясь по островам, дает различные приспособительные формы, то есть дивергирует.

Но чтобы убедиться в дивергентном характере эволюции, нет необходимости искать следы ее на островах. Напротив, более глубокие свидетельства ее мы находим на широких пространствах материков. Любой вид, занимающий широкий ареал, как правило, дифференцируется на ряд связанных переходами местных рас и подвидов. Среди млекопитающих Евразии лишь немногие не дают подвидов и притом все это – формы, имеющие небольшой ареал, отличающийся однообразием условий. Подавляющее число форм млекопитающих, птиц и других форм животных, а также растений дает ряд географических рас. Например, лисица в Евразии образует 20 подвидов, при этом, крайние формы (подвиды) отличаются очень резко.

Наиболее замечательной чертой постраниственной дифференцировки вида на местные географические формы является превращение ареала вида как бы в мозаику подвидовых ареалов. Каждая подвидовая форма слагается под влиянием ее ареала. Пересекая ареал вида, проникая из одного подвидового ареала в другой, просматривая серии взаимозаменяемых (викарных) форм, то есть используя биогеографические методы, можно убедиться, что вид изменяется, дифференцируясь на подвиды, которые в дальнейшем могут обособиться в новые виды.

Приспособительный характер эволюционного процесса. Доказывается экологическими методами. Дарвин справедливо подчеркивал, что недостаточно убедиться в самом факте изменчивости видов. Надо обратить внимание на приспособительный характер эволюционного процесса. Эволюция – это приспособление видов к различным условиям существования или иначе – адаптации. В этом убеждает, прежде всего, анализ любой живой формы, морфологическая организация которой бывает буквально пронизана адаптациями к конкретным условиям среды. Всесторонняя приспособленность организации любого вида к конкретным условиям среды непонятна вне эволюционного учения. Кроме косвенных доказательств приспособительного характера эволю-

ции имеются и прямые доказательства. Например, палеонтологические данные по эволюции лошадиных показывают, что она была связана с переходом от жизни в лесах на топкой почве (эогиппус) к существованию в открытых сухих степях. Изменение образа жизни было причинно связано с изменением приспособлений. Это же можно подтвердить и для ныне живущих форм. Как правило, виды, входящие в состав одной естественной группы, захватывают в пределах общего ареала (например, ареала семейств) различные местообитания, вследствие чего в пределах одной естественной группы наблюдается большое многообразие жизненных форм (например, различные виды грызунов, образующие разные жизненные формы). Следовательно, внутри естественной группы осуществляется глубокая, разнонаправленная дифференцировка, связанная с соответствующей дифференцировкой местообитания и способов питания.

Раньше мы исходили из понятия естественной группы, дивергировавшей в различных приспособительных направлениях. Однако возможно и другое. Ч. Дарвин указывал, что у неродственных форм, населяющих одну и ту же стацию и поэтому обитающих в сходных условиях и ведущих аналогичный образ жизни, развиваются сходные приспособления. Это явление сходства между неродственными формами в условиях сходного образа жизни называют конвергенцией. Широкое распространение конвергентного сходства между неродственными формами есть прямое следствие дивергентного развития большинства естественных групп в пределах сходных местообитаний. Конвергентное сходство всегда строится на на разной генетической основе, что одновременно определяет глубокие различия. Конвергентное сходство обусловлено сходством образа жизни и существованием неродственных групп в сходных условиях. Но в таком случае следует признать, что, как в случаях дивергенции, так и в случаях конвергенции, мы имеем дело по существу с видоизменениями, с процессом эволюции. В обоих случаях характерно наличие эволюционных преобразований, идущих по руслу приспособительной изменчивости, то есть приспособительный характер развития является одной из основных черт эволюции.

В школьном курсе биологии все эти доказательства сгруппированы по группам:

Палеонтологические методы и доказательства – смена форм во времени, преемственность исторических форм, переходные формы, ряды форм.

Анатомо-морфологические – единство многообразия естественных групп организмов, гомологичные органы, рудименты и атавизмы.

Эмбриологические методы – единство многообразия органических форм.

Биогеографические методы – доказывают дивергентный характер эволюционного процесса и совместно с экологическими методами - приспособительный характер эволюционного процесса.

Молекулярно – биологические методы – доказывают единство происхождения всего живого.

Таким образом, последовательное рассмотрение монофилии, сменяемости форм во времени, преемственности исторических преобразований живых существ, дивергенции и приспособительного характера развития на основе разных методов доказывает реальность эволюции и показывает основные особенности этого процесса как объективного явления живой природы.

Лекция 9. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее значение для эволюции.

В эволюции организмов находит свое выражение преемственность органических форм в процессе исторического развития всего органического мира, в основе которой лежит способность живого вещества к самовоспроизведению. В этой же способности кроются и возможности нарушения точности воспроизведения. Процесс эволюции и покоится, по Дарвину, на этих основных свойствах живых организмов, которые следует рассматривать как предпосылки его теории: наследственность и изменчивость являются основой эволюции.

Наследственность – это выражение преемственности органических форм в процессе размножения, при котором в потомстве возобновляются сходные структуры и функции. Изменчивость – есть выражение преемственности органических форм в процессе размножения, при котором в потомстве появляются несходные структуры и функции. Иначе говоря, наследственность – это способность организмов передавать признаки своего строения и развития следующим поколениям. Изменчивость – это свойство организмов приобретать признаки, отличающие их от других особей своего вида.

По современным генетическим представлениям наследственность и изменчивость являются фундаментальными явлениями живой природы и вытекают из матричного принципа строения и работы генетического кода. Наследственность определяется самим принципом передачи наследственного кода посредством процесса, сходного с получением оттисков, копий с одной и той же печати (матрицы). Изменчивость же определяется, во-первых, не абсолютной стабильностью молекул, образующих цепочку генов (в результате разного рода причин в этих молекулах время от времени происходят изменения – мутации, ведущие к изменению кода наследственности), и, во-вторых, влиянием внешних условий, определяющих конкретное проявление того, или иного генетического зачатка в данных конкретных условиях. Можно поэтому сказать, что природа наблюдаемой изменчивости всегда двойственна и противоречива, что было причиной многих дискуссий в биологии и теории эволюции, начиная с работ Ламарка и Дарвина. Одни абсолютизировали внешние условия (Ламарк), другие (де Фриз) все сводили к мутациям генов.

Дарвин впервые глубоко проанализировал явления изменчивости, справедливость которых подтвердили дальнейшие исследования. В сущности, теперь признают те же формы изменчивости, но только с новой терминологией, что ясно видно из этой таблицы:

По Ч. Дарвину	Современная терминология
Вся наблюдаемая изменчивость:	Фенотипическая изменчивость:
1. Наследственная неопределенная индивидуальная изменчивость	1. Изменчивость генотипическая (мутации)
2. Изменчивость, возникающая в результате скрещивания	2. Комбинативная изменчивость
3. Соотносительная изменчивость	3. Коррелятивная изменчивость
4. Ненаследственная определенная массовая изменчивость	4. Изменчивость паратипическая (модификации)

В связи с этим следует проанализировать новую терминологию. Прежде всего, постоянно будут встречаться понятия «генотип» и «фенотип», предложенные еще Иоганнсеном (1903). Фенотип – это вся совокупность признаков и свойств любого индивидуума – является результатом взаимодействия между генотипом и средой. Генотип – это взаимосвязанная система единиц наследственности – генов. Наследственная программа развития. Иначе говоря, генотип – это набор генов, имеющихся в организме, а фенотип – набор свойств и признаков организма, возникший в результате реализации генетической программы в данных конкретных условиях внешней среды. Как правило, различные генотипы обуславливают развитие различных фенотипов. Изменение генотипов влечет за собой и изменение фенотипов.

Фенотипическая изменчивость. Мы можем наблюдать изменчивость организмов как определенную, так и неопределенную. Но в результате простых наблюдений не всегда можно сказать, какой характер изменчивость носит, то есть, определяется ли она изменениями генотипа (наследственно обусловленная изменчивость, или мутация), или она ненаследственна (модификация). Но, изменения, как правило, видны и проявляются в конкретных морфофизиологических, видимых фенотипических изменениях: цвет, запах, вкус, форма, размер и т.д. Следовательно, в условиях простого наблюдения можно говорить лишь в самой общей форме о фенотипической изменчивости. Только эксперимент (скрещивание) может показать, какова доля наследственной (генотипической) и ненаследственной, определенной влиянием конкретных факторов в развитии данной особи (паратипической) изменчивости в общей фенотипической изменчивости.

В общем, любой наблюдаемый признак есть видимый результат реализации наследственной программы развития в данных условиях. Поэтому, если говорить строго, признаки сами по себе не наследственны. Признаки зависимы с одной стороны, от генетических особенностей организма, а с другой – от условий жизни. Это доказано совершенно твердо на огромном количестве фактов.

Например, известно, что породные признаки культурных животных проявляются только в условиях соответственного кормления и общего благоприятного содержания. При плохом кормлении и содержании не проявляются и типичные наружные признаки породы, ее экстерьер. Или другой пример. Всем билатеральным животным свойственно наличие правого и левого глаза. Но если же подвергнуть икру рыб или амфибий действию некоторых веществ ($MgCl_2$), то развиваются формы, у которых имеется только один глаз (циклопия). Следовательно, строго говоря, наследственно не наличие двух глаз само по себе, наследственна только способность к развитию двух глаз при нормальных условиях среды, то есть норма реакции.

Название нормы реакции получил весь спектр возможных проявлений данного генотипа при разных условиях развития (все возможные изменения фенотипа без изменения генотипа). Таким образом, можно сказать, что наследуется не признак, а норма реакции генотипа.

Ненаследственные (паратипические, модификационные) фенотипические изменения есть реакция конкретного генотипа на разные условия среды. В разных условиях среды один и тот же генотип будет выражен различными феноти-

пами, как например, гетерофилия у болотного лютика. Очевидно, что обе половины листа наследственно однородны и что их различия не имеют наследственного происхождения. Это варианты внутри одной и той же нормы реакции.

Проанализируем конкретные формы изменчивости и их значение для эволюции.

Наследственные изменения – мутации как основной материал для эволюционного процесса. Эволюционное значение различных форм мутаций. Мутации – это наследственные изменения генотипа. Это изменение нормы реакции, которое выражается обычно в появлении новых признаков и свойств, в изменении нормы реагирования на условия среды. Новые признаки могут возникнуть только путем изменения самой нормы реакции, а оно происходит лишь на основе мутаций, то есть благодаря генотипической изменчивости. Это очень важное положение дарвинизма. Дело в том, что все ламаркистские теории основаны на признании в качестве основы эволюции наследование благоприобретенных признаков, то есть изменений, адекватных внешним воздействиям. Ламаркисты считали, что адаптивные изменения в пределах нормы реакции закрепляются наследственно и становятся новой нормой. Механизм эволюции внешне прост до самоочевидности и трудно опровергается экспериментально, так как наиболее трудно в науке доказать отсутствие какого-либо явления (А. Вейсман в семидесятые годы девятнадцатого столетия обрубал хвосты у 70 поколений крыс, но не получил бесхвостых крыс в потомстве).

Поэтому до сих пор продолжаются дискуссии по поводу наследования благоприобретенных свойств (ведь любые новые признаки «приобретаются» организмами).

В этой связи целесообразно сформулировать четкое представление о теоретически мыслимых способах возникновения наследственных изменений и их соответствии представлениям и ламаркизма, и генетики. Очень удобной в этом отношении является терминология, специально разработанная французом К. Дето и примененная И.М. Шмальгаузенем (1969). Теоретически возможны 3 способа наследственного изменения потомков по сравнению с предками:

1) изменение может возникать под воздействием какого-либо внешнего фактора в теле (соме) данного организма, затем каким-либо образом оказаться закодированным в аппарат наследственности данного организма. Этот способ К. Дето назвал соматической индукцией и он строго соответствует принципу наследования благоприобретенных свойств;

2) Изменение может возникнуть под влиянием какого-либо фактора внешней среды, действующего независимо параллельно на сомю (тело) организма и на его наследственный аппарат, то есть вызывающего одновременно соматогенное и бластогенное изменение. Такой случай, не подразумевающий соматической индукции, назван параллельной индукцией. Пример - действие ионизирующей радиации, вызывающей одновременно лучевую болезнь и мутации генеративных клеток, но это не соответствует ламаркизму, так как и морфозы (лучевая болезнь), и мутации половых клеток – не адаптивны;

3) третий теоретически мыслимый случай – изменение генеративного аппарата (бластогенное изменение) без изменения сомы родителей, то есть генеративная индукция, соответствующая представлениям генетики о возникно-

вении мутаций. Поскольку организм родителей при генеративной индукции не меняется, о наследовании благоприобретенных свойств не может быть и речи.

Лишь параллельная и генеративная индукции подтверждены экспериментально. Соматическая индукция остается гипотезой. Поэтому рассматривая типы мутаций, мы должны помнить, что, хотя мутации могут возникать в любой клетке, но для эволюционного процесса, происходящего при смене поколений, имеют значение только генеративные мутации, то есть мутации клеток зародышевого пути, гамет, не дробившейся зиготы. Лишь эти мутации могут передаваться следующему поколению. Соматические мутации могут влиять на жизнеспособность особей и, таким образом, оказывают косвенное воздействие на процесс эволюции, но не служат материалом эволюции. Именно генеративные мутации мы будем иметь в виду в дальнейшем рассмотрении эволюции.

По своей природе мутации могут быть весьма различны, хотя во всех случаях являются дискретными изменениями общего кода наследственной информации. К основным типам мутаций относятся генные, хромосомные, геномные и внеядерные.

Генные (точечные) мутации относятся к наиболее распространенным. Они обусловлены качественным изменением отдельных генов, входящих в состав хромосом, и заключаются в преобразовании химической структуры молекулы ДНК, то есть в замене, выпадении или вставке дополнительных азотистых оснований, а также в изменении положения нуклеотидов внутри гена. Эти изменения в структуре гена приводят к нарушению в списывании с него генетической информации и в конечном итоге обуславливают появление новых в клетке и организме в целом.

Хромосомные мутации могут происходить внутри отдельных хромосом или между разными хромосомами при перемещении части одной хромосомы на другую. К внутрихромосомным мутациям относятся выпадение участка хромосомы, удвоение определенных участков, поворот части хромосомы на 180° . Межхромосомные мутации включают обмен участками между двумя не гомологичными хромосомами, что приводит к образованию новых хромосом. Хромосомные мутации обычно приводят к резким морфологическим и функциональным изменениям и даже нередко бывают летальными.

Геномные мутации включают несколько типов: гаплоидию, анеуплоидию и полиплоидию. Гаплоиды – организмы, содержащие половинный набор хромосом по сравнению с исходными формами. К анеуплоидам относятся организмы с увеличенным или уменьшенным числом хромосом, но не кратном гаплоидному (происходит за счет добавления или потери из набора отдельных хромосом). Явление полиплоидии выражается в кратном увеличении числа хромосом.

Внеядерные мутации - изменение некоторых постоянных и более или менее автономных внеядерных структур клетки (митохондрии, пластиды и т.п.).

Важнейшее положение в генетике, и теории эволюции – представление о том, что мутации не направлены и случайны. Это означает, что новая мутация не адекватна вызывающему ее фактору. Например, полиплоидия, вызываемая колхицином, не защищает организм от этого алкалоида, а мутации, вызываемые ионизирующим излучением, не способствуют выработке веществ - радипротекторов. Представление о не направленности мутаций не подразумевает их бес-

причинности. Мутации возникают либо под действием факторов среды, к которым организмы не могли приспособиться в ходе предшествующей эволюции (радиация, химические мутагены и т.п.), либо по причинам, обусловленным сложностью организации генетического аппарата (тепловые колебания атомов в молекуле ДНК). Эти так называемые спонтанные мутации отличаются от индуцированных только тем, что мы не знаем причин их возникновения, а не отсутствием причин. Представление о не направленности мутаций в то же время не опровергается наличием мутагенов с четко определенным спектром действия. Мутации неопределенны в том смысле, что они не адаптивны.

Вот эти ненаправленные изменения нормы реакции настоящее время и рассматриваются как элементарный эволюционный материал, который должен удовлетворять следующим требованиям:

а) эти материальные единицы, выступающие в виде элементарных наследственных изменений, должны с определенной достаточной частотой постоянно возникать у всех живых организмов (иначе говоря, их должно быть много);

б) эти изменения должны затрагивать все признаки и свойства живых организмов, вызывая их отклонения в разных направлениях от исходных форм (они должны быть разными);

в) они должны затрагивать «биологически важные» свойства особей;

г) должны не только возникать, но и в разных концентрациях встречаться в природных популяциях всех живых организмов (должны находиться на «строительной площадке» эволюции – популяции);

д) часть из этих изменений должны «выходить» на историческую арену эволюции, участвуя в образовании низших таксонов, то есть распространяться в ареале, включающем одну или больше популяций;

е) природные скрещивающиеся таксоны должны отличаться друг от друга различными наборами и комбинациями элементарных единиц наследственной изменчивости.

По своим свойствам всем этим требованиям отвечают неопределенные изменения – мутации. Поэтому именно мутации различных типов являются элементарным эволюционным материалом.

Важнейшими характеристиками мутаций с эволюционной точки зрения являются частота возникновения, встречаемость в природных популяциях, влияние мутации на те или иные признаки организма.

Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается в числе гамет одного поколения, содержащих определенную мутацию, по отношению к общему числу гамет. В общем, в природных условиях частота возникновения спонтанных мутаций низкая и составляет у разных организмов 10^{-5} - 10^{-7} , реже до 10^{-2} . Но если учесть, что число генов в генотипе составляет несколько десятков тысяч, а количество особей в популяции тоже много, то общее количество мутаций достаточно большое и может служить элементарным материалом.

Спектр мутантных признаков, то есть разнообразие признаков оказывается очень широким. Не будет преувеличением сказать, что нет признаков и свойств, которые в той или иной степени не затрагивались бы мутациями. Эти вариации выражаются как в качественных различиях, так и количественно. Тот

факт, что мутации могут затрагивать все без исключения признаки и свойства организмов, является их важнейшим эволюционным свойством.

Следующим важнейшим эволюционным свойством является встречаемость мутаций в природных популяциях. Еще 30 – 40 годы 20 столетия С.С. Четвериков сделал вывод о насыщенности всех популяций разнообразными мутациями. Сейчас это доказано экспериментально. Мутации в конечном итоге определяют синтез новой полипептидной цепи. Раз новой, значит, чаще всего, рецессивная, значит, в фенотипе не проявляется и поэтому накапливается в популяции.

Таким образом, такие характерные особенности мутаций, как достаточно высокая и постоянная частота возникновения, затрагивание мутациями любых, в том числе и биологически важных признаков, насыщенность природных популяций мутациями свидетельствует о том, что мутации как элементарные единицы наследственной изменчивости могут рассматриваться в качестве материала для эволюции, но только элементарного. Элементарного потому, что, во-первых, мутации вредны в каждый конкретный момент времени, а эволюция идет по полезным признакам. Во-вторых, первично возникшие мутации, как правило, в фенотипе не проявляются, и их эволюционная судьба становится ясной только после того, как они выщепятся в гомозиготе (*cc*). Но это проявляется не сразу, поэтому мутации как бы возможный в будущем материал для эволюции и в этом смысле элементарный.

Комбинативная изменчивость и ее роль в эволюции. Как известно, большинство организмов размножаются при посредстве гамет, разноименных по полу и индивидуальности. Так, например, хотя среди растений есть много самоопылителей, но, как оказывается, только немногие являются облигатно, то есть обязательно, самоопыляющимися формами. У всех остальных самоопылителей почти всегда наблюдается факультативное, то есть временное, перекрестное опыление. Поэтому можно утверждать, что в растительном мире в целом господствует перекрестное опыление. У животных соответственно также господствует не самооплодотворение, а размножение при участии двух полов. Таким образом, фактически при господстве скрещивания неизбежно образование генетических комбинаций. Уже отсюда становится ясной огромная роль комбинаций в комбинативной изменчивости. В целом причины комбинативной изменчивости следующие:

- кроссинговер (обмен гомологичными участками хроматид гомологичных хромосом в профазе мейоза);
- независимое распределение родительских хромосом в мейозе;
- случайное объединение гамет при оплодотворении;
- все виды скрещивания.

Еще Ч. Дарвином, как известно, установлен факт благотворного влияния скрещивания на жизнеспособность потомства. В настоящее время по крайней мере одна из причин этого явления ясна. Она состоит в том, что мутации, как правило, вливаются в популяции вида в комбинации с аллеломорфными и вообще другими наследственными качествами. Поэтому сплошь и рядом наблюдается, что относительный вредный эффект мутаций при таком комбинировании их с другими качествами снижается или нейтрализуется. В результате частично

вредные мутации могут приобрести значение полезных изменений. Любая новая мутация возникает и распространяется в популяции всегда только в гетерозиготном состоянии, то есть в весьма ослабленном выражении. В этом случае даже многие летальные мутации мало сказываются на общей жизнеспособности организма. Так как при скрещивании с нормальными особями они передаются половине потомства вновь в гетерозиготном состоянии, то такие мутации свободно размножаются и при половом воспроизведении распространяются в популяции.

Если выражение мутации неблагоприятно даже в гетерозиготном состоянии, то естественный отбор будет препятствовать ее распространению, и она не достигнет большой концентрации. Если же гетерозигота не обладает сниженной жизнеспособностью в данных условиях, то она будет свободно распространяться до тех пор, пока не начнутся более частые скрещивания между гетерозиготами и не появятся гомозиготы с характерными для них мутантными признаками. В редких случаях положительной оценки этих признаков средой, хотя бы в локальных условиях, мутация явится предметом положительного отбора и быстро завоюет всю локальную популяцию.

Однако в любой природной популяции распространяется не одна мутация, а очень и очень многие. При половом размножении все они комбинируются самым различным образом. При комбинировании мутаций наблюдается не простое суммирование признаков, а интеграция новых качеств. Если одна мутация вызывает нарушение жизненно важных соотношений, то другая мутация может это соотношение восстановить и, таким образом, нейтрализовать вредное влияние первой мутации. В результате комбинирования возможны не только нейтрализация неблагоприятных выражений разных мутаций, но и возникновение совершенно новых физиологических и морфологических свойств организма, которые в данных условиях существования получает значение положительного приобретения. Расчеты показывают, что в общей форме число возможных комбинаций, которые могут дать 2 скрещивающиеся особи, описывается формулой

$$[r(r+1)/2]^n, \text{ где } n - \text{число локусов, а } r - \text{число аллелей.}$$

Это значит, что комбинирование делает потомство более многообразным как генетически, так и фенотипически. К тому же комбинирование стимулирует новые проявления наследственной изменчивости, которую мы называем комбинативной.

Однако, несомненно, основное значение имеет тот факт, что при комбинировании снижается и даже нейтрализуется относительно вредный эффект мутаций. Наиболее ярко доказала это сельскохозяйственная практика. Давно известно, что при близкородственном разведении, или инбридинге, у животных наблюдается явление вырождения, которые проявляются в понижении жизнеспособности, снижении плодовитости, развитии уродств. Причины этого гомозиготное проявление многочисленных летальных и полублетальных мутаций. Но стоит перейти к аутбридингу, то есть к неродственному скрещиванию, вредный эффект мутаций снижается. Это связано с тем, что при скрещивании мутации, как правило, находятся в гетерозиготном состоянии, которое есть прямой результат комбинирования.

Таким образом, значение комбинативной изменчивости заключается в следующем:

- 1) стимулирует возникновение новых наследственных изменений;
- 2) повышает генотипическое и фенотипическое многообразие потомства;
- 3) повышает жизнеспособность потомства;
- 4) нейтрализует вредное влияние мутаций.

По всем этим причинам комбинации со включенными в них через скрещивание мутациями становятся непосредственным материалом для эволюции. Однако комбинации также, как и мутации сами по себе не могут обеспечить эволюционный процесс, так как комбинации возникают в природе относительно свободно, в большом количестве. При этом возникают самые различные комбинации, вовсе не обязательно «удачные», в том числе необязательно жизнеспособные. Напротив, часто возникают и вредные комбинации, ведущие организм к гибели.

Основное значение комбинаций заключается в том, что под влиянием комбинирования при скрещивании комбинативные формы становятся многообразными, биологически не равноценными. Эта разнообразная масса индивидуумов данного вида становится тем фактическим неисчерпаемым материалом, за счет которого и развертывается внутривидовой эволюционный процесс.

Коррелятивная изменчивость. Коррелятивная изменчивость - это вторичные изменения, возникающие в ходе онтогенетического развития под влиянием какого-либо первичного изменения. Фенотипически корреляции выражаются в соотносительном изменении функций и структуры органа или его части в зависимости от изменений в функции и структуре другого органа или его части. Корреляции являются, следовательно, соотносительными функциональными изменениями органов или их частей. Благодаря исследованиям И. И. Шмальгаузена, различают следующие типы корреляций.

Морфогенетические корреляции, которые приурочены преимущественно к эмбриональной стадии онтогенеза. С первых стадий развития яйца и последующего органогенеза морфогенетические или формообразовательные корреляции играют ведущую роль в эмбриогенезе. Например, после образования глазной чаши у позвоночных развивается хрусталик. Если удалить глазную чашу у эмбриона травяной лягушки, то не образуется хрусталик. Если же пересадить глазной бокал в эктодерму, где глаз нормально не развивается, то «чужеродная» эктодерма образует хрусталик. Наконец, можно сделать и следующее. Эктодерму, противоположащую глазной чаше, удалить, а на ее место пересадить другую эктодерму. Тогда из материала последней образуется хрусталик. Таким образом, становится ясно, что глазная чаша оказывает организующее влияние на образование хрусталика и наоборот.

Подобные опыты были распространены на самые различные части эмбриона, причем во всех случаях были ясно показаны коррелятивные зависимости между органами.

Эргонтические корреляции (греч. «эргон» - работа) корреляции по преимуществу относятся к постэмбриональному периоду онтогенеза, но особенно характерны для юношеского периода. В этот период при становлении органов и систем происходит взаимное приспособление органов (развитие костей и мышц, суглобных поверхностей и т.д.)

Как мы уже знаем, корреляции возникают в ходе индивидуального развития организма. Между отдельными частями и органами устанавливаются взаимозависимые связи. Поэтому можно сказать, что благодаря наличию корреляций организм становится целостным. Части его нормально функционируют только в их связях друг с другом. Организм в ходе индивидуального развития формируется не как механический агрегат частей, а как целостность. Поэтому и значение корреляций в эволюции, прежде всего, заключается в том, что при коррелятивной изменчивости эволюирует весь организм в целом, со всеми его достоинствами и недостатками.

Кроме того, корреляции определяют «пригодность» данной мутации ко всему организму. Поэтому корреляции являются проводниками в жизнь конкретных мутаций, являясь инструментом, который определяет их жизнеспособность (конечно, через борьбу за существование). Благодаря корреляциям, мутации превращаются из элементарного материала для эволюции в непосредственный.

Модификации, их особенности и формы. Эволюционное значение модификаций. Термин «модификация» был предложен датским генетиком В. Йогансенем. В широком смысле слова под модификациями следует понимать ненаследственные изменения, возникшие под влиянием факторов абиотической и биотической среды в пределах реализации одной нормы реакции. Совокупность всех этих факторов вызывает ненаследственные фенотипические изменения более или менее глубокого характера. Все же главнейшее модифицирующее значение имеют температура, влажность и свет, а для водных организмов – солевой состав воды.

Модификации не связаны с преобразованием генотипа, но масштабы модификационной изменчивости ограничиваются генотипически детерминированной нормой реакции, то есть модификации образуются в пределах нормы реакции генов. Модификации не наследуются, но лишь в том понимании, что если исчезает вызывавший их фактор, то не проявляются и они. Диапазон модификационной изменчивости у каждого организма определяется его генотипом. Модификации, как правило, не нарушают нормального равновесия физиологических процессов организма и его соответствия окружающей среде. Большинство случаев модификации оказываются адаптивными для их обладателей.

При изучении модификаций уже Ч. Дарвином была вскрыта весьма характерная черта. Модификации всегда строго закономерны и специфичны, то есть один и тот же фактор вызывает у разных организмов различные модификации в соответствии с различиями их генотипов (их норм реакции). К примеру, повышение температуры вызывает у прыткой ящерицы посветление кожных покровов, а у степных ящериц – потемнение. Антилопы гну из Африки в Аскании-Нова приобретают зимний волосяной покров, а оленебык – сохраняет летний наряд, то есть реакция на один и тот же фактор оказывается различной в зависимости от различия генотипа.

Другой особенностью модификационной изменчивости является тот факт, что модификационные изменения одного и того же организма оказываются различными на разных стадиях развития и при разных физиологических состояниях. Примером могут служить классические исследования А. Вейсмана (1895),

показавшие, что у бабочки *Arachnia levana* наблюдаются 2 формы - *levana* и *prorsa*, различающиеся по рисунку крыла: первая форма – светлая, отрождающаяся из перезимовавших куколок, вторая – из летних куколок. Зависимость возникновения этих форм от температурных факторов доказана, хотя одновременно было показано, что эти зависимости много сложнее.

Изложенные примеры показывают и третью особенность модификаций – их не наследственность. Это вытекает из того, что поколение одной и той же формы в разных условиях дает разные модификации. Не наследственность модификаций доказал еще Иогансен в своих наблюдениях над чистыми линиями фасоли. Чистой линией называют серию поколений, полученных от одного конкретного самоопыляющегося растения. Такая чистая линия некоторое время остается генотипически относительно однородной. Иогансен показал, что, несмотря на наследственную однородность материала одной чистой линии, семена потомства ее различны по величине, массе и другим признакам, и что эти различия являются последствием индивидуальной дифференцировки в несколько иных условиях развития каждого семени. Кроме того, Иогансен высевал крупные, средние и мелкие семена одной и той же чистой линии и констатировал, что размеры семени в указанных выше условиях не влияют на размеры семян потомства.

По своему характеру модификации могут быть, как индивидуальные (только что рассмотренный пример), так и групповые. Например, кожа травяных лягушек под влиянием понижения температуры темнеет, то есть имеется налицо модификационная изменчивость, носящая однотипно общий. Групповой характер.

Значение модификаций. В эволюции большую роль играют адаптивные модификации. Развитие широкой способности к адаптивным модификациям полностью связано сразнообразием условий существования для данного вида организмов. Модификационный полиморфизм, являясь ярким показателем индивидуальной пластичности организма, дает предпосылки для быстрого его изменения у случае резкого изменения условий существования. Их значение трудно переоценить. Обуславливая переживание особей, они определенным образом сказываются и на всем процессе эволюции:

1) как и другие регуляторные механизмы, они, прежде всего, позволяют накапливать большое число мутаций скрытом виде;

2) способность к приспособительным модификациям допускает непосредственное расселение организмов в новых биотопах, если условия жизни них укладываются в пределы норм его приспособительного реагирования. Так, у животных большое значение приобретают формы легко обратимого физиологического реагирования, которые проявляются, в частности, в виде приспособительного поведения. Они в свою очередь способствуют процветанию вида и его дальнейшей прогрессивной эволюции. Поэтому модификации – проводники в жизнь мутаций.

Наследственная изменчивость – предпосылка эволюции. Как вы должны были заметить, при рассмотрении роли различных форм изменчивости мы почти не затрагивали дарвиновской теории борьбы за существование и естественного отбора, то есть мы предприняли попытку обсудить вопрос об эволю-

ционном значении мутаций, комбинативной изменчивости, корреляций и модификаций независимо от этой теории. Однако обзор эволюционного значения этих форм изменчивости вне связей с теорией отбора неизбежно неудовлетворительный. Очевиден вывод, что мутации дают элементарный материал для эволюции, что комбинации дают непосредственный материал для эволюции, что при выявлении значения корреляций уже вообще невозможно обойтись без кратких слов относительно естественного отбора. Это происходит потому, что полностью эволюционное значение форм изменчивости и наследственности можно понять только на основе и в свете теории естественного отбора. Это видно из следующих доказательств:

1) мутации не обеспечивают эволюционного процесса, так как они относительно вредны, в то время, как эволюционное развитие приспособлений, то есть полезных изменений, которые, следовательно, неравнозначны мутациям. Отсюда ясно, что мутационная теория обеспечить приспособительный характер эволюционного процесса не может. Кроме того, мутационный процесс протекает каждом поколении, в то время, как вид изменяется и превращается в другой вид на протяжении многих поколений. Поэтому свести эволюционный процесс к мутационному процессу нельзя;

2) комбинации не обеспечивают эволюционного процесса, так как они возникают стихийно и они в пределах видовых популяций относительно свободны. Поэтому через комбинирование могут возникнуть разные формы - приспособленные и неприспособленные. Однако популяции вида всегда состоят из более или менее приспособленных форм. Значит не сама комбинация, а что-то другое создает приспособительную эволюцию;

3) модификации и корреляции тоже не обеспечивают эволюционного процесса, потому что, во-первых, модификации не наследственны и поэтому не могут сами по себе обеспечить закрепление новых особенностей. Во-вторых, модификации могут быть различными – вредными, полезными или индифферентными. Однако в популяции вида, населяющей конкретную стацию, модификации носят, как правило, адаптивный характер. Значит, должен существовать особый фактор, который сохраняет только приспособительные модификации. И в этом случае видно, что модификации не обеспечивают приспособительного характера эволюции. То же самое можно сказать и о корреляциях. И они сами не обеспечивают гармоничных форм;

5) Наследственность не обеспечивает стойкой видовой формы. Подобно тому, как различные формы изменчивости не объясняют поступательного эволюционного процесса, так и фактор наследственности недостаточен для объяснения стойкости видовой формы, стойких признаков конкретных организмов, учитывая темпы и характер изменчивости. Фактор наследственности, или, иначе, генетическая преемственность, не объясняет стойкости признаков видовой формы на протяжении большого геологического времени. Значит, кроме генетической преемственности должна существовать какая-то другая форма преемственности. Эта филогенетическая преемственность основана на том, что признак становится очень стойким не потому, что с ним стойко связано неизменное наследственное основание, а потому, что это признак надолго сохраняет свое полезное значение. Ясно, что стойкость признака на протяжении длинной истории

вида или группы видов определяется естественным отбором, а не предполагаемым постоянством генов.

Таким образом, различные формы изменчивости не могут объяснить поступательный эволюционный процесс, всегда носящий приспособительный характер. Наследственность хотя и может объяснить сходство особей в ряду поколений с родоначальной родительской парой, но недостаточна, для объяснения стойкости видовой формы во времени. Тем более, только наследственность не может объяснить стойкости отдельных признаков на протяжении многих миллионов лет.

Все это показывает, что объяснить эволюционный процесс действием только изменчивости и наследственности практически невозможно. И изменчивость, и наследственность, являются необходимыми и обязательными предпосылками процесса эволюции, но не более.

Лекция 10. Популяция – элементарная единица эволюции.

Популяция – элементарная единица эволюции. При логическом анализе всякого процесса следует выделять элементарную единицу, в которой протекает это процесс, элементарные изменения, или явления, которые возникают как результат этого процесса, элементарный материал – те «кирпичики», из которых складывается любое изменение, и, наконец, элементарные факторы – те основные силы, которые приводят в движение всю систему.

Поэтому первой задачей в эволюционных рассуждениях должна быть выявление и строгая формулировка элементарной эволюционной единицы и элементарного эволюционного явления.

Если рассуждать логически, исходя из сущности эволюционного процесса, элементарная единица эволюции должна удовлетворять следующим требованиям:

- 1) она должна реально и конкретно существовать в природных условиях;
- 2) она должна быть как таковая далее не подразделима, элементарна, то есть выступать во времени и пространстве как некое единство;
- 3) она должна быть как таковая способна во времени, то есть наследственно изменяться в ряду большого числа биологических поколений.

Такой единицей, конечно, не может быть индивид, особь, во всяком случае, у большинства живых организмов, размножающихся половым путем. Особь хотя и элементарна, и реально существует в природе, не может существовать в течение большого числа поколений, в течение которых идет эволюция. Правда, согласно ламаркизму, для эволюции не нужна группа особей, достаточно одного организма, размножающегося бесполом путем, или пары особей при половом размножении. Если предположить, что градация или волевое стремление к совершенствованию представляют собой реальный механизм эволюции, то для перехода на новый уровень достаточно ряда поколений, то есть пары особей в каждом поколении. При признании соматической индукции, то есть возможности наследования благоприобретенных свойств, для процесса эволюции также достаточно ряда поколений одной пары, меняющихся под действием среды. Надо

отметить, что в обоих случаях вообще необъяснимо само наличие полового размножения.

А. Вейсман в 30-е годы в своей первоначальной схеме неodarвинизма считал, что уже в зародышевой плазме происходит борьба зачатков развивающегося организма. Поэтому согласно его точке зрения для эволюционного процесса достаточно конкуренции этих зачатков. Поэтому для эволюции не надо группа особей, достаточно индивидуума.

Особь в качестве единицы эволюции рассматривают также все теории скачкообразного видообразования. Так. Г. Де Фриз (1906) – один из основателей научной генетики – считал, что новые виды возникают скачком от одной родоначальной мутантной особи. В 1974 году аналогичную теорию видообразования сформулировал Ю.А. Алтухов, считавший, что новые виды возникают от отдельных, репродуктивно изолированных особей.

Таким образом, все теории эволюции, кроме дарвинизма, признают наименьшей эволюирующей системой отдельный организм – особь. Только дарвиновская концепция, по которой основой эволюции служит индивидуальная генетическая изменчивость, а сам эволюционный процесс осуществляется через отбор организмов, а не отдельных генов этих организмов, рассматривает в качестве элементарной единицы группу особей, разнообразных и генотипически, и фенотипически, так как отбор может происходить только в группе особей.

Такие реально существующие в природе группы особей, как семья, род, сая, стадо, не могут быть элементарной эволюционной единицей, так как они не имеют собственной эволюционной судьбы, в силу их малочисленности, временного существования, или отсутствия скрещивания между особями (стая, стадо).

Раньше думали, что такой ареной эволюционных процессов является вид. В самом деле, виды реально существуют в природе в течение большого числа поколений, то есть имеют свою собственную эволюционную судьбу. Но мы знаем, что практически все виды живых организмов в пределах своего ареала распределены неравномерно: они либо распадаются на территориально разобщенные группы индивидуумов (например, березовые рощицы в лесостепи, сфагновый мох, или клюква, по верховым болотам в Беларуси), или, если индивиды распределены по всей территории, плотность населения сильно варьирует от места к месту (при этом территории, густо населенные, отделяются одна от другой территориями, слабо населенными. Поэтому, а также ввиду огромной численности и внутренней гетерогенности, элементарной эволюционной единицей не может быть вся совокупность особей данного вида, вид в целом.

Эта неравномерность распределения особей вида в пределах ареала ведет к тому, что вся совокупность особей каждого вида в природных условиях подразделяется на ряд отдельных более или менее сильно изолированных друг от друга совокупностями, обычно именуемых популяциями (*populus* - население). Термин впервые ввел Йогансен для различения группы гетерозиготных особей от группы гомозиготных.

Вид не может выступать элементарной эволюционной единицей, потому что в процессе эволюции виды дифференцируются на две и большее число дочерних видов. Случаи эволюции без дивергенции редки и надежно не доказаны. Дивергенция же начинается в рамках исходного вида между сестринскими по-

пуляциями, каждая из которых постепенно приобретает новые признаки, не свойственные не только прежним поколениям данной популяции, но и другим популяциям того же вида, существующим синхронно с ней.

Принимая дивергентную эволюцию и наличие реально существующих природе популяций, нельзя рассматривать вид в качестве группы организмов, эволюирующей как единое целое. В противном случае придется либо считать единицей эволюции особь, либо признать, что внутри вида нет автономных единиц, и весь видовой генофонд представляет собой единое целое, то есть признать реальностью внутривидовую панмиксию.

Надо, однако, учитывать следующее обстоятельство: представление о популяции в качестве элементарной единицы эволюции не исключает возможность того, что комплексы демов, подвиды и виды могут эволюировать как целое. Во-первых, ряд факторов среды может быть одинаков для всего вида (Климатические и другие абиотические факторы, биотические связи данного вида). Во-вторых, общность генофонда вида, обмен генами между соседними популяциями, указывает на то, что во всех популяциях вида могут подвергаться отбору сходные уклонения.

Иными словами, популяция может эволюировать как автономная единица, постепенно обособливаясь от всей остальной массы вида, и в то же время по ряду признаков как единое целое могут эволюировать и системы популяций (подвиды, виды). Но элементарной эволюционной единицей является только популяция.

Понятие «популяция». Типы популяций. Ввиду большой важности для эволюционного учения точного представления о том, что такое популяция, нам придется специально уделить этому вопросу внимание.

Мы уже говорили, что особи одного вида распределены в пространстве неравномерно. Например, малых сусликов в степной зоне в отдельных местобитаниях больше, чем в других. Они здесь расселены с максимальной плотностью, образуя отдельные поселения или колонии, Границы территории, используемой одной колонией, вплотную прилегают к границам территории другой колонии. Но вот встречается засушливый участок, где нет растительности, способной обеспечить длительное существование сусликов, и плотность постоянного населения резко падает. Суслики встречаются здесь только периодически, забегая с соседней территории, где они живут оседло.

За этой пустынной зоной вновь располагаются участки, где население сусликов более или менее плотное и стабильное. Если проанализировать развитие этих изолированных больших колоний сусликов на протяжении нескольких лет, то окажется, что в пределах близких колоний большая часть зверьков смещивается в период размножения.

Между колониями, разделенными сухими и пустынными участками, тоже существует некоторый обмен особями, но такой обмен сравнительно невелик и нерегулярен. Очень существенно то, что такие популяции всегда отделяются от соседних той или иной степенью изоляции, всегда неполной. Понимается это в том смысле, что внутри популяции случайное скрещивание и «перемешивание» особей осуществляется легче и чаще, чем между соседними популяциями.

Итак, популяция реально существует в природе, она выступает во времени и пространстве как определенное единство. Различия между существующими в природе популяциями поддерживаются и усиливаются не только генетической разнокачественностью их, но и неизбежно возникающими внешними условиями. Это становится понятным, если учесть, что практически невозможно создать абсолютно одинаковые условия для нескольких территориальных группировок.

Основными критериями популяции, таким образом, является возможность свободного скрещивания между ее особями (панмиксия) и территориальная изоляция от других подобных групп на протяжении жизни достаточно большого числа поколений. Эти критерии позволяют рассматривать очень различные по величине популяции тех или иных видов, которые могут отличаться как величиной занимаемой территории, так и численностью особей. При этом популяции можно дать достаточно строгое общее определение:

Популяция – территориальная совокупность свободноскрещивающихся особей одного вида, объединенная панмиксией и на протяжении достаточно длительного времени (не менее продолжительности жизни нескольких поколений) отделена той или иной степенью давления изоляции от подобных совокупностей особей.

Это определение ни идеально и подходит фактически только для организмов, размножающихся половым путем. Определение же популяции, которое охватывает все группы организмов, кроме вирусов, следующее:

Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Рассмотрим более подробно основные положения этих определений.

Для популяции характерно «длительное время» существования (время в эволюции - число поколений). Кратковременные группировки, состоящие даже из большого числа особей, нельзя еще считать популяциями. Так, например, саджа в отдельные годы встречается большими группами за тысячи км от своего обычного центрально-азиатского пустынно-полупустынного ареала. Однако через одно - два поколения эти группы исчезают.

Популяция существует как самостоятельное эволюционное единство длительное время. Чрезвычайно важное в определении популяции выражение «та или иная степень панмиксии». Именно панмиксия в первую очередь и определяет единство популяции, как эволюционной структуры. Степень панмиксии во всех случаях внутри популяции должна быть выше, чем между соседними популяциями. Например, травяные лягушки, мечущие икру в одном большом озере, конечно, репродуктивно изолированы от лягушек другого озера, хотя, несомненно, что отдельные особи могут попадать из одного озера в другое.

В определении популяции недаром введено требование «той или иной степени давления изоляции». Все популяции внутри вида отделены друг от друга какими-то изоляционными барьерами, но высота этих барьеров, степень изоляции будет различна у разных видов (птицы – ничтожна, малоподвижных организмов – велика).

Приведенные определения касаются в основном двуполоых, перекрестно оплодотворяющихся форм. Но и у других организмов существуют совокупности индивидов, аналогичные популяциям. Поэтому выделяют панмиктические популяции и клональные. У клональных популяций репродуктивная устойчивость обеспечивается делением индивида на дочерние особи с образованием зачастую слитных колоний.

Каждая популяция в отличие от отдельной особи, семьи, стада, стаи, обладает собственной эволюционной судьбой в том смысле, что на протяжении жизни большого числа поколений она может существовать без какой-либо взаимосвязи с другими частями вида, изменяться, приспосабливаться к специфическим условиям, даже вступать в конкурентные отношения с другими популяциями того же вида или исчезать в процессе эволюции. Всякий же новый вид при своем возникновении проходит стадию, когда он является лишь популяцией родительского вида, но это вовсе не означает, что каждая популяция в будущем превратится в новый вид. Потенциально же каждая популяция может развиваться в новый, отличный от родительского, вид. Залог этому - эволюционная самостоятельность всякой популяции, возможность саморазвития ее в конкретных условиях существования.

В то же время хорошо известно, что существующее в природе число популяций намного превосходит существующее число видов. Значит, имеющиеся эволюционные потенции перехода в новый вид реализуются в развитии популяций сравнительно редко. Вид, как целое, тоже обладает собственной эволюционной судьбой, но поскольку он оказывается сложной системой, подразделяемой на меньшие единицы – популяции, то и роль элементарной эволюционной единицы отводится не ему, а популяции, отвечающей всем требованиям элементарным эволюционным структурам или единицам.

Основные экологические характеристики популяций. Основными экологическими характеристиками популяции являются величина занимаемого пространства (ареал), численность особей, возрастная и половая структура, а также популяционная динамика.

Популяционный ареал. Ареал, занимаемый популяцией, может быть неодинаковым как для разных видов, так и в пределах одного вида. Например, в большом смешанном лесу средней полосы нашей страны, занимающем более или менее однородный участок местности в определенном месте может расти небольшая группа деревьев, кустарников или многолетних трав, отделенная от других таких групп особей этого вида расстоянием, непреодолимым для пыльцы. С другой стороны на большом (в сотни га) пойменном лугу может существовать популяция какого-нибудь одного растения.

Величина ареала популяции в значительной мере зависит от степени подвижности особей – «радиусов индивидуальной активности». Ареал популяции может быть репродуктивным (часть ареала, где особи данной популяции размножаются) и трофическим (пространство, где особи популяции находят себе пищу). Чаще эти ареалы совпадают, но нередко трофический ареал с репродуктивным не совпадает, например, у перелетных птиц.

Численность особей в популяции. Численность особей в популяции обеспечивает возможность скрещивания. В связи с размером ареала популяций чис-

ленность популяций может значительно изменяться (от нескольких десятков до миллионов особей). Показателем, объединяющим величину ареала и численности, является плотность, выражающаяся обычно количеством особей на единицу площади или объема. Плотность обеспечивает панмиксию.

С вопросом о численности популяций связана проблема минимальной численности. В каждом конкретном случае минимальная численность популяции оказывается специфической для разных видов. Но во всех случаях минимальная численность популяции должна обеспечивать свободное, исключаящее близкородственное, скрещивание и быть таковой, чтобы при любых колебаниях численности популяции часть особей популяции оставалась в живых.

Динамика популяции. Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. Причины этого чрезвычайно многообразны и в общей форме сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов. Так, на одном из небольших островков у юго-западного побережья Англии обитает в диком виде популяция кроликов. В период максимальной численности общее число кроликов достигало 10000, а однажды, после холодной и малокормной зимы сократилось до 100 особей. Это имеет большое эволюционное значение, на что обратил внимание С.С. Четвериков, который назвал колебания численности популяции «волнами жизни».

Возрастной состав популяции. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои отношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения. Возрастная структура популяции может быть весьма простой, например, у бурозубки обыкновенной, или весьма сложной, например, в популяции дуба. Но во всех случаях возрастная структура популяции носит конкретный приспособительный характер.

Половая структура популяции. Как известно, генетический механизм определения пола обеспечивает расщепления потомства по полу в отношении **1:1**. В силу неодинаковой жизнеспособности мужского и женского организма это первичное соотношение порой уже заметно отличается от вторичного (характерного при родах у млекопитающих) и, тем более заметно отличается от третичного – характерного для взрослых особей. У человека, например, вторичное соотношение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16 – 18 годам это соотношение (в результате повышенной мужской смертности) выравнивается и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам – 50 мужчин на 100 женщин. Знание экологической структуры популяции – обязательное условие глубокого изучения популяции, как единицы эволюции в природе.

Еще более важное значение имеет анализ основных *эволюционно-генетических характеристик популяций*.

Начало генетического изучения популяций положила работа Йогансена «О наследовании в популяциях и чистых линиях», экспериментально доказавшая эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов, какими являются все природные популяции. Одновременно было продемонстрировано неэффективность действия отбора в чистых линиях – потомстве одной самооплодотворяющейся особи, сравнительно однородном по наследственным свойствам.

Сейчас известно, что все природные популяции гетерогенны, насыщены мутациями в силу постоянно идущего мутационного процесса. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии, то есть *при постоянстве и невысоко интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав может оставаться в среднем статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени.*

Это является сущностью закона Харди – Вайнберга, этого треугольного камня современной популяционной генетики, четко отражающего суть явления генетической изменчивости популяций и позволяет дать ее количественную оценку. Закон Харди – Вайнберга указывает на постоянно существующие в популяции потенциальные возможности для ее стабилизации. Расчеты Г. Харди сводились к следующему:

Предположим, что в популяции число форм гомозиготных по разным аллелям одного гена (AA и aa) одинаково. Если особи – носители данных аллелей – совершенно свободно скрещиваются друг с другом, то возможны следующие комбинации:

Самки	Самцы	
	0,5A	0,5a
0,5A	0,25AA	0,25Aa
0,5a	0,25Aa	0,25aa

Цифры показывают, что в данном поколении в популяции будут возникать гомозиготы AA и aa с частотой по 0,25, а гетерозиготы Aa – с частотой 0,5. Это же соотношение по подобным расчетам сохранится и в последующих поколениях. Если частоту встречаемости одного аллеля данного гена определить, как q, то частота альтернативного аллеля того же гена может быть определена, как 1- q. В потомстве свободно скрещивающихся особей должны быть следующие отношения таких аллелей,

Самки	Самцы	
	q	1-q
q	q ²	q(1-q)
1-q	q(1-q)	(1-q) ²

При суммировании это дает формулу Харди – Вайнберга:

$$q^2 + 2q(1-q) + (1-q)^2, \text{ или } [q + (1-q)]^2.$$

Гетерогенность популяций. Исходя из закона Харди – Вайнберга С. С. Четвериков (1926) рассмотрел реальную ситуацию, складывающуюся в природе. Мутации обычно возникают и сохраняются в рецессивном состоянии и не нарушают общего облика популяции. Поэтому генетическая гетерогенность природных популяций – главнейшая их особенность. Она поддерживается за счет мутаций, процесса рекомбинаций. Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и скрещиванием, позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления не только вновь возникающие наследственные

изменения, но и те, которые возникли очень давно и существуют в популяции в скрытом виде, в виде «мобилизационного резерва наследственной изменчивости».

Внутрипопуляционный полиморфизм. Существование двух и более генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется полиморфизмом.

Все многообразные случаи полиморфизма по механизму возникновения разделяются на две большие группы: гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию положительного отбора гетерозигот. При адаптационном полиморфизме две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях.

Генетическое единство. Не смотря на гетерогенность, любая популяция – сложная генетическая система, находящаяся в динамическом равновесии. Это чрезвычайно важный вывод популяционной генетики.

Популяция – минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений. Только в настоящей природной популяции, при достаточной численности генетически разнообразных партнеров по спариванию возможно поддержание на необходимом уровне генетической разнокачественности все системы в целом. Этим свойством не обладает ни особь, ни отдельная семья или группа семей.

Итак, основные генетические характеристики популяции: постоянная наследственная гетерогенность, внутреннее генетическое единство и динамическое равновесие отдельных генотипов. Это характеристика популяции как элементарной эволюционной единицы.

Таким образом, реально существующая в природе, известная по экологическим, морфофизиологическим, генетическим свойствам популяция является элементарной единицей эволюционного процесса. Это связано с ее генетическим единством и возможностью неограниченно долгого существования. Выделение элементарной эволюционной единицы позволяет описать элементарное эволюционное явление – стойкое изменение генотипического состава популяции.

Но охарактеризовать микроэволюцию можно лишь, говоря о совокупности элементарных эволюционных явлений, направленно текущих в популяции под влиянием различных эволюционных факторов.

Лекция 11. Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов эволюции. Элементарные факторы эволюции.

Элементарное эволюционное явление. Таким образом, популяция является элементарной эволюционной структурой, отвечающей всем требованиям, предъявляемым к элементарной эволюционной единице. Элементарным же

эволюционным явлением должно считаться наследственное изменение этой эволюционной структуры.

Мы уже выяснили, что одно из основных свойств популяции – генетическая гетерогенность, которая определяется не только постоянным давлением мутационного процесса, но в большей степени комбинаторикой, рекомбинацией генотипов в процессе перекрестного скрещивания. В отсутствие каких либо давлений со стороны или при сохранении постоянства условий генетический состав популяции, слегка флуктуируя, будет оставаться в среднем статистически неизменным долгое время (закон Харди – Вайнберга).

Если же популяция испытает сильное давление со стороны каких-либо внешних факторов, то неизбежно произойдет изменение генотипического состава популяции. Эволюционно значимым окажется не изменение около среднего значения, а именно длительное изменение генофонда. Если такое изменение генофонда окажется не только длительным, но и векторизованным, то есть направленным и необратимым, то можно говорить о происходящем эволюционно значимом событии – *элементарном эволюционном явлении – длительном, необратимом и векторизованном изменении генофонда популяции*. Элементарное эволюционное явление является неизбежным следствием нарушения закона Харди – Вайнберга в природных популяциях, где невозможна панмиксия и постоянно действуют факторы, вызывающие изменение генотипического состава популяции.

Следует подчеркнуть еще раз, что элементарное эволюционное явление – не флуктуация кратковременная, а достаточно длительное изменение генотипического состава популяции, переход одного генотипического равновесия в другое. Видимо уже на этом самом низком уровне процесс эволюции оказывается необратимым. Элементарное эволюционное явление – еще не эволюционный процесс. Однако, без изменения генотипического состава популяции немислимо протекание эволюционного процесса любого, начиная от самого мелкого, до самого крупного масштаба.

Итак, нам уже известен элементарный эволюционный материал, элементарная эволюционная единица, элементарное эволюционное явление. Но совокупности этих элементарных составляющих еще недостаточно для воссоздания картины даже простейших эволюционных процессов. Для этого необходимо учесть те движущие силы – факторы, которые могли бы вызывать и закреплять изменения в единицах эволюции – популяциях. Так как эволюционный процесс характеризуется адаптациями к абиотической и биотической среде, то для осуществления пусковых механизмов эволюции необходимы минимум 3 типа факторов, оказывающих давление на популяцию:

- 1) факторы, обеспечивающие изменение генотипического состава популяции – мутационный процесс, дрейф генов, популяционные волны, миграции;
- 2) факторы, расчленяющие одну исходную популяцию на две или несколько новых, то есть обеспечивающих существование популяции как относительно изолированной группы особей - изоляция;
- 3) фактор или факторы, определяющие направленное изменение генотипического состава популяции, появление адаптаций, усложнение организации,

то есть факторов, собственно направляющих эволюционный процесс. Таким фактором является естественный отбор.

Мутационный процесс. Мутационный процесс – это процесс доставки в популяцию наследственных изменений, вернее возникновение новых наследственных изменений – постоянно действующий источник изменчивости. По своей природе спонтанный ненаправленный мутационный процесс неизбежно вызывает наследственные изменения в популяции и поэтому с полным правом считается элементарным эволюционным фактором.

Прежде всего, охарактеризуем мутационный процесс с количественной стороны, так как она определяет степень возможных давлений, оказываемых этим фактором на популяцию. Вследствие большого числа генов и хромосомных локусов у всех, даже простейших живых организмов и относительно высокой стабильности хромосом, как основных управляющих систем и кодов наследственной информации, передаваемой от поколения к поколению, частота возникновения определенных мутаций всегда относительно очень низка: пределы частот отдельных спонтанных мутаций лежат между 10^{-10} и 10^{-4} на поколение. Но в связи с большим числом генов общая частота всех возникающих мутаций у живых организмов относительно высока – от единиц до нескольких десятков процентов. Следовательно, мутационный процесс оказывает вполне ощутимое давление на популяцию, хотя на отдельные мутантные признаки это давление весьма невелико.

Нами в основном рассматривались генные мутации. Однако, как известно, мутационный процесс включает и другие типы мутаций. Суммарное количество хромосомных мутаций определить значительно сложнее. Но, по имеющимся данным, оно не ниже, чем для генных мутаций.

Спонтанные геномные мутации относительно редки, тем не менее, они также вносят существенный вклад в наследственную изменчивость, особенно в мире растений.

Трудно пока оценить удельный вес цитоплазматических (внеядерных) мутаций, которые, по-видимому, служат важным источником изменчивости у ряда микроорганизмов и растений. Если при этом учесть и различные варианты комбинативной изменчивости, то резервы наследственной изменчивости представляются неисчерпаемыми, то есть на уровне популяций всех видов имеются широкие возможности для преобразований различных признаков и свойств в ряду поколений. Очень важно то, что мутационный процесс является случайным и ненаправленным. В общих чертах это определяется следующими обстоятельствами:

- 1) случайностью мутаций во времени;
- 2) случайностью в пространстве;
- 3) независимостью одной мутации от другой;
- 4) отсутствием закономерного соотношения вновь возникающего мутационного изменения с его адаптивностью к условиям внешней среды.

Случайность и ненаправленность мутационного процесса обеспечивают постоянное разнообразие элементарного эволюционного материала, часть которого может быть реализована естественным отбором в конкретных условиях. В

этом и состоит основное значение мутационного процесса как элементарного фактора эволюции.

В то же время мутационный процесс имеет и некоторые ограничения. Поскольку гены обладают различной мутабельностью и некоторые из них оказываются очень стабильными, становится совершенно очевидно, что вероятность мутаций одного гена бывает намного выше, чем другого, а частота возможных мутаций какого-либо гена нередко ограничивается другими мутантными генами. Таким образом, генотип, как целостная система, накладывает довольно четко выраженные ограничения на возможности мутирования. Иногда интенсивность мутационного процесса несколько снижается и за счет так называемых обратных мутаций, возвращающих ранее мутировавший аллель в исходное состояние. Вероятность обратных мутаций, по многим данным, в 50 раз ниже, чем прямых, и ими можно пренебречь. Кроме того, не смотря на то, что возникновение отдельных мутаций происходит спонтанно, у определенных видов или даже групп видов часто возникают мутации, идущие в одном и том же направлении. Эта закономерность нашла свое выражение в правиле гомологических рядов в наследственной изменчивости, предложенном нашим выдающимся генетиком, академиком Н.И. Вавиловым. Сущность этого правила в том, что близкое генетическое строение отдельных видов, популяций, родов определяет возможности сходных изменений. В этом правиле как бы подчеркивается существование определенных ограничений в направлении действия мутационного процесса. Эти ограничения ставятся генетическим строением организма. Возникающая мутация может изменить что-то существующее, но она не возникает «из ничего». Поэтому, скажем, бесполезно ожидать возникновения красной или синей окраски у мышей, так как в генофонде популяции домового мыши сейчас маловероятны биохимические предпосылки для возникновения таких типов окраски.

Другой хорошо изученной особенностью мутационного процесса является определенная частота возникновения мутаций по определенным признакам у разных видов. Это положение является опять-таки результатом сложившихся взаимодействий между мутационным процессом и отбором. В целом оказывается, что каждая популяция внутри вида обладает собственной характерной частотой мутирования. Эта частота мутирования, большая или меньшая по разным признакам, может изменяться в зависимости от многих условий (изменение температуры, радиоактивности и т.д.).

Следует также отметить, что один мутационный процесс без участия других факторов эволюции, в первую очередь естественного отбора, не может привести к направленному изменению популяции. Мутации беспорядочно возникают по любым признакам и свойствам и отклоняют нормальный средний тип популяции в любую сторону. Свободное поколение таких мутаций в популяции может привести лишь к разрушению тех сложнейших организованных систем, которыми являются и организм, и популяция, и вид в целом. В процессе мутирования нормальная организация постоянно разрушается, но, благодаря направляющему и контролирующему действию естественного отбора, непрерывно и воссоздается.

В этом – в разрушении старого, «отслужившего свой век» - одна сторона и огромное эволюционное значение мутационного процесса. Вторая – в непрерывном накоплении материала для новых и новых изменений популяции.

Таким образом, мутационный процесс является лишь фактором - поставщиком элементарного эволюционного материала. Его давление на природные популяции всегда существует и поддерживает на высоком уровне гетерозиготность этих популяций. В то же время по своим основным свойствам мутационный процесс является фактором, не способным оказывать направляющее влияние на процесс эволюции.

Популяционные волны. Другим важнейшим эволюционным фактором микроэволюции считаются периодические и непериодические изменения численности особей, так называемые популяционные волны.

В природе нет ни одного вида, численность особей у которого из года в год, из поколения поколение, оставалась бы строго стабильной, постоянной. Во всех популяциях происходит изменение численности, масштаб которого может быть огромным (у майских жуков, например, в несколько миллионов раз). Это отмечено также для поденок, комаров, мышевидных грызунов и т.п. Снижение численности чаще всего оказывается связанным с наступлением условий, препятствующих выживанию (например, для насекомых, амфибий, рептилий период холодов в нашем климате). В других изученных случаях существенное значение имеет, например, влияние хищников.

Классификация популяционных волн:

1) периодические колебания численности короткоживущих организмов – характерны для большинства насекомых, однолетних растений, большинства грибов и микроорганизмов. У растений и животных сезонные колебания численности неодинаково отражаются на разных возрастно-половых группах популяции;

2) непериодические колебания численности, зависящие от сложного сочетания разных факторов. В первую очередь они зависят от благоприятных для данного вида или популяции отношений в пищевых цепях: ослабление пресса хищников для популяций жертв, или, например, увеличение кормовых ресурсов для популяций хищников. Обычно такие колебания численности касаются не одного - двух, а многих видов животных и растений и порой ведут к коренным перестройкам всего биогеоценоза;

3) вспышки численности видов в новых районах, где отсутствуют их естественные враги. Примерами таких колебаний численности в XIX – XX вв. служат кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея, центрально-американская ондатра в Евразии и др. В XVI – XVII вв. вспышки численности испытывали расселявшиеся с мореплавателями по всему миру крысы. Неимоверно увеличилась численность домовая муха в связи с распространением помоек и гниющих пищевых запасов;

4) резкие непериодические колебания численности, связанные с природными катастрофами (разрушением биогеоценозов или целых ландшафтов, обусловленных засухой, выгорание, наводнение и т.д.). Виды с подвижными особями или живущими в глубоких слоях почвы страдают меньше неподвижных и малоподвижных форм, живущих в лесу на почве.

Масштабы колебаний численности могут быть различными – майские жуки – в 1 млн. раз. В целом причины количественной изменчивости могут быть весьма различными. В одних случаях они связаны с сезонной периодикой, в других – с более длинными и менее регуляторными периодами, связанными с изменениями климатических условий или урожая кормов. Могут иметь место и случайные катастрофы. Но каким бы ни был механизм колебания численности в каждом конкретном случае, ясно, на численность могут влиять одновременно многие факторы.

Значение популяционных волн, или «волн жизни» по С. С. Четверикову (1916) для эволюции очень велико. С.С. Четвериков обратил внимание на то, что при изменении численности особей в популяции меняется и интенсивность естественного отбора. Оказалось, что это только одно из эволюционных последствий «волн жизни», хотя и важное.

Другим, более важным последствием оказывается реально возникшая возможность резкого изменения генетической структуры популяции. Например, представим себе популяцию из 10000 особей, среди которых в равных количествах распределены пара аллелей *A* и *a*. Соотношение генотипов в такой популяции по закону Харди – Вайнберга окажется следующее:

$$2500AA + 5000Aa + 2500aa.$$

Если эта популяция за счет случайной смертности сократится в 50 раз, то же самое соотношение генотипов, то есть $50AA + 100Aa + 50aa$ сохранится, как показывают точные математические расчеты, лишь с вероятностью в $1/23$. Это значит, что если взять первично 23 популяции с первым распределением, то при сокращении численности в 50 раз лишь в одной из них сохранилось бы то же соотношение генотипов, а в 22 других случаях это исходное распределение было бы нарушено. Это происходит потому, что при резком сокращении численности очень велика доля неизбежной элиминации (гибель части популяции от катастрофических причин или от хищников, от которых не спасают мелкие индивидуальные различия и т.д.). Возможен даже такой ход нарушения первичного соотношения, что в одной из популяций останутся одни аллели *A* (то есть особи с генотипом *AA*), тогда, как в другой останутся лишь особи с генотипом *aa*. Чем меньше численность популяции, тем скорее может пойти процесс исчезновения одного аллеля. Конечно, этот пример весьма упрощен.

Как и мутационный процесс, эволюционное действие популяционных волн носит в значительной степени случайный характер. Этот фактор является также не направленным. В геноме популяции происходят весьма существенные изменения, но заранее предсказать направление этих изменений невозможно.

Популяционные волны, действуя совершенно иначе, чем мутационный процесс, являются, однако, вместе с ним фактором – поставщиком элементарного эволюционного материала, выводящим ряд генотипов совершенно случайно и не направленно в качестве «кандидатов» на роль новых звеньев в протекающих эволюционных явлениях и процессах, обогащающих основной генофонд населения вида.

К генетико – автоматическим процессам кроме популяционных волн относится и так называемый дрейф генов, действие которого проявляется в малых популяциях. Здесь действуют силы, препятствующие отбору, из которых

главной является дрейф генов (Ромашов, Дубинин). Дрейф генов представляет собой случайные изменения концентрации аллелей в генофонде популяции, вызванные неизбирательной элиминацией и ограничением числа комбинаций в малочисленных группах. Дрейф генов в состоянии приводит к тому, что независимо от отбора аллель может исчезнуть из генофонда популяции или, наоборот, увеличить свою концентрацию и стать нормой.

Представим себе доску с желобками по бокам, утыканную гвоздями (рис. Из Северцова). При случайных скрещиваниях – удары о гвозди на доске – шарик-аллель может либо выкатиться в боковой желоб – исчезнуть из популяции, либо достигнуть низа доски – стать нормой. Но как только тот или иной аллель проявляется в фенотипе, на него действует отбор. Поэтому генетико-автоматические процессы сказываются преимущественно на рецессивных аллелях и нейтральных признаках и, следовательно, не оказывают заметного влияния на адаптивную эволюцию. Они могут влиять на материал эволюции, но не на ее направление.

Изоляция как элементарный фактор эволюции. Изоляция – важный элементарный фактор эволюции, значение которого отмечал еще Ч. Дарвин. Нарушая в различной степени панмиксию, изоляция закрепляет возникающие случайно и под влиянием отбора наследственные преобразования и в конечном итоге расчленяет популяции на части, которые впоследствии становятся самостоятельными единицами. Значение изоляции хорошо видно из примера, который часто можно наблюдать в природе. В простейшем случае, при возникновении какой-либо изолирующей преграды (река для сухопутных форм, участки суши для водных форм, горы – для равнинных форм и т.п.) ранее единые популяции обширных видов оказываются разделенными. Между возникшими группами прекращается обмен генетической информацией, и они начинают функционировать как две самостоятельные генетические системы. Практически уже через несколько поколений эти новые популяции будут стойко различаться по тем или иным признакам.

Выделяют два основных типа изоляции: 1) территориально-механическую (пространственную, географическую), причины которой находятся вне самой популяции; 2) биологическую, определяемую биологическим различием среди особей одной популяции.

Пространственная изоляция может существовать в разных формах: водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, а барьеры суши изолируют население видов – гидробионтов и т.д. Возникновение территориально-механической изоляции объясняется историей развития видов на определенных территориях. В этих случаях, несомненно, ведущей причиной изоляции стало наступление ледников. За время, прошедшее после ледников, изолированные формы еще не приобрели значительных морфологических различий и относятся к единым видам. Дальнейшие исследования могут показать, что эти формы уже возникшего видового ранга. Полной изоляции на протяжении жизни десятков тысяч поколений обычно бывает достаточно для возникновения видов. В настоящее время в связи с деятельностью человека в биосфере все чаще возникает пространственная изоляция отдельных популяций внутри очень многих видов.

Степень территориально механической изоляции во многом зависит от подвижности особей, которую выражают в виде радиусов индивидуальной активности их, что может существенно сказаться на панмиксии. При относительно не большом радиусе индивидуальной активности по сравнению с размерами популяции и расстояниями между соседними популяциями степень пространственной изоляции будет велика и наоборот.

Биологическую изоляцию обеспечивают 2 группы механизмов: устраняющие скрещивание (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные). Первые механизмы предотвращают потерю гамет, вторые связаны с их потерей.

Спариванию близких форм препятствуют различия во времени половой активности и созревания половых продуктов. Известно существование «яровых» и «озимых» рас у миног и некоторых лососевых рыб, которые резко отличаются временем нереста, что ведет к высокой степени изоляции между особями каждой из рас. Среди растений известны случаи генетически обусловленного сдвига в периоде цветения, создающего биологическую изоляцию этих форм (явление фенологического полиморфизма).

В природе весьма обычна биотопическая изоляция, при которой потенциальные партнеры по спариванию не встречаются, так как они чаще обитают в разных местах. К примеру, часть зябликов гнездится в хвойных лесах, а другая – в невысоких и редких насаждениях с большим числом полян. Потенциальная возможность спаривания особей этих групп несколько ограничена. Интересный пример биотопической изоляции – внутривидовые формы у обыкновенной кукушки. В Европе обитают несколько «биологических рас» кукушки, различающихся генетически закрепленной окраской яиц. Одни откладывают голубые яйца в гнезда обыкновенной горихвостки и лугового чекана, другие – светлые в крапинку яйца – в гнезда трясогузки и других птиц, имеющих яйца сходной окраски. Изоляция между этими формами кукушек достигается за счет уничтожения видами-хозяевами недостаточно замаскированных яиц.

У многих видов предпочтение биотопа – эффективный изоляционный механизм.

Морфофизиологическая изоляция обусловлена отдельными мутациями, модификациями или морфозами, исключающими возможность перекрестных опылений или скрещиваний. При этом первоначально между особями, утратившими способность к перекрестному опылению или копуляции, существенных различий не наблюдается. У растений морфофизиологическая форма изоляции зависит от мелких мутаций, изменяющих скорость прорастания пыльцы, приводящих к частичной гетеростилии или другим изменениям цветка. У животных морфофизиологическая изоляция связана, прежде всего, с изменениями строения мужских копулятивных органов или особенностей поведения в брачный период по причине мелких мутаций, модификаций и морфозов.

Собственно генетическая изоляция – это крайняя форма биологической изоляции, в результате которой потомки определенных родительских пар оказываются неполноценными или их появление исключается вообще. Причинами генетической изоляции являются крупные мутации, особенно хромосом-

ные и геномные, в результате которых при скрещивании возникает летальный эффект или различная степень стерильности потомства.

Но как бы разнообразны ни были формы первичной изоляции, они все становятся эволюционно значимыми лишь с момента возникновения репродуктивной изоляции. Если пятно, появившееся под глазом, или манера подергивания хвостом у зуйка галстучника не окажет ни малейшего влияния на вероятность спаривания или вообще выбора пары, то тогда даже заметные на вид признаки не смогут привести к возникновению разных изолированных генетических групп внутри одной популяции.

Изоляция как эволюционный фактор находится в тесном контакте с действием естественного отбора. Обычно именно с помощью отбора усиливается раз возникшее отклонение, вплоть до репродуктивной изоляции. В этом видно подчиненное значение фактора изоляции как важного, но не ведущего в эволюции. Но поскольку изоляция вызывает элементарные эволюционные изменения в элементарных эволюционных единицах, она с полным правом должна быть отнесена к числу элементарных факторов.

По современным генетическим данным стало известно, что значение этого фактора в эволюции иногда оказывается очень существенным. В каждой популяции существует определенный «генетический груз» в виде постоянно присутствующих вредных мутаций. Наличие таких мутаций в популяции и их постоянное сохранение объясняются тем, что в гетерозиготном состоянии они часто оказываются благоприятными и даже дают определенные преимущества. В условиях генетической изоляции же внутри отдельных частей большой родительской популяции процессы обмена генетической информацией могут привести к быстрому «очищению» (дрейф генов) популяции от рецессивных мутаций, так как возможность встреч двух рецессивных летальных генов (с переводом их в гомозиготное состояние) в малых изолированных популяциях возрастает. Однако эволюционное значение мелких популяций, возникающих путем генетической изоляции, достаточно мало. Если при резком изменении среды большая популяция, более пластичная в целом, всегда сможет пережить трудный период развития, используя мобилизационный резерв изменчивости, то малая популяция имеет гораздо больше шансов быть уничтоженной.

Таким образом, изоляция является основным фактором, вызывающем расчленение исходной элементарной эволюционной структуры – популяции на две или более, отличающихся одна от другой.

Проблема факторов эволюции в современной теории эволюции. Проблема факторов эволюции не так проста, как это кажется на первый взгляд. В широком смысле слова – факторы эволюции – все, что влияет на эволюцию. В узком смысле – факторы эволюции только то, что необходимо и достаточно для эволюции. Единодушно признаются только два из них – мутационный процесс и естественный отбор. Изоляция и популяционные волны как факторы эволюции оспариваются.

Как известно, Дарвин, а вслед за ним и Тимирязев, выделяли три основные факторы: наследственность, изменчивость и естественный отбор. Развитие генетики показало, что противопоставлять друг другу изменчивость и наследственность неправомерно. С дальнейшим развитием биологии количество явля-

ний, рассматриваемых в качестве факторов эволюции, стало расти. Популяционная генетика внесла три фактора – изоляция (Четвериков, 1926), дрейф генов (Ромашов, Дубинин, 1945) и колебания численности (волны жизни). И.И. Шмальгаузен (1946) восстановил в качестве фактора эволюции борьбу за существование. Экологи привнесли представление о том, что необходимое условие эволюции – вселение в новую экологическую нишу (Людвиг, 1956).

Если исходить из модели эволюции, как саморегулирующегося процесса, то необходимыми и достаточными условиями эволюции будут следующие:

- 1) наследственная изменчивость, на основе которой преобразуется популяция;
- 2) борьба за существование, в процессе которой оцениваются возникающие изменения;
- 3) отбор, собственно оценка, контроль.

Но достаточно ли для эволюции только этих факторов. Давайте оценим другие предлагаемые факторы:

1) Вселение в новую экологическую нишу. Эволюция, как процесс приспособления, происходит и при внедрении популяции в новую нишу, и когда популяция меняется по мере изменения ее собственной экологической ниши, и под действием так называемого стабилизирующего отбора, приводящего к совершенствованию процессов онтогенеза в неизменной экологической нише. Следовательно процесс приспособления может осуществляться и без освоений популяцией новой ниши. Следовательно, этот фактор можно в число необходимых факторов эволюции и не включать.

2) Колебание численности и дрейф генов. Колебание численности в природе модифицирует генное разнообразие. Но при искусственном отборе эволюция может идти и без колебания численности. Поэтому многие исследователи не считают колебания численности обязательным фактором, хотя и отмечают его существенную роль. Вместе с тем, они отмечают, что колебания численности представляют собой одно из проявлений борьбы за существование и, поэтому, при выделении ее как фактора эволюции, популяционные волны учитываются автоматически.

3) Изоляция. И.И. Шмальгаузен не включал изоляцию в число факторов эволюции на том основании, что эволюционный процесс происходит и в малых изолированных группах, и в больших не изолированных популяциях. Однако само представление о популяции, как единице эволюции, уже подразумевает изоляцию. Поэтому в настоящее время представление об изоляции, как о факторе эволюции общепринято.

Таким образом, вытекает следующая, несколько иная, чем мы ранее рассмотрели, классификация факторов эволюции:

- 1) наследственная изменчивость, появляющаяся в результате мутационного процесса;
- 2) борьба за существование – процесс взаимодействия организмов со средой, включающий и популяционные волны, и дрейф генов, и вселение в новую экологическую нишу;
- 3) изоляция;
- 4) естественный отбор.

Таким образом, мы знаем элементарное эволюционное явление и материал, многие факторы эволюции, действующие в пределах элементарной эволюционной единицы – популяции. Но если попробовать на основании этих данных моделировать процесс эволюции, оказалось бы, что хотя процесс изменения популяции мог бы происходить, но в отличие от наблюдаемого в природе, он потерял бы всякую определенность и направленность. Наблюдалось бы только хаотическое изменение свойств и признаков, неизбежно ведущее к полному уничтожению, так как нет главного эволюционного фактора – естественного отбора, единственного фактора, обладающего возможностью направлять процесс изменения живых организмов.

Лекция 12. Борьба за существование как взаимодействие организмов с окружающей средой и как фактор эволюции.

Как вы уже знаете, общая схема органической эволюции по Ч. Дарвину сводится к следующему: в силу существующего в природе стремления к размножению каждого вида в геометрической прогрессии и сопротивления этому со стороны абиотических и биотических факторов, до взрослого состояния доживает гораздо меньше особей, чем может произвести потенциально каждый вид. Остальные гибнут в «борьбе за жизнь», или, как говорил Дарвин, в «борьбе за существование». Сопоставление фактов наличия борьбы за существование и всеобщей изменчивости признаков и свойств приводит к заключению о неизбежности в природе избирательного уничтожения одних особей и размножению других, то есть естественного отбора. В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд различия дают определенные преимущества одним особям и приводят к гибели других. В конечном итоге в живых остаются лишь особи, обладающие определенными в конкретных условиях преимуществами, благоприятными свойствами, отличающими их от остальных особей этого вида и являющиеся обычно наследственными.

Таким образом, Ч. Дарвин рассматривал борьбу за существование как необходимую предпосылку действия естественного отбора. Причем термин «борьба за существование» Дарвин понимал в широком метафорическом смысле как любые взаимоотношения особей с окружающими абиотическими и биотическими условиями. *«Я должен предупредить, - пишет Ч. Дарвин, - что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства».* Ч. Дарвин в то же время не дал конкретного определения борьбы за существование, а привел лишь серию блестяще подобранных поясняющих примеров. По Дарвину, за свое существование борются и два животных рода *Canis*, столкнувшиеся над падалью, и сеянки омелы, растущие рядом на ветке яблони. Борются за жизнь и два растения на краю пустыни. Из этого следует, что борьбу за существование нельзя понимать, как прямую грызню, драку или уничтожение, как это делают переводчики и противники Дарвина, понимающие под термином «борьба за существование» именно отношения хищника и жертвы.

Таким образом, Дарвин понимал борьбу за существование широко, без видимых границ, выводил ее из теории перенаселения. Современная теория эволюции требует более глубокого рассмотрения этой проблемы.

Ч. Дарвин считал, что причина борьбы за существование кроется в перенаселении. При этом он ссылаясь на английского аббата Р. Мальтуса. Согласно теории Мальтуса, прирост народонаселения идет в геометрической прогрессии, а прирост средств существования – в арифметической. Дарвин ошибочно экстраполировал ложную социальную закономерность на происходящие в природе явления. Однако теория Мальтуса игнорирует самоочевидный факт: если все организмы размножаются в геометрической прогрессии, то, следовательно, не должно быть нехватки жизненных ресурсов. Если и хищник, и жертва увеличивают свою численность в геометрической прогрессии, если как растения, так и животные размножаются в геометрической прогрессии, то высокие темпы размножения нельзя считать причиной борьбы за существование. Многие биологи упрекали Дарвина за мальтузианство, признавая, однако, борьбу за существование как реальный факт, причины которого они или не рассматривали, или объясняли высокой потенциальной численностью.

Таким образом, высокие темпы размножения не могут быть основной причиной борьбы за существование. Это видно еще и из того, что понятие борьбы за существование имеет сборный характер: в нем подчеркивается известная активность организмов в стремлении сохранить жизнь и обеспечить жизнь своего потомства. Эта активность проявляется во всех формах борьбы за существование и составляет одну из наиболее ярких характеристик живой природы. При определении активности организма в его борьбе за существование обычно основываются на геометрической прогрессии размножения, которая характеризует потенциальную интенсивность размножения организма.

Однако геометрическая прогрессия размножения не дает исчерпывающей характеристики реальному давлению жизни в обычных условиях существования и размножения организмов. Не дает она и объективной характеристики той роли, которую играют организмы в экономии природы. В самом деле, буревестник, откладывающий ежегодно одно яйцо, выступает в роли довольно активного деятеля природы, а пресноводная жемчужница, откладывающая 3 млн. яиц, или гриб, высевающий тысячи миллиардов спор, проявляют фактически ничтожную деятельность. Поэтому воспроизведение отражает лишь одну из форм активности. Более важным показателем активности популяции в борьбе за жизнь является число половозрелых в ней, то есть количество размножающихся особей. Если средняя численность какого-либо вида в определенное время остается сравнительно постоянной, то, следовательно, существует относительный баланс между количеством особей, достигающей половой зрелости, и гибнущих по различным причинам. Например, если N особей производит ежегодно n зачатков будущего поколения (зигот, яиц, молоди) и столько же (n) особей различного возраста (в основном молоди) ежегодно гибнет, то число особей данного вида и популяции остается постоянным ($n + n - n = n$). Геометрическая прогрессия размножения не выражает реального «давления жизни» еще и потому, что погибающие до достижения половой зрелости особи фактически не оставляют никакого потомства. Только существующие в действительности особи обеспечивают давление

жизни, а не те, которые могли бы родиться и развиваться при благоприятных условиях.

В связи с этим Ф. Чэпмен (1931) ввел понятие биологического потенциала: плодовитость определяет потенциальную силу экологического воздействия вида на среду. На самом деле, сколь ни велики темпы размножения, они обычно не характеризуют биотический потенциал. Реальный биотический потенциал ниже темпов размножения. Детальное исследование этого вопроса, начатое в 30-х годах XX века показало, что численность любого вида не остается постоянной, а колеблется вокруг какой-то средней величины. Было показано, что при уменьшении численности ниже средней нормы, гибель особей, а, следовательно, и борьба за существование, продолжается. Иными словами, наличие борьбы за жизнь определяется не количеством особей в популяции. Параллельно было установлено, что гибнут в основном молодые особи, не достигшие половозрелости. В результате общая численность популяции не тождественна ее репродуктивной величине. Действительный прирост численности, *реальный биотический потенциал, представляет собой разность между числом особей, достигших половой зрелости и взрослых, погибших за то же время* – вот что такое реальный биотический потенциал. Этот потенциал колеблется в зависимости от условий среды. Характер колебаний численности и, главное, сама плодовитость любого вида отрегулированы таким образом, что, перекрывая идущую постоянно гибель молоди, обеспечивают продолжение рода.

Следовательно, высокие темпы размножения, точнее, большая плодовитость – не причина борьбы за существование, а приспособление данного вида, то есть результат эволюции.

Причину борьбы за существование следует искать в самом факте приспособленности организмов к условиям окружающей среды, в факте относительной, неодинаковой приспособленности, происходящей в результате изменчивости организмов и самой среды. Численность популяции и плодовитость вида влияют на напряженность борьбы за существование, сама же она возникает как результат активности по отношению к среде разнокачественных особей, составляющих популяцию.

Сам термин «борьба за существование» неоднократно подвергался критике и, прежде всего, отмечалась его неясность. Действительно, это понятие довольно сложно и в своих границах недостаточно определено, так как включает весьма разнородные элементы.

Каковы же современные взгляды на этот вопрос? И.И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что раз сами организмы не только подвергаются воздействиям среды, но и проявляют активность по отношению к ней и изменяют ее в процессе своей жизнедеятельности, то поэтому можно сказать, что борьба за существование – это процесс взаимодействия каждой особи с окружающей средой в том числе и с другими особями данной популяции. Именно на такой трактовке борьбы за существование и настаивал И.И. Шмальгаузен, подчеркивающий ведущее значение внутривидовых отношений в избирательной гибели и выживании организмов.

Расширяя это определение, то есть, рассматривая не популяцию в среде, а весь комплекс связей данного биогеоценоза, мы приходим к тому, что *борьбой за существование называется процесс взаимодействия организмов в природе, вернее процесс взаимодействия организма с абиотическими и биотическими компонентами данного биогеоценоза, а не борьба всех против всех.*

Во многих новейших руководствах по теории эволюции большое место отводится генетике популяций и практически не обсуждаются борьба за существование и ее значение в природе. Рассмотрение эволюционного процесса сводится в таком случае к изменениям генофонда популяции под действием отбора. Однако отказаться от этого дарвиновского понятия нельзя, так как без него невозможно понять причины отбора. Отбору подвергаются живые организмы, и адаптивные изменения генотипов есть результат действия факторов, влияющих на фенотипы. Следовательно, анализируя причины, предпосылки отбора, необходимо учитывать взаимодействие фенотипов (особей) и окружающей среды, то есть процесс борьбы за существование.

Борьба за существование – понятие биогеоценотическое. Об этом свидетельствует пример с морскими миногами, проникшими в Великие озера из океана после введения в действие в обход Ниагарского водопада обводного канала в 1929 году. Морские миноги, непосредственно снижая численность и гольца, и сига, положительно влияют на популяцию сига (опосредовано через популяцию гольца) (Уатт, 1971).

Это еще один убедительный пример того, что борьба за существование – это не грызня, или уничтожение.

Термин «борьба за существование» часто пытаются заменить. Например, многие употребляют термин «элиминация», предложенный Тимирязевым и Морганом. Он более конкретен, но, по справедливому мнению Шмальгаузена, значительно сужает дарвиновское понятие. Так как для оценки эволюционных событий имеет значение только избирательная элиминация, то обобщение, как это делают указанные авторы, всех видов элиминации недопустимо. Понятие «элиминация» по сравнению с дарвиновским лишено динамичности. Кроме того, оно исключает существование активности организмов в борьбе за существование, принимая их за пассивный объект элиминации. В дарвиновском же понимании борьбы за существование особо подчеркивается эта активность. И происходит она при сложном взаимодействии компонентов биогеоценозов.

Формы борьбы за существование. В связи с необходимостью расчленения понятия «борьба за существование» на составляющие элементы был предложен ряд классификаций ее форм.

Как известно, Ч. Дарвин различал две основные формы борьбы за существование: внутривидовую (то есть взаимодействие между особями одного вида) и межвидовую (взаимодействие особей разных видов на данной территории). Вместе с тем он учитывал и действие абиотических факторов среды на все живые организмы, населяющие данную территорию. Согласно Ч. Дарвину, наиболее важна для эволюции внутривидовая борьба за существование. В понятие внутривидовой борьбы за существование Дарвин включал отношения не только между особями, но и между разновидностями одного и того же вида, то есть

борьбу за существование между группами особей. Согласно Дарвину, внутривидовая борьба в целом приводит через отбор уклоняющихся особей к возникновению разновидностей и видообразованию.

Межвидовая борьба за существование по Ч. Дарвину, приводит к вытеснению одного вида другим, тем более быстрому, чем ближе конкурирующие виды.

Л. Морганом (1906) и вслед за ним Л. Плате (1912) в дополнение к двум дарвиновским формам борьбы за существование введена третья форма - конституциональная борьба за существование. В понятие этой борьбы входят в первую очередь отношения организмов к абиотическим факторам среды, а также к болезням и любым другим неспецифическим неблагоприятным воздействиям.

В целом, принципиально возможны два подхода к анализу форм борьбы за существование:

1) изучение факторов, влияющих на организм (только что рассмотренные формы);

2) изучение реакции организмов на эти факторы.

Подход к анализу форм борьбы за существование со второй точки зрения – их последствий для организма – удобнее тем, что позволяет тоньше анализировать результаты взаимодействия организмов со средой. С этих позиций были предложены классификации форм борьбы за существование И.И. Шмальгаузенем (1939) и С.А. Северцовым (1939). С.А. Северцов предложил различать две основные формы борьбы за существование:

-прямую, непосредственно приводящую к элиминации той или иной особи;

-косвенную, в которую включаются такие понятия, как состязание, соревнование, конкуренция, конкуренция.

К прямой борьбе за существование относятся связи в цепях питания и вызывающие элиминацию воздействия абиотических факторов (то есть конституциональная и межвидовая борьба).

Очень близка к изложенной система, разработанная И.И. Шмальгаузенем (1946, 1969), но он рассматривал прямую борьбу за существование, как элиминацию. В результате его система включает формы элиминации и формы соревнования. Такой подход, по – видимому, менее удачен, поскольку элиминация – это гибель, которой при столкновении данной особи с элиминирующими факторами может и не произойти.

Действительное соотношение, видимо, такое:

Прямая борьба за существование



Косвенная борьба за существование



Элиминация, отбор

Вместе с тем, детально разработанная И.И. Шмальгаузенем система форм соревнования (конкуренции) очень ценна. Она позволяет объяснить возникновение различных типов приспособлений, исходя из конкретного соотношения организмов и среды.

В литературе наибольшее распространение получила классификация Моргана - Плате, которая вошла даже в школьный учебник:

1) конституциональная, борьба с неблагоприятными факторами среды, главным образом неорганической природы. Результат – элиминация особей менее приспособленных к данным абиотическим условиям;

2) межвидовая – борьба с особями другого вида, связи в трофических цепях питания;

3) внутривидовая – конкуренция между особями одного вида. Она по дарвину наиболее острая и имеет важнейшее значение.

Однако эта классификация неудовлетворительна. Даже сам термин «борьба» используется в ней не в дарвиновском понимании, а как прямая борьба с климатом, с врагами, конкурентами. Но ведь надо помнить, что дарвиновское понятие борьбы за существование включает в себе, по меньшей мере, две одинаково важные стороны:

1) с одной стороны – она связана с уничтожением, истреблением, то есть с различными формами элиминации, которая с точки зрения эволюции представляет собой выпадение из генофонда популяции или вида части генов и их сочетаний, которые уже не включаются в процесс преобразования популяций. Этот результат может быть достигнут и без гибели организмов, если они устраняются от размножения. Об этом надо помнить, говоря об элиминации;

2) с другой стороны – дарвиновская борьба за существование включает и активную или пассивную конкуренцию, соревнование, что отмечено в классификациях Северцова, Шмальгаузена.

Элиминация как способ осуществления естественного отбора. Формы элиминации.

1) Массовая неизбирательная элиминация – элиминация, при которой вопрос жизни и смерти не обусловлен индивидуальными особенностями организмов, поскольку случайно возникший фактор (наводнение, пожар, извержение вулкана, воздействие человека) уничтожает любую особь, оказавшуюся в сфере его влияния. Массовая элиминация не сопровождается отбором и может привести популяцию лишь к вымиранию, но не к эволюции, хотя и будет способствовать преобразованию генофонда;

2) Избирательная элиминация – проявляется в гибели отдельных особей под воздействием среды как результат относительной приспособленности. Эта элиминация может быть прямой или косвенной, а в пределах этих двух также постоянной, периодической, сезонной, возрастной, но при этом наблюдается выживание особей, наиболее приспособленных к данным условиям.

а) Прямая избирательная элиминация – это гибель особей при непосредственном влиянии на них абиотических и биотических факторов: резкого колебания температуры, влажности, механическое действие ветра и потоков воды, существенное изменение концентрации солей в почве и т.д., а также хищников, паразитов, инфекционных заболеваний и т.п.

б) Причинами косвенной элиминации являются физиологические изменения, возникающие при голодании, различных заболеваниях и при интенсивной конкуренции, которые приводят к ослаблению организмов и снижению их плодовитости или устранению от размножения. Выживание менее истощенных особей, как правило, обусловлено их большей приспособленностью. При косвенной элиминации отбор обычно идет в направлении сокращения плодовитости, когда

совершенствуются приспособления, обеспечивающие сохранение жизни немногочисленного потомства.

Сезонная элиминация. В качестве примера можно привести работу Тимофеева – Ресовского (1934) по двухточечной коровке, в которой указывается, что зимой в природе лучше выживают темноокрашенные формы, а летом – особи с преобладанием красного цвета на надкрыльях быстрее размножаются.

Возрастная элиминация. Молодые особи, как правило, гибнут чаще взрослых. Обычно это приводит к выработке чрезвычайно разнообразных приспособлений, защищающих ранние стадии развития. Если элиминация выше на взрослых стадиях – может возникнуть неотения (аксолотль).

Семейная и групповая элиминация. В природе довольно часто наблюдается уничтожение всего потомства одной пары. Важно то, что это потомство генетически относительно однообразно. Следовательно, недостатки или преимущества в отношении приспособлений будут распространяться на все потомство одной пары. При семейной элиминации осуществляется отбор форм с более совершенными приспособлениями для защиты и заботы о потомстве.

Примерно то же мы имеем и при групповой элиминации, но только в больших масштабах. Вычленение сравнительно преуспевающих групп организмов в значительной степени усиливает процесс дивергенции, что означает переход к макроэволюции. При этом прогрессивное развитие какой – либо группы организмов определяется избирательной индивидуальной элиминацией.

В природе постоянно присутствуют все формы элиминации, но в жизни и эволюции данного вида в каждый текущий момент времени и в известном месте преобладает одна из этих форм, что и определяет основное направление эволюции той или иной популяции этого вида или ее вымирание. Реже всего встречается массовая неизбирательная элиминация, и только при массовой гибели отсутствует индивидуальная элиминация. Элиминация может быть избирательной только при соревновании генетически различающихся особей внутри данной популяции. Именно тогда обнаруживается положительная сторона борьбы за существование.

Формы внутривидовой конкуренции (соревнования). Существуют внутригрупповые, межсемейные и межгрупповые соревнования, имеющие разное значение для эволюционного процесса.

1) Внутригрупповое, или индивидуальное соревнование происходит между отдельными особями одной популяции. Оно может быть активным и пассивным. Активное соревнование выражается в конкуренции за пищу в широком смысле и в половой конкуренции за спаривание (половой отбор). В результате происходит отбор более совершенной морфофизиологической конституции, определяющий специализацию питания и наиболее экономичный обмен веществ, а также наблюдается прогрессивное развитие вторичных половых признаков и соответствующих инстинктов.

Пассивное индивидуальное соревнование заключается в борьбе с абиотическими факторами за сохранение жизни и воспроизведение потомства. Пассивным оно называется лишь потому, что преуспевание одних особей, имеющих некоторые преимущества в средствах защиты от общих врагов и неблагоприятных воздействий, непосредственно не затрагивает интересов других особей данной

популяции. В итоге совершенствуются средства защиты от различных врагов и вредных воздействий, а также изменяются особенности размножения. По мнению И.И. Шмальгаузена (1969), в ходе пассивного соревнования вырабатываются более эффективные средства против абиотических и биотических воздействий. Особое значение при этом имеет повышение устойчивости конституции, развитие органов чувств, движения, специальных органов активной и пассивной защиты.

С индивидуальной конкуренцией, независимо от того, активная она или пассивная, и индивидуальной элиминацией связано возникновение большей части адаптаций, характеризующих прогрессивную эволюцию. Действительно, именно в процессе конкуренции между особями внутри популяции происходит оценка относительной приспособленности каждой из них, то есть оценка того, насколько данная особь приспособлена по сравнению с другими особями популяции. Относительная же приспособленность особей определяется индивидуальными отклонениями (неопределенной изменчивостью) признаков таких особей. Когда очень сходные между собой особи одной и той же популяции почти одинаково реагируют на одни и те же воздействия данной среды, решающее значение для их выживания или гибели приобретают их индивидуальные особенности. Поэтому адаптивная эволюция популяции происходит, главным образом, на основе индивидуальной конкуренции и ее результата: переживание более приспособленных особей - индивидуального естественного отбора.

Соотношение между прямой и косвенной формами борьбы за существование и элиминацией можно пояснить следующим примером. Когда лиса преследует зайца, происходит прямая борьба за существование, причем, если лиса зайца поймала, элиминирован заяц. Если же не поймала, то, вероятно, будет элиминирована лиса или ее потомство. Однако в природе всегда существует популяция лис и популяция зайцев, и каждая лиса может в принципе поймать любого зайца. Поэтому судьба данного зайца зависит от того, насколько он лучше приспособлен по сравнению с другими зайцами, то есть насколько он конкурентноспособен. Равно и добычливость лисы зависит не столько от наличия зайцев, сколько от ее ловкости по сравнению с другими лисами.

Иными словами, косвенная борьба за существование – это конкуренция зайцев с зайцами и лис с лисами. Она непосредственно не ведет к гибели ни лис, ни зайцев.

Анализируя формы соревнования, можно сказать, что в примере охоты лис на зайцев среди зайцев происходит индивидуальное пассивное соревнование (конкуренция), а среди лис – индивидуальная активная конкуренция (соревнование);

2) Межсемейное соревнование – борьба за обеспечение жизни потомства одной пары. Основной результат – совершенствование заботы о потомстве;

3) Межгрупповое соревнование – обеспечивает интенсивность процесса дивергенции и способствует общему прогрессу организации.

Таким образом, разные формы внутривидовой конкуренции различаются по своим последствиям. Индивидуальное соревнование обуславливает переживание более приспособленных особей, выработку новых адаптаций. Межсемейное – ускоряет через естественный отбор семей процесс преобразования гено-

фонда популяций. Межгрупповое соревнование ведет к дифференциации популяций и внутривидовой дивергенции

Итак, прямая борьба за существование – это формы межвидовой борьбы и отчасти конституциональной. Во внутривидовых отношениях прямая борьба за существование практически не встречается.

Межвидовая форма борьбы за существование качественно отличается от внутривидовой следующим:

1) межвидовая борьба включает не только конкуренцию, но и прямую борьбу за жизнь – отношения в цепях питания;

2) отличие межвидовых отношений от внутривидовых заключается в причинах межвидовой конкуренции. Она обусловлена эврибионтностью видов данного трофического уровня, то есть способностью использовать в качестве корма достаточно широкие и перекрывающиеся спектры видов предыдущего трофического уровня;

3) следующее существенное отличие межвидовой борьбы от внутривидовой конкуренции заключается в последствиях ее для жизни вида. Межвидовая борьба приводит к интеграции вида, к выработке морфофизиологических корреляций между особями данного вида, названные Северцовым (1951) конгруэнциями. Внутривидовая же конкуренция приводит к дифференциации вида, его дроблению на внутривидовые группировки различного ранга.

Английским экологом В. Винн – Эдвардсом (1962) было обосновано понятие условной конкуренции, согласно которому поведенческие механизмы регуляции численности и плотности популяции, действующие через рождаемость и устранение от размножения, подменяют у высших животных конкуренцию за пищу, убежища и т.п. внешние по отношению к популяции экологические факторы. Конкуренция за условные ценности (положение в поведенческой иерархии, величину индивидуального участка, число самок в гареме и т.п.) повышает дифференциальность размножения особей. Иными словами, с повышением уровня организации ведущее значение приобретают внутривидовые связи особей. Условная конкуренция, частное проявление индивидуальной конкуренции, повышает эффективность естественного отбора.

Борьба за существование – важнейший фактор эволюции.

Экология как наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей неживой природой. Термин «экология» ввел в научный обиход Э. Геккель (1868). Он дал такое определение экологии: *«Под экологией мы понимаем ... изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой как органической, так и неорганической, и прежде всего, - его дружественные или враждебные отношения с теми животными и растениями, с которыми он прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология – это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими борьбу за существование».*

Экология тесно взаимосвязана с эволюционной теорией. Экологическое исследование – это и есть изучение эволюции.

Действие факторов среды на популяции, изучаемое экологами, - это и действие отбора. Колебание численности (волны жизни) – еще один фактор эволюции. Адаптации – в равной мере область интересов экологов и эволюционистов.

стов. Наконец, сравнительно новая область – исследование эволюции сообществ и влияние сообществ на эволюцию видов, входящих в их состав, – тоже область переплетения экологии и теории эволюции.

Таким образом, борьба за существование в любых случаях сводится к сравнительной оценке особей популяции в определенном биогеоценозе, неизбежно приводя к элиминации и естественному отбору. Естественный отбор полностью зависит от этой борьбы, которая является объективно существующим отбирающим фактором в природе.

Необходимо подчеркнуть, что борьба за существование представляет собой очень сложное явление. Недаром крупнейший эколог В.Н. Кашкаров (1934) писал, что экология, как наука, изучает тот круг проблем, который описывается дарвиновским термином «борьба за существование». Действительно, при учете пассивной конкуренции в это понятие включается весь комплекс взаимосвязей организмов с окружающей средой, то есть с абиотическими факторами, особями других видов и особями своего вида.

В природе все формы борьбы за существование присутствуют постоянно, и можно лишь говорить о временном преобладании одной из них. Однако наиболее существенное значение прогрессивной эволюции имеет индивидуальная конкуренция. В ней преломляются все другие формы борьбы за существование, и она служит основной причиной отбора.

Если наследственная изменчивость представляет собой материал для эволюции, то конкретная экологическая ситуация – условия борьбы за существование – определяет направление отбора. Борьба за существование является причиной естественного отбора. Поэтому борьбу за существование следует с полным правом рассматривать не просто как процесс взаимодействия организмов с окружающей средой, а как важный фактор эволюции.

Лекция 13. Современные представления о сущности естественного отбора как основной движущей силы эволюции.

Представления о естественном отборе в синтетической теории эволюции. Естественный отбор является важнейшим из всех уже рассмотренных нами факторов эволюции. Дело в том, что мутации, изменения численности популяций, изоляция хотя и постоянно действующие в природе факторы, но по своей сути это случайные и ненаправленные процессы. Естественный же отбор нельзя считать случайным, так как в результате его действия возникает определенная упорядоченность, выражающаяся в совершенствовании приспособленности популяций к конкретным условиям и в появлении новых направлений изменчивости.

Как уже отмечалось, по теории Дарвина, особи вида отличаются друг от друга множеством признаков, и природа этих различий существенно сказывается на способности к выживанию их носителей: обладатели хотя бы незначительных, но выгодных изменений в сложных условиях имеют большую вероятность выжить, то есть сохраняются естественным отбором.

Говоря о естественном отборе, Дарвин использовал выражение «выживание наиболее приспособленных». В данном случае Дарвина обвиняли в тавтологии.

гии: «Кто выживает? – Наиболее приспособленный. – Кто наиболее приспособлен? – Тот, кто выживает». Претензии к выражению Дарвина в некоторой степени справедливы. Но истинный смысл этого выражения заключается в том, что Дарвин имел в виду единство двух его противоположностей – выживание наиболее приспособленных и гибель менее приспособленных.

Схематически естественный отбор можно пояснить следующим примером. Если изменчивость наблюдается среди взрослых особей, то она должна наблюдаться и среди молодых. Когда молодые особи конкурируют за ресурсы, то выживать будут преимущественно те из них, которые обладают признаками, способствующими победе в конкуренции, а гибнуть в большей степени особи с неблагоприятными вариациями. Это явление было названо дифференцированной смертностью. В результате в каждом следующем поколении популяция будет содержать относительно большую долю особей с благоприятными вариациями, чем в предыдущем. Многократное повторение этого процесса с течением времени приводит к элиминации неблагоприятных вариаций и к отбору благоприятных вариаций, обеспечивающих победу в борьбе за существование.

Например, пускай 3 гипотетических пары кроликов различаются только по окраске. Каждая пара приносит по 10 крольчат. Черные и белые кролики более заметны, чем серые, а поэтому соответственно 60 и 40% их потомков гибнет до достижения половозрелости, тогда, как у серых кроликов гибнет только 10% крольчат.

По прошествии трех поколений черные кролики, составляющие 33,3% исходной популяции, составляют лишь 6,4%, несмотря на увеличение их абсолютного числа. Относительная численность белых кроликов тоже снизилась до 21,6%. Численность же серых кроликов, напротив, выросла с 33,3% до 72%.

Один из признаков, по которым различаются особи, - это число производимых ими потомков. Вероятность того, что какой-либо потомок данной родительской пары доживет до репродуктивного возраста при прочих равных условиях, тем больше, чем большее число потомков произведет эта пара.

Если в нашем примере допустить, что черные кролики производят в результате каждого спаривания не 10, а 15 крольчат и что все остальные неизменны, то через 3 поколения численность черных кроликов в популяции составит 18,75%, численность белых – 18,75%, а численность серых – 62,5%. (рис. 13.2).

Этот процесс, называемый дифференцированным размножением, вместе с дифференцированной смертностью, лежит в основе естественного отбора. Но в процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их дифференцированное размножение. Главное значение в эволюции имеет не само выживание особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. В генофонд популяции больший вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Сам факт выживания вплоть до достижения старости без оставления потомства (если даже особь индивидуально очень жизнеспособна) не будет иметь последствий для эволюции. Без размножения вклад особи в генофонд популяции равен нулю. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления, лежащего в основе всякого эволюционного процесса. Но достигается это лишь при дифференциро-

ванном воспроизведении генотипов. Лишь успех в размножении разных особей может служить объективным генетико-эволюционным критерием естественного отбора.

Следовательно, сейчас под *естественным отбором* нужно понимать *избирательное (дифференцированное) воспроизведение разных генотипов (или генных комплексов)* (Лернер, 1958).

Приведенная формулировка применима к микроорганизмам, грибам, растениям и животным независимо от способа их размножения и продолжительности жизни индивидуума.

Объекты отбора. Со времен Дарвина в поле зрения эволюционистов попадали в основном особи и виды. Сейчас мы говорим о популяции как элементарной единице эволюции. Под отбор могут попасть либо отдельные индивиды, либо целые группы, семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества. Но любой групповой отбор всегда сводится, в конце концов, к отбору тех или иных индивидов, первично действуя в пределах популяции.

Отсюда вытекает, что популяция – поле (арена) действия отбора как элементарного фактора эволюции. В пределах популяции отбираются (то есть преимущественно оставляют потомство) индивиды, обладающие какими-то достоинствами перед другими. Эти достоинства выражены наличием или отсутствием каких-либо признаков или свойств, которые следует рассматривать как точки приложения отбора. Элементарными же объектами отбора являются особи, индивиды, так как генотип целостен.

Сфера действия естественного отбора. Отбор затрагивает все жизненно важные признаки и свойства особи. Успех в размножении в первую очередь зависит от общей жизнеспособности особи.

Чрезвычайно существенно то, что отбор всегда идет по фенотипу. Принцип отбора по фенотипу означает, что непосредственной точкой приложения отбора может быть лишь конкретный результат реализации генетической информации в виде определенного признака или свойства. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, поэтому в чреде поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов. Но отбор генотипов происходит исключительно через отбор фенотипов. Такая двойственность и ступенчатость в действии отбора определяет важность фенотипа и фенотипической изменчивости в эволюции.

При оценке сферы действия отбора надо помнить, что признаки, находящиеся под постоянным контролем отбора, прямо и непосредственно связаны с процессами, ведущими к повышению вероятности оставления потомства. Но есть признаки и свойства, возникающие в эволюции, как результат «соотбора» других важных для жизнеспособности признаков и свойств.

Существует одно ограничение сферы действия отбор. Отбор не может изменить организацию какого-либо вида без пользы для самого и лишь на пользу другому виду. Однако отбор часто ведет к созданию невыгодных для отдельных особей и полезных для популяции и вида в целом (зазубренное жало пчелы, каннибализм хищных птиц и др.).

Таким образом, арена действия отбора – популяция, объекты отбора – особи, каждый признак или свойство – точка приложения отбора. Отбор всегда

идет по фенотипам. Лишь под прикрытием фенотипа в отбор включаются гено-типы. Конечно, потомству могут быть переданы только наследственные изменения (не признаки, а гены, не весь облик данного организма, а норма реакции, то есть сама возможность возникновения такого или несколько иного организма). Но вопрос, оставит ли эта особь потомство, решится в процессе естественного отбора фенотипов, то есть с неизбежным участием не только наследственных (генотипических) изменений, но и изменений, определяемых средой. Таким образом, с эволюционной точки зрения нет непроходимой границы между наследственной и ненаследственной изменчивостью. В этом направлении были проведены многочисленные экспериментальные работы, показавшие возможность постепенного замещения ненаследственных изменений наследственными.

Важным дополнением к классической теории отбора явилось более глубокое понимание практической невозможности отбора по одному единственному признаку. В процессе развития каждый ген оказывается связанным с множеством других. Отбор по одному гену неизбежно вызывает автоматически происходящий соотбор по целому комплексу генов, что приводит порой к неожиданным результатам, определяющим появление новых признаков у организмов. Наличие новых признаков, в свою очередь, может повлиять на изменение первоначального направления отбора. Сейчас ясно, что отбор может идти как по отдельному признаку, так и по жизнеспособности организма в целом.

Естественный отбор действует, направляясь лишь теми конкретными от-ношениями, которые складываются в каждый данный момент существования. Отсюда вытекает положение об «оппортунизме» отбора, то есть об отсутствии предопределенности его результатов: он действует лишь относительно данного момента. В этом проявляется основное различие между процессами естественного и искусственного отбора. Искусственный отбор всегда определяется заранее сложившейся схемой, целью – он целенаправлен. Естественный отбор не может быть целенаправленным, его направленность является как бы равнодействующей множества случайностей.

Различие между искусственным и естественным отбором подтверждается также различием их результатов: в первом случае, достигнутый эффект сознательно поддерживается, во втором случае всякое приспособление имеет ясно выраженное относительное значение. Тот признак, который обеспечил выживание сегодня, может завтра оказаться «плохим», и поэтому и говорят об относительности всякого приспособления. Поэтому и постановка вопроса о степени приспособленности неправомерна, поскольку сказать, какой из двух организмов или двух видов более приспособлен, а какой менее, в данный момент развития невозможно. Раз данные организмы существуют в природе, значит, до сих пор они успешно проходили контроль естественного отбора, значит, они приспособлены к своим условиям существования.

Особенности естественного отбора как основной движущей силы эволюции. Наиболее существенными особенностями естественного отбора являются вероятностный характер, накапливающее действие, интегрирующее действие, адаптивная направленность.

1. Вероятностный характер действия отбора определяется двумя сторонами селективного процесса – статистичностью и стохастичностью.

Термин «статистический» (в пер. с греч. – количественный) применяется для характеристики системы, включающей множество относительно независимых друг от друга «дискретных» элементов. В живой природе такой системой является популяция, состоящая из отдельных особей. Отбор может осуществляться именно в группе особей, неравноценных по приспособленности. Об отборе одной особи бессмысленно говорить, так как для этого необходимо сравнение ее с другими особями.

Термин «стохастический» (в пер. с греч. – догадка) применяется для характеристики процессов, описываемых теорией вероятности. В живой природе в любой момент на каждую особь действует множество самых разных факторов абиотической и биотической среды. Причем не все они одинаково влияют на жизнь организмов. Как правило, один из этих факторов в каждый данный момент является определяющим – жить организму или погибнуть. Все остальные оказываются как бы нейтральными. При этом действие этого фактора носит к тому же случайный характер.

Представим двух зайцев, один из которых по многим признакам (быстрота бега, маскировочная окраска, острота слуха и т.д.) приспособлен лучше других. Но может возникнуть такая ситуация, когда этот заяц случайно оказывается жертвой хищника или охотника. Здесь срабатывает стохастический механизм элиминации, и хорошо в целом приспособленная особь не смогла передать свои качества новому поколению. Возможна и другая ситуация, когда быстро бегающий с хорошим слухом и зрением заяц легко спасается от хищника, но становится жертвой инфекции при случайном контакте с болезнетворным микробом. Случайным агентом элиминации могут быть сильные заморозки, пожары и многие другие естественные причины, прямым образом не связанные с приспособленностью организмов. Сущность естественного отбора заключается не только в выживании, сколько в размножении особей. Ф.Г. Добжанский писал: *«Наиболее приспособленный, о котором любили говорить и писать многие биологи, особенно в 19 веке, не является неизбежно атлетом с сильными мускулами, который может сокрушить всех остальных... Он может быть просто отцом, который удачно произвел большое выжившее потомство».*

Итак, хотя отбор и называется «выживание наиболее приспособленных», в действительности из группы организмов не всегда выживет и произведет потомство самый сильный, ловкий и т.д. Вероятностный характер отбора проявляется лишь в тенденции выделять из группы особей более приспособленных, но не обязательно лучше всех приспособленную особь. В этом и состоит сущность первой особенности естественного отбора.

2. Вторая особенность отбора – его накапливающее действие. Оно заключается в постепенном суммировании мелких полезных наследственных изменений признаков, приводящем в итоге к совершенствованию уже приобретенных или к возникновению новых признаков. В этом проявляется творческая роль отбора.

3. Третья особенность отбора, тесно связанная с накапливающим действием, заключается в объединении (интеграции) мелких изменений признаков в целостную систему организма. Отбор по одному признаку неизбежно влечет за со-

бой изменение других, коррелятивно связанных с ним признаков и, таким образом, эволюирует организм в целом.

4. Четвертая особенность отбора состоит в том, что накапливающее и интегрирующее его действие осуществляется не просто само по себе, а идет в направлении приспособления организмов к внешней среде. Именно в создании адаптаций заключается эволюционное содержание естественного отбора. На основе отбора идет не только создание адаптивных признаков, но и подгонка их друг к другу (коадаптация). Например, функционирование любой системы органов животного: дыхательной, пищеварительной, кровеносной, нервной - убедительно доказывает их анатомическую и функциональную взаимосвязь.

Количественная характеристика естественного отбора. Говоря о современном представлении о естественном отборе, нельзя не сказать о его количественной характеристике – интенсивность отбора, эффективность и скорость отбора.

Интенсивность отбора определяется коэффициентом отбора (селекции) или величиной селекционного преимущества. Коэффициент селекции S представляет собой относительную разность в выживании двух альтернативных вариантов при равной начальной численности их и одинаковых условиях существования. Так, если в варианте В выжило n потомков, а из такого же числа особей варианта А при тех же условиях осталось $n+nS$ потомков, то разность nS , отнесенная к общему числу особей, и есть коэффициент селекции. Это значит, что если на 1000 гамет, содержащих ген А, в популяции приходится 999 гамет, содержащих мутантный ген a , то коэффициент селекции равен $1000 - 999/1000 = 0,001$. Подсчеты показывают, что если в популяции генотипы AA и Aa имеют преимущество в 1% в выживании по сравнению с генотипом aa (то есть из 100 AA Aa выживут все, а из 100 aa останется в живых 99, что соответствует коэффициенту селекции, равному 0,01, то будет происходить возрастание концентрации гена А и утеря рецессивного гена a . Теоретически это возрастание будет идти медленно (частота гена А в 99% может быть достигнута только через 90000 поколений, а возрастание концентрации на 1% - через 250 поколений). Из этих расчетов становится ясно, что даже очень небольшое преимущество в отборе может стать эволюционным фактором огромного значения и может привести к изменению всего признака. Но из этих же данных хорошо видно, как трудно полностью удалить рецессивный ген (признак) из популяции.

Коэффициент отбора S вычисляется также по формуле:

$$S = p_1 - p / p_1 - pp_1,$$

где p – частота аллели в I поколении, p_1 – частота аллели во II поколении.

Теоретически коэффициент отбора может колебаться от 0 до 1. Если один из альтернативных вариантов полностью летален, то коэффициент отбора равен 1. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0.1 – 0.2, чаще имеет меньшие значения.

Эффективность отбора – это достижение определенного положительного результата (изменения частот генов) при давлении отбора за отрезок времени. Скорость естественного отбора выражается в скорости изменения концентрации аллеля - Δp и прямо пропорциональна коэффициенту отбора. Если S мало, то $\Delta p = S(1-p)p$, или в общей форме - $\Delta p = S(1-p)p/1 - ps$.

Эффективность отбора в значительной степени зависит от исходной концентрации гена в популяции. При очень низких и очень высоких концентрациях отбираемого признака, отбор действует слишком медленно, при средних концентрациях – очень быстро.

В тесной связи с эффективностью отбора находится относительная приспособленность f , которая определяется по предложенному Райтом (1937) отношению чисел выживших из одинакового исходного количества особей этих вариантов при равных условиях существования:

f (fitness) = $n + ns/n = n(1+s) / n = 1+s$, где $n + s$ - выжили варианта А, n - выжили варианта В.

Естественный отбор, прежде всего, определяется генетическим разнообразием особей данной популяции. Скорость его находится в прямой зависимости от изменчивости признаков, имеющих то или иное адаптивное значение, которое, согласно Р. Фишеру, математически можно выразить так:

$$d a / d t = a \sigma^2(\lambda).$$

Согласно сути этого основного закона селекции, скорость отбора признака а пропорциональна квадрату среднего квадратического отклонения его σ .

Р. Фишер (1930) математически показал, что направленное преобразование генофонда, то есть эволюция, идет наиболее эффективно в том случае, если популяции изолированы не полностью и обмениваются генами через ограниченное, но все же существующее скрещивание. В этом случае приток аллелей извне постоянно поддерживает генетическое разнообразие особей популяции, а изоляция сохраняет своеобразие ее генофонда и тем самым своеобразие вырабатываемых адаптаций.

Эффективность действия отбора по преобразованию генофонда популяции зависит от многих параметров, среди которых можно выделить несколько наиболее важных:

1. Отбор будет идти по данному аллелю тем быстрее, чем больше селективное преимущество данного аллеля.
2. Скорость отбора определяется также концентрацией аллелей в данном поколении.
3. Наконец, на скорость преобразования популяции влияет величина популяции. Чем меньше численность популяции, тем быстрее может быть достигнуто ее изменение по данному аллелю и наоборот.

Следовательно, естественный отбор представляет собой процесс дифференцированного выживания части особей в популяции и дифференцированного воспроизведения генотипов выживших особей в следующем поколении. Дифференцированное воспроизведение генотипов приводит к распространению в популяции адаптивных признаков. Таким образом происходит эволюционное изменение генофонда популяции.

В заключение следует сказать, что естественный отбор – процесс направленный, и как всякий вектор, имеет 3 параметра – точку приложения, то есть признак, по которому идет отбор, величину (коэффициент отбора), направление, определяемое условиями борьбы за существование.

Значение и творческая роль естественного отбора. Из всего сказанного видно, что нет других факторов, которые могли бы направлять развитие популя-

ции, кроме естественного отбора. Естественный отбор – единственный организующий и направляющий фактор биологической эволюции – действует на основе того элементарного эволюционного материала, которым являются мутации и все их сложные проявления в фенотипах. Естественный отбор в процессе своего действия автоматически включает и подчиняет себе все остальные элементарные эволюционные факторы – мутационный процесс, волны жизни, изоляцию, превосходя все эти факторы по своей интенсивности, объединяя и согласовывая их действие. Естественный отбор не только отменяет негодное, не только является элиминирующим, уничтожающим фактором. Это единственный творческий фактор.

Творческая роль естественного отбора выражается в следующем:

1) на генотипическом уровне в преобразовании изменчивости, в переработке самого материала, а именно в изменении выражений условно вредных, частично вредных и малых мутаций, что достигается естественным отбором наиболее благоприятных их комбинации;

2) в преобразовании целых популяций через сохранение и преимущественное распространение наиболее жизнеспособных форм;

3) в приспособлении организма к различным сторонам окружающей среды, в том числе и другим организмам;

4) в выработке способности к наиболее выгодным реакциям на изменения в факторах внешней среды, в том числе к морфогенетическим реакциям, выражающимся в приспособительных модификациях;

5) в образовании прерывистого многообразия органических форм, в частности в процессах видообразования и расхождения признаков;

6) в определении направления всего эволюционного процесса, в целом идущего по линии усложнения и повышения организации, в отдельных ветвях – по пути специализации;

7) во взаимном согласовании и объединении частей и органов любого организма в одно гармоническое целое, обладающее значительной устойчивостью по отношению к внешним влияниям;

8) в создании аппарата наследственности и индивидуального развития, наиболее обеспечивающего преобладание органических форм в процессах размножения и выражающегося в прогрессивной автономизации развития.

Поскольку селективное преимущество особей, подвергающихся естественному отбору, не может быть большим, а низкие коэффициенты селекции не предполагают переживание менее приспособленных, то наиболее очевидным эффектом естественного отбора является поддержание некоего уровня приспособленности популяции, позволяющего ей существовать в данных условиях среды. В этом проявляется поддерживающая роль естественного отбора.

Отбор регулирует положение вида в среде: организмы чаще выживают в тех условиях среды, к которым они лучше приспособлены отбором. В неблагоприятные периоды, периоды депрессии численности вид сохраняется лишь в стациях переживания, то есть отбор формирует локальные популяции. Следовательно, распределение организмов, популяций, видов на поверхности Земли происходит, прежде всего, через отбор. В этом заключается распределяющая роль естественного отбора.

Накапливающая роль естественного отбора заключается в том, что отбор не только выбраковывает неудачные варианты, но и накапливает удачные, формируя из них адаптации любой степени сложности, и преобразует эти адаптации в соответствии с изменениями внешних условий.

Приспособительное, формообразовательное и интегрирующее воздействие отбора на организм и обозначается как творческая роль естественного отбора.

На основании всего сказанного о естественном отборе нам остается ввести его в ту классификацию элементарных эволюционных факторов, которая была дана ранее. Согласно этой классификации, мутационный процесс и популяционные волны являются факторами – поставщиками элементарного эволюционного материала, а изоляция во всех ее формах – фактором, определяющим становление и усиление внутри и межпопуляционной дифференцировки. Все эти факторы не являются направляющими эволюционный процесс и, в этом отношении, не являются «творческими».

Естественный отбор является единственным и достаточным направляющим эволюцию элементарным фактором: его действие всегда направленно. Благодаря этому, отбор вызывает общие и частные приспособления, онтогенетическую дифференцировку и специализации, филогенетическую дифференцировку, то есть возникновение нескольких форм из одной исходной

Лекция 14. **Формы естественного отбора**

При изучении многообразия действия естественного отбора возникла необходимость выделить его основные формы. Представители классического дарвинизма сосредотачивали внимание на приспособленности особей к определенной жизненной обстановке. В связи с этим предполагалось много форм естественного отбора, обуславливающих становление частных приспособлений, выражающихся в различных видах жизнедеятельности (питание, средства защиты, способы размножения, забота о потомстве и т.д.). Различали прямой, косвенный, активный, пассивный, индивидуальный, половой, семейный, колониальный и другие формы естественного отбора.

Однако выделение такого многообразия форм отбора целесообразно лишь в отдельных, частных случаях. Это позволяет оценить только результаты отбора, но не вскрывает специфики механизмов действия его основных форм.

Согласно Дарвину, действие отбора приводит, главным образом к трем результатам:

- создает новые адаптивные признаки;
- уничтожает признаки, утратившие свое приспособительное значение;
- сохраняет приспособления, полезные виду в данных условиях среды.

Исходя из этих трех основных результатов действия естественного отбора и происходила классификация форм отбора.

С развитием популяционной генетики при изучении естественного отбора главное внимание стало уделяться изменениям генетической структуры популяций и вида в целом. В результате появилось новое мнение, согласно которому естественный отбор в конечном итоге – дифференциальное сохранение геноти-

пов. Естественный отбор стали рассматривать как элементарный фактор эволюции. Определенным образом изменяющий генетическую структуру популяции, то есть вызывающий сдвиг вариационной кривой в конкретном направлении. После этого выделили три основные формы естественного отбора, которые включали все частные случаи:

- 1) отбор, расширяющий границы наследственной изменчивости популяций – движущий отбор;
- 2) отбор, сокращающий изменчивость и повышающий устойчивость популяций – стабилизирующий отбор;
- 3) отбор, разделяющий популяции на части – дизруптивный отбор.

Поскольку по механизму действия движущий отбор и дизруптивный отбор весьма сходны, часто дизруптивный отбор рассматривают как разновидность движущего отбора.

Движущий отбор и его разновидности (направленный, дизруптивный). Движущая форма естественного отбора реализуется на основе селективного преимущества определенных вариантов (уклонений) перед представителями средней нормы, установившейся для данной популяции в прежних условиях (отбор «гениев»).

Введение в данное определение понятия «средняя норма» требует ее количественной характеристики. В популяции под понятием «норма» надо понимать всю сумму особей, которые фактически переживают в конкретных, разнообразных условиях существования и оставляют после себя потомство (И.И. Шмальгаузен). Под средней нормой следует понимать ту часть нормы реакции генотипа, которая дает приспособленные к данной среде фенотипы.

При движущем отборе преимущества получают обладатели тех наследственных изменений, которые в новой среде оказываются более адаптивными, что обеспечивает сдвиг вариационной кривой изменчивости популяции в конкретном направлении.

В целом движущий отбор возникает либо при изменениях в новых направлениях, либо при захватывании видом новых местообитаний. В общих случаях под влиянием отбора в новых условиях образуется новая форма. Именно в результате движущего отбора образуются обычно подвидовые формы в разных группах видов, а, в конечном счете, и новых видов.

Направленный отбор происходит в том случае, когда условия среды благоприятствуют какому-либо одному определенному направлению изменений признака, тогда как все другие варианты изменений подвергаются негативному давлению отбора. В этом случае в популяции от поколения к поколению происходит сдвиг средней величины признака в одном определенном направлении. Результатом действия направленного отбора является постепенное изменение популяции в целом, происходящее посредством преобразования популяционного генофонда.

Это типично дарвиновская форма естественного отбора через суммирование и интеграцию наследственных изменений приводит к преобразованию организации и становлению новых приспособлений. Осуществляемые под контролем направленного отбора эволюционные преобразования данной популяции затрагивают ее генофонд как целое; обособление каких-либо дочерних популяций (то

есть дивергенции) не происходит. Такую форму эволюционных преобразований вида Д. Симпсон назвал *филетической эволюцией*.

Убедительный пример направленного отбора – выработка у микроорганизмов и насекомых устойчивости к антибиотикам и ядохимикатам. Многочисленными исследованиями установлено, что при воздействии на микроорганизмы различными антибиотиками за относительно короткий срок возникали популяции, устойчивые к дозам, во много раз превышающим исходную дозу. Последовательное увеличение дозы антибиотика создает условия для выявления новых устойчивых мутантов и отбора, направленного на постепенное усиление резистентности бактерий. Аналогичным образом обстоит дело с быстрой и направленной адаптацией насекомых ко все возрастающим дозам ядохимикатов. При воздействии ДДТ на популяции комнатной мухи в продолжении лишь двух поколений выработалась устойчивость к яду, в 4000 раз превышающая исходную.

Дизруптивный, или разрывающий (от англ. disruptive – разрывать) отбор осуществляется на основе выживания и размножения более адаптивных крайних уклонений от нормы за счет элиминации средних ее вариантов. Этот отбор действует в том случае, когда условия благоприятствуют двум или нескольким крайним вариантам изменчивости, но не благоприятствуют промежуточному, среднему состоянию признака. Эту форму отбора вызывают длительно и разнонаправленно изменяющиеся условия среды, ставшие причиной расчленения ранее единой популяции на две и более дочерних популяций (принцип «ножниц»). В основе дизруптивного отбора лежит дарвиновская дивергенция – экологическое расхождение близкородственных форм.

Примером действия этой формы отбора может служить многократно исследованная ихтиологами ситуация возникновения карликовых рас хищных рыб в малокормных водоемах. Часто щурятам – сеголеткам не хватает корма в виде мальков других видов рыб. Тогда преимущество среди щурят получают с одной стороны, те особи, которые обладают максимальной скоростью роста и в течение короткого времени достигают размеров, позволяющих поедать своих собратьев. С другой стороны, в выгодном положении оказываются и щурята с максимально замедленным темпом роста, так как мелкие размеры позволяют им длительное время оставаться планктофагами. Подобная ситуация, повторяющаяся из поколения в поколение, может через процесс естественного отбора привести, в конце концов, к формированию двух рас – мелких и крупных хищников.

Транзитивный (переходный) отбор заключается в выживании и более интенсивном размножении особей вначале малочисленной формы, получившей преимущество над другой многочисленной формой. Надо подчеркнуть три особенности, которые выделяют транзитивный отбор в качестве самостоятельной разновидности движущего отбора.

Во-первых, транзитивный отбор, как правило, не накапливает постепенно полезные изменения признаков, как это делает направленный отбор. Он сразу «стартует» с готовой мутантной формы, и действие его сводится только к быстрому повышению и закреплению численности мутантов в популяции.

Во-вторых, транзитивный отбор не расчленяет популяцию на две и более форм, как это характерно для дизруптивного отбора.

В-третьих, действие транзитивного отбора имеет обратимый характер: при смене условий среды на прежние собственно изменится и направление отбора.

Одним из ярких примеров действия транзитивного отбора является развитие так называемого «индустриального меланизма», описанного более, чем у 70 видов бабочек, распространенных в Англии и ряде других стран Европы, а также США. За последнее столетие в промышленных районах этих стран вследствие задымления произошло потемнение стволов деревьев, на которых днем отдыхают бабочки, в частности березовая пяденица (*Biston betularia*). Это изменение среды повлекло за собой перестройку популяций. До загрязнения стволов популяция пядениц состояла почти на 08% из светлоокрашенных особей, адаптивных к светлой коре деревьев. Постоянное присутствие ничтожного числа темноокрашенных особей обусловлено доминантной мутацией меланизма. По мере потемнения коры деревьев светлоокрашенная форма становилась более заметной для птиц и постепенно вытеснялась меланистами, пока последние стали преобладающими. Такое изменение соотношения популяций внутри вида получило название транзитивного или переходного полиморфизма. Вначале считали, что появление меланистических популяций вызвано прямым воздействием на бабочек вредных веществ промышленного производства. В действительности на основе специальных экспериментов (Кетлуэлл) обнаружилось, что, хотя мутация меланизма может вызываться ядовитыми веществами, не она является подлинной причиной индустриального меланизма, а птицы, которые легко замечают светлых бабочек на темной коре деревьев и намного реже истребляют темных особей.

Стабилизирующий отбор и его формы. Стабилизирующая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества представителей средней нормы перед всеми отклонениями от этой нормы. Эта форма естественного отбора проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценотических соотношениях или, наоборот, при резко изменяющихся и обратимых условиях среды.

Механизм, обеспечивающий сохранение признаков, не смотря на продолжающийся мутационный процесс, был вскрыт И.И. Шмальгаузенем в созданной им теории стабилизирующего отбора. Стабилизирующий отбор – это преимущественное переживание организмов, обладающих признаками, не имеющими заметных отклонений от нормы, свойственной данной популяции (выживание «заурядностей»). Происходит он через элиминацию любых отклонений от этой нормы. Стабилизирующий отбор как бы охраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно отклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы.

Это значит, что при неизменных условиях среды (для организма в целом или для данного признака и кривая распределения признака не меняется. Стабилизирующий отбор ведет к большей фенотипической однородности популяции и к стабильности спектра ее изменчивости.

Действие стабилизирующего отбора может быть направлено:

- 1) на сохранение средней нормы в относительно постоянных условиях среды;
- 2) на стабилизацию процессов онтогенеза в резко меняющихся и обратимых условиях среды;
- 3) на поддержание полиморфной структуры популяции

(или вида). Исходя из этого разнообразия действия стабилизирующего отбора, выделяются три его формы: нормализующий, канализующий, балансируемый.

Нормализующий (или поддерживающий) отбор происходит при относительно постоянных условиях среды и приводит к сохранению средней величины признака (нормы) вследствие элиминации отклонений от неё, однако наследственная основа ее не меняется. Действие нормализующего отбора можно показать, на примере изучения плодовитости птиц. Большие кладки не рациональны, так как родители не могут обеспечить пищей многочисленное потомство. Поэтому отбором устанавливается некоторая средняя величина кладки, как самая оптимальная. Например, для скворцов она составляет 5 яиц, но это не слишком жестко. Размеры и форма цветов у энтомофильных растений более постоянны, чем у растений, опыляемых иным способом. Статистика по учету выживаемости новорожденных младенцев в первый месяц жизни свидетельствует, что больший процент жизнеспособности приходится на детей средней массы – 3,6 кг.

Таким образом, действие нормализующего отбора сводится лишь к сохранению нормы за счет элиминации всех наследственных и ненаследственных отклонений от неё. Следует сказать, что нормализующий отбор, сохраняя среднюю норму, создает возможность для творческой деятельности канализующего отбора по наследственному закреплению адаптивных модификаций в пределах нормы.

Канализующий отбор означает выживание и размножение организмов с более устойчивыми механизмами онтогенеза, способными противостоять случайным внутренним и внешним воздействиям, подвергающим сложившуюся адаптивную норму, то есть нормальное протекание процессов индивидуального развития. Например, наступившая поздней осенью оттепель может послужить толчком для начала ростовых процессов у растений. Такая реакция на «провокационный» фон среды оказывается не адаптивной, так как растения гибнут при последующем наступлении холодов. Поэтому у живых организмов в ходе эволюции выработалось замечательное свойство *фотопериодизма* – сезонных изменений жизнедеятельности в ответ на изменение длины светового дня. Фотопериодические реакции обеспечивают устойчивость онтогенеза, не позволяют организмам отвечать на случайные, губительные для них изменения в условиях среды. В такой автономизации онтогенеза заключается главная характерная особенность канализующего отбора.

Примеры действия канализующего отбора можно привести и для животных. У животных холодных стран выступающие части тела укорочены по сравнению с их теплолюбивыми сородичами.

Таким образом, канализующий отбор приводит к наследственному закреплению тех модификаций, которые адаптивны в данной среде.

Балансированный (уравновешивающий) отбор заключается в выживании внутривидовых форм, неравноценных между собой по приспособленности, но существующих на одной территории благодаря полезности совместного их обитания для вида в целом. Сущность балансируемого отбора заключается в том, что существует несколько адаптивных норм, закономерно и

циклично сменяющих друг друга. Он направлен на поддержание внутривидового полиморфизма (сезонный полиморфизм, попеременное балансированное изменение частоты бурой и желтой форм наземной улитки *Cerpea nemoralis* и др.).

Стабилизирующий и движущий отборы тесно связаны между собой. Если в одной части ареала какого-либо вида нет неуклонных новых изменений среды и изменения условий носят характер относительно быстрых колебаний, то господствовать будет стабилизирующий отбор. При наличии в другой части ареала какого-либо вида длительных неуклонных изменений условий жизни соответственные формы будут находиться под влиянием движущего отбора.

Таким образом, формы отбора могут меняться в связи с расширением ареала вида. Так, например, известно, что заяц – русак в течение некоторого времени стал интенсивно распространяться на север. Такое распространение на север означало проникновение в области с новыми условиями. Это имело своим следствием отбор на новый экотип. Северная форма русака отличается более крупными размерами, большим побелением зимнего меха, более интенсивным развитием волосяного покрова, то есть налицо движущий отбор, приведший к выработке новой формы. Однако то, что нам известно об этом интересном случае образования новой формы зайца – русака, заставляет думать, что движущий отбор на новую форму был связан и с процессом стабилизации, в частности, с автономизацией развития. Большие размеры тела – это, конечно, не модификация, а результат отбора на увеличение тела, то есть отбора форм, у которых независимо от колебаний условий жизни выработалась способность к развитию более крупных размеров тела, обеспечивающих выработку большего количества тепла и более экономичный его расход. Параллельно с этим, весьма вероятно, шел отбор и на большее развитие волосяного покрова.

Таким образом, если движущий отбор вызывает историческую изменчивость индивидов и популяций в целом, то стабилизирующий отбор определяет их устойчивость. Изменяемость и устойчивость – это две взаимосвязанные стороны эволюционного процесса. Естественный отбор не только создает, но и поддерживает многообразие форм живой природы.

Другие формы естественного отбора. Понятие полового отбора. Существуют и более сложные типы отбора. Отбор на повышенную изменчивость характеризуется тем, что в определенных условиях преимущество получает популяция, особи которой оказываются наиболее разнообразными по какому-либо данному признаку. Примером результатов действия такого отбора является постоянное многообразие деталей окраски и строения раковины некоторых видов моллюсков, живущих в чрезвычайно разнородных микроусловиях прибойной зоны моря, в скалистых участках литорали. Аналогичный пример можно найти и среди наземных моллюсков, также связанных с определенными условиями микросреды. В этом случае удалось документально показать избирательность уничтожения форм, не подходящих по окраске к общему фону местности, посредством анализа остатков раковин наземных моллюсков у «кузниц» дроздов, главных врагов моллюсков в изученных условиях.

Иногда выделяют и другие, более специальные, формы естественного отбора, например, так называемые *K* – отбор и *r* – отбор. *K* – отбор – это отбор,

направленный на повышение вероятности отдельной особи, на выживание исходно немногочисленного потомства (обычно в стабильных условиях среды).

При r – отборе большая часть энергетических затрат вида идет на появление сравнительно многочисленного потомства и мало – на заботу о потомстве (обычно, в нестабильных условиях).

Часто оказывается так, что определенный генотип имеет селективное преимущество только тогда, когда он редок в популяции, и немедленно теряет преимущество, оказавшись в избытке. Это так называемый частнозависимый отбор. Именно под таким отбором находятся многие признаки покровительственной окраски типа мимикрии.

Д.К. Беляев ввел также понятие дестабилизирующего отбора, который разрушает сложившиеся комплексы адаптивно важных признаков и приводит к существенному изменению генетической системы популяции. Ярким примером может служить процесс одомашнивания животных. Так, отбор на уменьшение агрессивности у хищных зверей в неволе ведет к дестабилизации цикла размножения (животные могут размножаться круглый год).

Естественный отбор, касающийся признаков особей одного пола, называется половым отбором. Концепция полового отбора была разработана Ч. Дарвином для объяснения развития у самцов некоторых украшающих признаков, нередко гипертрофированных, причудливых и ярких и поэтому отрицательно сказывающихся на защищенности этих особей и требующих для своего развития значительных энергетических трат. Очевидно, предпочтение самками самцов с подобными признаками нуждается в объяснении. Первая попытка такого объяснения была сделана Р. Фишером, предположившим, что половой отбор, благоприятствующий развитию украшающих признаков, может действовать на основе предпочтения некоторыми самками таких признаков у самцов. В этом случае самцы, обладающие подобными украшениями, получают лучшие шансы оставить потомство, в котором самцы унаследуют от своих отцов эти признаки, а самки – от своих матерей соответствующие сексуальные предпочтения. Этот механизм (именуемый «фишеровскими процессами») обуславливает возникновение полового отбора, благоприятствующего дальнейшему развитию украшающих признаков у самцов. При этом первоначальное предпочтение самками определенных внешних признаков самцов может быть обусловлено особенностями физиологии их органов чувств (гипотеза первоначального сенсорного предпочтения). Другие авторы (А. Захави) предлагают иное интересное объяснение приспособительного значения украшающих признаков. Степень их развития в целом должна соответствовать жизнеспособности самцов, поскольку такие «избыточные» структуры без ущерба для организма могут развивать лишь наиболее сильные индивиды с высоким уровнем обмена веществ и энергетических процессов, который контролируется генетически («принцип гандикапа»). Тем самым степень развития у самцов таких украшений может служить для самок признаком, позволяющим выбрать наиболее жизнеспособных самцов – носителей «оптимальных» генов. Вероятно, развитие вторичных половых признаков под контролем полового отбора может происходить при совместном действии «фишеровских процессов» и «принципа гандикапа».

Половой отбор – не самостоятельный фактор эволюции, а всего лишь частный случай внутривидового естественного отбора.

Все указанные формы естественного отбора подразделяются на индивидуальный и групповой. Индивидуальный отбор сводится к дифференциальному размножению отдельных особей, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяции. Групповой отбор – преимущественное размножение особей какой-либо группы. При групповом отборе в эволюции закрепляются признаки, благоприятные для группы, но всегда благоприятные для особей.

В целом надо сказать, что естественный отбор даже внутри каждой из выделенных форм может вести к различным результатам, воздействуя на те или иные особенности организма и популяции. Ни одна из отмеченных форм отбора в чистом виде не встречается в природе, так как контролирующие факторы среды выступают во взаимодействии между собой как целое.

Лекция 15. Эволюция адаптаций – основной результат действия естественного отбора.

Из предыдущих лекций становится ясно, что естественный отбор – это единственный из элементарных факторов эволюции, который способен поддерживать равновесие между организмами и средой, определять становление адаптаций и направление эволюционных преобразований. Естественный отбор обуславливает становление и поддержание органической целесообразности и является движущей силой видообразования и прогрессивной эволюции.

Эволюция – это постоянно осуществляющийся процесс совершенствования имеющихся адаптаций (приспособлений) организмов, популяций и видов к конкретным условиям существования. Все закрепляющиеся в ходе эволюции особенности представляют собой те или иные адаптации, что в равной степени относится к морфологическим особенностям отдельных особей, образованию новых популяций и видов, изменению биогеоценозов. Вот почему эволюция – это адаптациогенез. Что же такое адаптация?

Понятие «адаптация» и их примеры. Под адаптацией в широком смысле понимается гармония организма (в том числе и популяций, видов) со средой их обитания. В узком смысле под адаптацией понимаются специальные свойства, способные обеспечить выживание и размножение организмов в конкретных условиях среды.

С экологической точки зрения адаптацией считают любое изменение организации, снижающее смертность под воздействием факторов среды. Из этого ясно, что адаптации являются относительными: адаптации к одному комплексу факторов среды не обязательно остаются приспособлением в других условиях.

Для возникновения адаптации необходимо наличие элементарного эволюционного материала – наследственной изменчивости и элементарных эволюционных факторов, прежде всего, отбора, то есть наследственные изменения должны проявиться в фенотипе.

Однако появление в популяции и биогеоценозе нового удачного фенотипа или особей – носителей удачных мутаций – еще нельзя рассматривать как адап-

тацию. Появление селективно ценного фенотипа является элементарным адаптационным явлением. Точно так же, как появление элементарного эволюционного явления – изменения генотипического состава популяции – еще не есть эволюционный процесс, так и появление элементарного адаптационного явления еще не означает возникновение адаптаций. Об адаптации можно говорить лишь после возникновения специализированного признака у популяции (вида) к элементам среды. Достигается это при «подхвате» отбором элементарных эволюционных явлений и стойком изменении генотипического состава популяции. В этом случае конкретные полезные отклонения отдельных особей превращаются в норму для популяции в целом. При этом происходит превращение случайного (элементарного адаптационного явления) в необходимое для популяции и вида формирование признаков и свойств. Приспособления не возникают в готовом виде, а складываются в процессе отбора удачных вариантов из множества изменившихся особей популяции. Поэтому в эволюционном смысле понятие «адаптация» должно относиться не столько к отдельной особи, сколько к популяции, виду, биогеоценозу.

Конкретные формы проявления адаптаций чрезвычайно многообразны, что видно из следующих примеров.

А. Средства пассивной защиты – такие структуры и особенности, которые лишь своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование. К ним относятся:

- твердые покровы, шипы, колючки, иглы;
- приспособительная окраска и форма тела (покровительственная, расчленяющая, предостерегающая, угрожающая окраски, мимикрия).

Б. Химическое взаимодействие:

- выделение организмами веществ, уничтожающе действующих на другие виды (аллелопатия);
- химический язык у общественных насекомых.

В. Сложные адаптации:

- насекомоядность и способность к движению у растений;
- строение органа зрения;
- взаимные приспособления растений и животных.

Г. Физиологические адаптации (функциональные):

- комплекс физиолого-биохимических мутаций, приведших к выработке приспособлений, связанных с устранением недостатка кислорода и др.

Любая адаптация характеризуется жизнеспособностью, конкурентноспособностью, фертильностью организмов.

Классификации адаптаций. С эволюционной точки зрения важно не простое описание множества различных адаптаций, а классификация их по происхождению, принадлежности к разным аспектам среды, масштабу и т.д.

По происхождению различают следующие адаптации.

Преадаптивные- потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. При этом надо помнить, что под преадаптацией подразумевается не преприспособление как таковое, то есть возникновение признака раньше, чем он окажется адаптивным, а мобилизационный резерв наследственной изменчивости. Мутационный процесс и скрещивание приводят к на-

коплению в популяции скрытого резерва наследственной изменчивости. Часть его в будущем может быть использована для создания новых приспособлений.

Суть преадаптации становится понятной при анализе значения переходного полиморфизма. Например, при изучении индустриального меланизма у бабочек было установлено, что предпосылкой данной адаптации явился полиморфизм популяций, состоящих из светлых (первоначально адаптивных) и меланистических форм, постоянно бракуемых отбором на светлом фоне коры деревьев, но появляющихся с различной частотой в результате фенотипического выражения части генетического груза. После потемнения коры деревьев в промышленных районах эта мутация стала элементарным адаптивным явлением, на основе которого отбор быстро создал новую адаптацию.

При преадаптивном пути возникновения адаптаций нередко с успехом используются прежние особенности организма, возникшие в иных условиях. При этом некоторые сложные приспособления могут возникать как бы «опережая» условия, при которых эти особенности окажутся адаптациями. Например, еще Ч. Дарвин обратил внимание на то, что швы в черепе млекопитающих облегчают роды, хотя их возникновение не было связано с живорождением. Характерный пример преадаптации – развитие у древних кистепёрых рыб мощных и прочных конечностей.

Комбинативные адаптации – возникают путем комбинирования новых мутаций друг с другом и с нормальным генотипом. Эффект мутаций зависит от той генотипической среды, в состав которой в будущем они войдут. Скрещивание особей дает разнообразное сочетание мутантного аллеля с другими аллелями того же и других генов. Это приводит к изменению эффекта проявления мутации путем взаимодействия генов. При этом может быть или усиление (комплиментация), или подавление (эпистаз) его выражения в фенотипе. Кроме того, обычно мутантная аллель под действием многих других генов проявляется градуированно (полимерия). Во всех случаях создается реальная возможность для быстрой смены одних адаптаций другими. Комбинативный путь формирования адаптаций, видимо, наиболее распространенный в природе, то есть элементарные адаптационные явления на комбинативной основе возникают с относительно высокой частотой.

Постадаптивный путь возникновения адаптаций связан с редукцией ранее развитого признака с переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние (или использование ранее существующего органа в других целях – не тех, что определили его появление посредством соответствующего давления отбора). Эти гены остаются в резерве наследственной изменчивости и периодически проявляются фенотипически (например, в виде атавизмов). В случае установления отбором положительной связи между такими и новыми условиями среды они могут дать начало развитию новых признаков и свойств. При постадаптивном пути новые адаптации возникают посредством использования ранее существующих структур в случае смены их функций. Так, висцеральный скелет у предков позвоночных состоял из жаберных дуг, представленных нерасчлененными кольцами, и охватывающих передний конец пищеварительной трубки. Они служили как бы распоркой для пищеварительной трубки, препятствуя ее спадению. Однако в ходе дальнейшей эволюции с усилением функции

дыхания жаберные дуги становятся частью системы нагнетания жидкости. В дальнейшей эволюции некоторые жаберные дуги принимают на себя функции хватания и превращаются в челюсти.

По принадлежности к разным аспектам среды адаптации бывают различными.

Прежде всего, необходимо несколько слов сказать о среде протекания эволюционного процесса. Обычно, или чаще всего в биологии под средой понимается лишь комплекс физико-географических условий обитания, то есть приравнивается к понятию абиотической среды. Но даже с географической точки зрения ясно, что организмы существуют не только в комплексе физико-химических условий, но вписаны в определенные ландшафты. Ландшафты же всегда включают комплекс биотических условий. Следовательно, среда - понятие, не сводимое лишь к физико-географическим условиям. Исходя из сложности и многоплановости содержания понятия «среда», необходимо дифференцировать разные «планы» этого понятия.

Прежде всего, среду можно разделить на абиотическую и биотическую. Подробный анализ абиотической среды не представляет особого интереса ввиду общеизвестности. В биотической среде можно выделить несколько основных разделов. Элементарная эволюционная единица – популяция - прежде всего, входит в состав определенного сообщества – биогеоценоза. Следовательно, можно выделить биогеоценотическую среду в биотическом окружении любой популяции, а в конечном счете и особи. Далее, любая особь живет и размножается в пределах определенной популяции. Поскольку любая природная популяция представляет гетерогенную смесь разных генотипов, то для «отборной судьбы» как отдельных генотипов, так и определенных аллелей совсем не безразлично, с какими другими генотипами и аллелями им приходится сталкиваться в процессе жизнедеятельности. Поэтому естественно и необходимо выделить понятие популяционной среды в отношении к каждой отдельной особи, каждого биотипа или экотипа.

Но на выделении популяционной и биогеоценотической среды остановиться нельзя. Относительная жизнеспособность, а, следовательно, и популяционная судьба любой мутации и аллели зависит не только от условий абиотической среды, но как от гетеро- или гомозиготного ее состояния, так и от того, в комбинации с какими другими аллелями других генов она присутствует в данном генотипе. Следовательно, по отношению к каждой мутации и аллели можно и должно говорить о генотипической среде, в которой они находятся.

Наконец, в некоторых случаях степень проявления того или иного признака может зависеть от флуктуаций тех или иных физических или химических свойств в онтогенезе данной особи. В этих случаях можно говорить о внутренней (онтогенетической) среде. Поэтому любой результат естественного отбора связан с тем или иным изменением биотической среды, которая в соответствии с уровнями организации подразделяется на генотипическую, онтогенетическую, популяционно-видовую и биогеоценотическую

В зависимости от этого различают и разные типы специфических адаптаций по принадлежности к среде.

Для генотипической среды характерна целостность генотипа особи и взаимодействие генов между собой. Целостность генотипа определяет особенности доминирования генов и развитие коадаптаций – взаимных приспособлений органов одной особи. Например, лопатка и тазовая кость подвижно сочленены с головкой плечевой и бедренной костей. Кости, подвижно прикрепленные друг к другу, имеют взаимные приспособления для обеспечения нормальной работы. В основе коадаптаций лежат различные корреляции, которые и регулируют онтогенетические дифференцировки.

На онтогенетическом уровне разнообразны адаптации физиолого-биохимического характера. В условиях повышенной температуры и недостатка воды нормализация жизнедеятельности растений достигается накоплением в клетках осмотически активных веществ, закрытием устьиц. Повреждающее влияние солей на сильно засоленных почвах нейтрализуется накоплением специфических белков, усилением синтеза органических кислот и т.д. К организменным адаптациям относятся морфологические адаптации (твердые образования, окраски), физиологические (постоянная температура тела), биохимические (синтез белка) и др.

Популяционно-видовая среда проявляется во взаимодействии особей в пределах популяции и вида в целом. Популяционной среде соответствуют надорганизменные, популяционно-видовые адаптации. К ним относятся: половой процесс, гетерозиготность, мобилизационный резерв наследственной изменчивости, определенная плотность популяции. Для обозначения ряда специальных внутривидовых адаптаций существует термин (С. Северцов) – конгруэнции – взаимоприспособления особей, возникающие в результате внутривидовых отношений. Конгруэнции выражаются в соответствии строения и функций органов матери и детеныша, аппаратов размножения самцов и самок, в наличии приспособлений для отыскивания особей противоположного пола, системы сигнализации и разделения труда между особями в стадах, колониях, семьях и т.д. Роль видовых адаптаций видна в усилении зависимости между сроками размножения и продолжительности жизни особей, между плодовитостью особи и численностью популяции. По этим показателям виды примитивных и высокоорганизованных существ резко отличаются друг от друга. С появлением заботы о потомстве уменьшается плодовитость особей, но возрастает выживаемость потомства. Нередко видовые адаптации могут не совпадать с индивидуальными (онтогенетическими). Так, старение и гибель особи, ограниченная продолжительность жизни – видовые адаптации, ведущие к гибели конкретных особей.

К популяционно-видовым адаптациям относятся зрительные раздражители, пение птиц, звуковые формы внутривидовой кооперации и др. Только как адаптации популяционные могли развиться поведение у животных, способность к объединению для выживания в неблагоприятных условиях и т.п.

Биогеоэкологическая среда складывается как результат взаимодействия разных видов в биоценозе на фоне абиотических факторов среды. Биогеоэкологической среде соответствуют межвидовые адаптации, выработанные в результате сопряженной эволюции видов в биогеоэкоценозах: хищник – жертва, энтомофильные растения и насекомые, симбиотические виды, паразит – хозяин и т.д. Например, растения воздействуют друг на друга через изменение не только ус-

ловий освещенности и влажности, но и выделяя специальные активные вещества, способствующие вытеснению одних и размножению других (аллелопатия).

Строго разграничить генотипические, популяционные, биогеоценотические адаптации практически трудно. Адаптации, относящиеся к одной из сред, «срабатывают» и в других средах. Все адаптации подчиняются принципу мультифункциональности.

По степени совершенства все адаптации разделяются на три основные группы:

1) уже достигшие реально возможного предела совершенствования. Это многие механические адаптации, например, 4-х камерное сердце птиц и млекопитающих, звуковые адаптации, например, орган слуха (у человека он улавливает минимальную интенсивность звука в 10^{-9} эрг/см² с, то есть почти тепловое движение молекул), оптические адаптации (глаз человека способен увидеть в полной темноте пламя свечи на расстоянии 2 км, то есть зарегистрировать световую энергию в один фотон, что составляет физический предел светочувствительности рецептора);

2) приближающиеся к пределу совершенствования. К таким адаптациям относятся твердость механических тканей (твердость зубов ротового аппарата у некоторых моллюсков составляет 6 баллов, а предельная твердость у алмаза – 10 баллов), прочность механических тканей на разрыв (прочность у наиболее прочного из сухожилий человека – ахиллового - составляет 6 кг/мм², паутины – 260 кг/мм², в то время, как максимальный предел прочности на разрыв для ткани с плотностью, близкой к плотности сухожилия, составляет 500 – 1000 кг/мм²), коэффициент полезного действия (КПД сокращения одиночного мышечного волокна – около 40% при теоретическом пределе 100%);

3) способные значительно совершенствоваться дальше. В качестве примера служат проводимость нервного волокна (скорость нервного импульса у человека составляет лишь около 10 м/с, в то время, как скорость электрического тока по медному проводнику 300000 м/с), средняя выживаемость особей (у камбалы 0,0001%, у птиц и млекопитающих – 10-30%, что составляет лишь треть теоретически возможной величины 100%).

Факторами, ограничивающими эволюцию адаптаций, являются:

а) биогенные структуры значительно отстают от естественных или искусственно созданных веществ по простейшим физическим свойствам;

б) уровень биологических потребностей, отражающий принцип достаточности – никогда больше, чем надо в этих условиях.

По масштабу адаптации делятся на специализированные, пригодные в узколокальных условиях жизни (строение языка у муравьедов, приспособления хамелеона к древесному образу жизни и т.п.) и общие, пригодные в широком спектре условий среды и характерные для больших таксонов (крупные изменения в кровеносной, дыхательной и нервной системах у позвоночных, механизма фотосинтеза и аэробного дыхания, семенное размножение у высших растений и другие).

По характеру изменений адаптации бывают связаны с усложнением или упрощением морфофизиологической организации. Например, паразитизм обычно ведет к упрощению и редукции ряда органов. В то же время переход к

активному образу жизни связан с развитием ряда важных органов нападения и защиты.

В целом классификационная схема адаптаций может быть представлена следующим образом:

Принцип классификации	Группы адаптаций
По происхождению	Возникающие преадаптивным, комбинативным и постадаптивным путем
Принадлежность к разной среде	Генотипические (онтогенетические), популяционно-видовые, биогеоценотические
По эволюционному масштабу	Специализированные и общие
По характеру возникающих изменений	Упрощающие строение системы, усложняющие строение, сохраняющие строение систем и уровень сложности
По длительности сохранения в онтогенезе	Кратковременные, повторяющиеся, постоянные

Органическая целесообразность и ее относительность. Происхождение новых и совершенствование уже приобретенных адаптаций - центральная проблема эволюционной теории. Эволюция адаптаций заключается в историческом изменении нормы реакции отдельного генотипа и генотипической структуры вида в целом. Адаптациогенез осуществляется через накопление полезных в данной среде преимущественно мелких изменений признаков. Как любой процесс, адаптациогенез внутренне противоречив. Он складывается из взаимодействия двух противоположных сторон: частичной дезорганизации уже сложившейся нормы реакции организма и вида и последующей ее новой организации. Дезорганизующие факторы – наследственная изменчивость (мутации и рекомбинации), но, благодаря им, создается резерв внутривидовой изменчивости, который необходим виду при изменении условий жизни.

Общая структура адаптациогенеза складывается из трех фаз: инадаптивной (не адаптивной, преадаптивной, постадаптивной, которые в каждом конкретном случае могут меняться местами).

Инадаптивная фаза. При изменении среды выживает всего только часть популяции, остальные элиминируются. Факты, свидетельствующие о неизбежности прохождения неадаптивной фазы в эволюции популяций, рассматривались нами ранее (выработка устойчивости у микроорганизмов устойчивости к антибиотикам и ядохимикатам). Чем более резкими будут изменения среды, тем больший урон нанесут они популяции. Чем крупнее таксон, возникающий в ходе эволюции, тем большее число популяций приносится в жертву как плата за возникновение таксона. Эволюция популяций и более крупных таксонов связана с неизбежной расплатой (инадаптивная фаза) за успех части составляющих их организмов.

Успех их обеспечивается *преадаптивной фазой* адаптациогенеза. Организмы, которые выживают при изменении условий среды, обладали необходимыми для этого предпосылками в их организации (преадаптивная фаза). Факты, доказывающие реальность явления преадаптации, обнаружены как в лаборатории, так и в природе. Американские генетики Дж. и Е. Ледерберги куском стерильного бархата сняли часть колонии кишечной палочки с агара, не содержащего антибиотик стрептомицин и перенесли на питательную среду с антибиоти-

ком. Естественно предположить, что в чашке с антибиотиком могли выжить только те мутанты, которые уже обладали устойчивостью к нему, так как в природе кишечная палочка со стрептомицином не встречалась. Это и наблюдалось.

Возникновение преадаптивной фазы определяется генетическими факторами (мутационной и коррелятивной изменчивостью, либо отбором, но в совершенно другом направлении по отношению к будущему использованию признака.

Постадаптивная фаза представляет собой постепенное усовершенствование уже имеющейся адаптации к частным условиям среды, а также новое направление отбора по атавизму. Часть признаков, ранее адаптивных, но потерявших полезное значение, могут вновь пригодиться при изменении среды обитания (приспособления к обитанию в зарастающих, загнивающих водоемах у кистеперых рыб стали полезными при выходе на сушу). Существование таких потенциально полезных признаков и есть постадаптивная фаза в точном значении этого понятия.

Таким образом, адаптациогенез можно представить так. Изменение условий среды вызывает сдвиг в приспособленности отдельных организмов и популяций в целом. При этом часть организмов элиминируется (инадаптивная фаза), другая часть вырабатывает новые адаптации на основе уже имеющихся для этого предпосылок в их организации (преадаптивная фаза). В ходе эволюции могут вновь использоваться признаки, утратившие свое значение в прошлом (постадаптивная фаза). Первые две фазы – неизбежное следствие и необходимое условие эволюции адаптаций, третья фаза представляет собой резерв приспособленности и используется в случае возвращения вида в прежние условия жизни.

Таким образом, именно естественный отбор обуславливает возникновение и сохранение адаптаций. Отсутствие отбора по признаку, при сохранении изменчивости этого признака, приводит к его разрушению и исчезновению. Представление о возникновении и совершенствовании адаптаций в результате естественного отбора есть одно из основных положений дарвинизма и современной теории эволюции. В свою очередь, это положение основано на концепции относительности приспособленности, относительности «органической целесообразности» как называли данное явление ранее. Вопрос о соответствии живых организмов условиям их существования (гармония организма и среды – 2органическая целесообразность») давно интересует философов и биологов. Аристотель, поставив вопрос «ради чего создан орган», пытался на него ответить, опираясь на принцип «causa finalis» (конечной причины). Он усматривал наличие в природе некоей «цели», которой подчиняются все проявления жизни. Такой телеологический подход к явлениям живой природы в додарвиновский период развития биологии был господствующим. Многие прогрессивные мыслители, будучи не в силах научно опровергнуть такое объяснение, стали на путь отрицания объективного характера целесообразности в природе.

Но целесообразность есть и проявляется она не только в приспособленности особей, вида, биогеоценоза, но и в приспособляемости. Приспособляемостью называется способность организмов вырабатывать новые приспособления в измененных условиях. Приспособляемость на любом уровне организации живого первично осуществляется микроэволюционным путем. Следовательно, целесообразность – не изначальное свойство живых организмов, а сложившееся исторически под контролем естественного отбора в ходе развития популяции и ви-

дов. Совершенство всякого приспособления определяется внешней средой, а поэтому приспособление всегда относительно. Приспособленное к одним условиям, к одному уровню организации, оно перестает быть таковым в других условиях, на других уровнях. В разных условиях степень совершенства конкретных приспособлений всегда оказывается различной. В этом проявляется отсутствие «стремления» к совершенству, приписывающегося природе некоторыми ранними эволюционными гипотезами. Приспособление в конкретных условиях всегда достигает лишь той степени, которая достаточна сравнительно с приспособлениями конкурирующих форм. Относительность приспособлений выступает не только в пространстве, но и во времени. Это доказывается фактами вымирания многочисленных органических форм в прошлые эпохи.

Итак, современная теория эволюции в корне подрывает телеологическое мировоззрение, заменяя конечную причину естественной деятельностью. Биологическая гармония, совершенство и приспособленность, обнаруживаемые в органическом мире, не привнесены свыше и не могут быть поэтому доказательством существования высшего духа. Они – результат естественного материального процесса эволюционного развития. Всякое, самое сложное и тонкое приспособление в живой природе возникает в процессе эволюции путем отбора и исторически развивается через устранение организмов – носителей неприспособленных вариантов в данных условиях существования. Целесообразность живой природы складывается в результате исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и преходяща.

Лекция 16. Вид и его критерии.

Проблема вида имеет особое значение для биологии, так как именно виды являются основными единицами развития в живой природе и мерой исторического процесса в биологии. В связи с этим вполне понятно, почему проблема вида занимает центральное место в биологии. Однако познание особенностей этой основной формы существования и развития живой природы было длительным и сопровождалось немалыми трудностями.

История развития понятия вид.

Впервые термин «вид» употребил Аристотель для обозначения группы сходных между собой организмов, но этот термин носил чисто логический характер, не был биологической категорией.

По К. М. Завадскому (1968) историю изучения вида как научной проблемы можно разделить на 5 основных этапов, различающихся подходами к этой проблеме и достигнутыми результатами.

1) Первый этап в изучения вида, как биологической категории начался с работ Дж. Рея (1686), который впервые дал четкое определение некоторых его особенностей и ввел сам термин вид. *Вид – это наиболее мелкие совокупности организмов, тождественных по морфологическим признакам, совместно размножающихся и дающих плодовитое потомство.* Этот этап продолжался около 70 лет, то есть до появления работ К. Линнея, и основным его результатом было установление трех объективно существующих особенностей вида: а) виды представлены множеством организмов; б) вид включает морфологически и физиоло-

гически сходные организмы; в) вид является самовоспроизводящейся единицей в природе.

2) Второй этап изучения вида начался с работ Линнея и продолжался до появления эволюционной теории Дарвина, заняв около 100 лет. Линней впервые доказал, что вид является основной элементарной и реальной единицей органического мира, имеющей всеобщее распространение. Иначе говоря, Линнею впервые удалось показать, что вид – универсальная форма существования жизни. Вид начали рассматривать как основную классификационную единицу. Это имело огромное значение для развития систематики, инвентаризации флоры и фауны. При этом такие важные особенности вида, как устойчивость и дискретность, под давлением метафизического мировоззрения и креационизма были абсолютизированы. Это привело к господству идеи о неизменности видов, которые рассматривались как потомство изначально созданных творцом особей, сохраняющее в ходе непрерывного размножения все основные признаки прародителей. Представление о неизменяемости видов использовалось в качестве неопровержимого довода против трансформистов и первых эволюционистов, которые противопоставляли ему представление о постоянной изменяемости видов, но не смогли убедительно обосновать его. Трансформисты и первые эволюционисты, в свою очередь, абсолютизировали изменяемость видов, что приводило к отрицанию их устойчивости и реальности. Так, например, Ламарк утверждал, что виды кажутся нам дискретными лишь из-за неполноты знаний о переходных формах и т.д.

Таким образом, в начале 19 века существовали 2 противоположных и ошибочных взгляда. Суть первого из них сводилась к признанию реального неизменного вида, а суть второго – к признанию развития без видов (виды без эволюции или эволюция без видов). Сторонники второго взгляда часто приходили к заключению, что в природе реально существуют только особи, а вид – это только идея, необходимая для классификации.

К середине 19 века назрела необходимость осуществить синтез противоположных взглядов и обосновать идею о «реальном развивающемся виде», что и было сделано Ч. Дарвином.

3) Эволюционная теория Дарвина ознаменовала собой третий этап в изучении вида, основным результатом которого стало удачное объединение идеи эволюции с представлением о реальности вида. Это оказалось возможным на основе теории естественного отбора, которая позволяла представить процесс эволюции как единство прерывности и непрерывности. Стало очевидным, что вид следует рассматривать как временно существующую в природе единицу, становление, преобразование и гибель которой являются моментами процесса приспособительной эволюции. Однако правильное представление о единстве указанных противоположностей на уровне вида далеко не сразу стало доминирующим. Отчасти причиной этого было то, что представители классического дарвинизма слишком много внимания уделяли рассмотрению динамики вида и совершенно не учитывали статику вида, то есть не рассматривали вид как состояние. Эволюционная концепция вида вначале опиралась только на описательно-морфологические данные, которые позволили обосновать ее, но быстро исчерпав себя, не обеспечили дальнейшего развития этой концепции.

4) Четвертый этап изучения вида начался, по мнению К.М. Завадского, примерно с 1901 г. И продолжался до 1930 г. Он характеризовался ломкой морфологической, типологической концепции вида в систематике и началом более широкого использования новых подходов: географического, экологического, генетического, первыми экспериментальными исследованиями вида.

Однако развитие новых тенденций, явно способствовавших становлению представлений о целостности вида и его структурных подразделений, в то время наталкивались на ряд существенных трудностей. Прежде всего, обострились разногласия в понимании составных элементов вида. Возникло, например, особое направление – *неожорданизм*, которое в основном было представлено генетиками и селекционерами (Дж. Лотси, Ги де Фриз, В. Иогансен и др.). Француз Жорданон еще в 1973 году клонировал крупку весеннюю и получил 300 морфологических линий, далее не расщепляющихся. Неожорданисты признавали «истинными» видами «наследственно устойчивые формы, которые не расщеплялись и являлись конечными продуктами экспериментального разложения природных популяций. Такие «виды» назывались «жорданонами» или мелкими видами, а обычные виды назывались «линнеонами» и рассматривались, как сборные понятия, то есть как смеси форм или как продукты гибридизации между «истинными видами». Следовательно, в основе такого представления лежала идея о виде, как абсолютно однородной единице. Учитывая современные представления о генетической гетерогенности популяций, не трудно выявить основную ошибку неохорданизма, который отождествлял отдельные элементы вида с видами в целом, то есть часть принимал за целое. Эта ложная концепция вида повлияла на решение проблемы видообразования, что выразилось в гипотезах «гибридогенеза», и мутационного образования видов, которые подробнее будут рассмотрены ниже.

5) Пятый, современный этап изучения видов начался в 30-е годы 20 столетия и продолжается в настоящее время. Для него характерно преодоление одностороннего подхода к определению вида и его основных признаков на основе широких экспериментальных исследований видов и познания законов внутривидовой жизни, а также изучение конкретных связей вида с абиотической и биотической средой. Существенный вклад в развитие новых представлений о виде сделан нашими соотечественниками В.Л. Комаровым, Н.И. Вавиловым, И.К. Пачосским, В.Н. Сукачевым и др., в работах которых были сформулированы новые по тем временам мысли и положения о виде:

1) вид – не продукт мыслительной деятельности человека, а реальное явление живой природы. Вид не менее реален, чем особь. Он имеет свою историю, то есть возникает, живет, а затем погибает. Как особь порождает новые особи, так и вид за время своего существования порождает новые виды;

2) вид – не сумма особей, а целостная единица. Он связан общей племенной жизнью. Вид – это племя, имеющее свои племенные законы, не сводимые к закономерностям жизни отдельных особей;

3) вид – твердо установившаяся и разросшаяся раса, занявшая определенное устойчивое место в экономике природы и способная к самовоспроизведению. Вид всегда характеризуется эколого-географической определенностью;

4) вид – есть способ существования жизни. Организмы в природе существуют только в видах и, следовательно, вид есть единственный способ существования организмов в природе.

Эти мысли имели ряд неточностей, но сыграли огромное значение. Н.И. Вавилов первым указал на сложный генетический состав многих видов и предложил рассматривать линнеевский вид как систему. Именно Н.И. Вавиловым еще в 1931г. была сформулирована гораздо более «биологическая, чем у Э. Майра, концепция вида - *«Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании – обособленная, сложная, подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом».*

Тем не менее, некоторые генетики, доказывая сложность генетического состава вида, в ряде случаев ошибочно представляли вид, как составное явление. Лишь с накоплением данных экспериментального изучения видов удалось это преодолеть.

Основателями экспериментального экологического направления в систематике были многие отечественные и зарубежные исследователи. В результате развития этого направления уточнялись понятия о структурных единицах вида и их взаимосвязях. Среди исследователей в этом направлении следует отметить М.А. Розанову, Е.Н. Синскую, которая ввела понятие об экоэлементе - начальном этапе формирования экотипа, рассматривая последнее как этап видообразования. Кариосистематические исследования, проводившиеся в СССР, США, Японии и др. На основе определения числа хромосом и изучения их морфологии, позволили не только уточнить генетические связи между различными видами растений и животных, но и расшифровать в ряде случаев механизмы внутривидовой дифференцировки.

Таким образом, краткий исторический обзор становления современных представлений о виде позволяет заключить, что вид – это чрезвычайно сложное и многогранное явление, при изучении которого нельзя опираться на отдельные его признаки и особенности, а необходим комплексный подход, то есть общая теория вида (эйдология) должна рассматривать вид всесторонне. В связи с этим особое значение имеет вопрос о критериях вида, то есть их отличительных признаках, который пока еще нельзя считать решенным.

Критерии вида. *Морфологический критерий* основан на сходстве внешнего и внутреннего строения особей одного вида. Особи одного вида морфологически сходны. Морфологические различия между видами могут быть четкими или едва уловимыми. Морфологический критерий широко использовался еще со времен Рея и Линнея. Он полностью сохраняет свое значение и сейчас, так как изучение видов всегда начинается с описания внешних признаков особей, входящих в их состав. Но следует учитывать, что морфологический критерий относителен, и не может претендовать на право быть абсолютным, так как одни и те же морфологические признаки у различных групп организмов могут иметь различное таксономическое значение. В систематике растений и животных при абсолютизации морфологического критерия довольно часто возникает путаница, и за отдельные виды принимаются географические или экологические расы одного вида, часто морфологически различающиеся между собой. С другой стороны, есть так называемые виды – двойники, которые морфологически никак не разли-

чаются, но в природе являются хорошо дифференцированными видами. Виды двойники в большом числе описаны у амфибий, рептилий, птиц и даже млекопитающих, а также у насекомых (6 видов-двойников малярийного комара).

Биохимический критерий - подразумевает сходство химического состава и протекания биохимических реакций у особей одного вида. Например, инсулин есть только у хордовых, синтез определенных высокомолекулярных органических веществ часто свойственен определенной группе видов и т.д. Этот критерий также является относительным, поскольку не существует каких-либо специфических «видовых веществ». Кроме того, нередко внутривидовые группы организмов могут существенно различаться по биохимическим процессам. Например, китайская популяция тюльпанного дерева резко отличается от других популяций по этим показателям. В то же время биосинтез одних и тех же аминокислот у очень далеких видов может быть одинаковым и, наоборот, у близких видов - совершенно различным.

Географический критерий - связывает вид с ареалом, занимаемым им в природе и основывается на относительной самостоятельности ареала каждого вида. Географический критерий также весьма относителен и при его переоценке возможно механическое раздробление вида на самостоятельные единицы, которые по другим показателям взаимосвязаны, обеспечивая единство вида в пространстве. Географический критерий относителен, так как: 1) существует множество видов с практически совпадающими ареалами; 2) есть виды – космополиты; 3) нет четкой определенности границ ареала. Географический ареал является обязательной особенностью вида, но характеристика географической определенности вида может быть достоверной только в случае устойчивости этого ареала. Поэтому географический критерий, как и все остальные, не может быть единственным и во всех случаях надежным критерием.

Экологический критерий - учитывает совокупность факторов внешней среды, необходимых для существования особей данного вида, и его взаимоотношения с другими видами. Он основан на известном «правиле ниш» Н. Гаузе, согласно которому два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу на одной территории. Экологический критерий позволяет выявить важные особенности видов и определить на основе анализа экологических ниш их место в биогеоценозах. Но, опираясь только на него, часто невозможно отличить от вида экологические формы внутри его или даже внутри популяции, а также отличить модификационные особенности от наследственных.

Эколога – цитофизиологический критерий, предложенный недавно Б.П. Ушаковым (1959), учитывает сравнительную специфическую устойчивость гамет и соматических клеток к температуре. Первоначально этот критерий считали «истинным цитофизиологическим». В дальнейшем стало ясно, что этот критерий так же относителен и его нельзя считать абсолютным.

Уже давно используется так называемый *физиологический критерий* - описывает сходство всех процессов жизнедеятельности (обмен веществ, раздражимость, размножение и др.) у особей одного вида. Иногда под физиологическим критерием понимают степень половой изоляции (репродуктивные барьеры). Однако и этот критерий относителен, так как он не может применяться в случаях отсутствия полового процесса и многих случаях изолированных геогра-

фических и экологических рас. Например, довольно часто при наличии полной географо-экологической изоляции между расами они не утрачивают способности скрещивания между собой (виды с разорванными ареалами – вьюн, голубая сорока и т.д.).

Многие ученые считают, что главным критерием вида является генетический, генетическое единство. Этот критерий характеризует вид и как всеобщую форму существования жизни на нашей планете, и как качественный этап эволюционного процесса. По их мнению, этот основной критерий вида в эволюции заключается в генетическом единстве вида и его полной изоляции в природных условиях от других видов. Таким образом, эти авторы делают вывод, что принципиальный, основной видовой критерий все же есть. Таковым является генетическое единство вида – существование вида как единой интегрированной в процессе эволюции генетической системы. *Любой вид представляет собой репродуктивно изолированный генофонд.* Однако уже в этом определении видно, что здесь участвует уже не только генетический критерий, но и физиологический (репродуктивная изоляция).

Поэтому другие ученые считают, что генетический критерий один часто не позволяет отделить видовые признаки от генетически значимых признаков структурных единиц вида и даже внутривидовых форм. Абсолютизация этого критерия может привести к раздроблению видов на многие формы и группы, которые в действительности составляют их структурную основу. Этот критерий не применим в случаях так называемой филетической эволюции, то есть процесса преобразования вида во времени без дивергенции.

Есть и другие критерии: иммунологический, кариосистематический (число хромосом, основанный на методе электрофореза белков, этологический, паразитологический и др., но все они относительны. Поэтому при определении вида необходимо применять весь комплекс известных в настоящее время критериев, или хотя бы несколько из них. Даже при использовании трех критериев возможны ошибки.

В настоящее время уже не вызывает сомнений то обстоятельство, что очень многие виды растений и животных являются политипичными, то есть состоят из ряда популяций, в различной степени отличающихся друг от друга. Это позволило начать работу по уточнению и совершенствованию классификации путем использования комплекса критериев вида.

Концепции вида. Современная биологическая концепция политипического вида.

В биологической литературе существует одновременно несколько концепций вида.

Типологическая концепция. Это простейшая и наиболее широко распространенная концепция. По этой концепции вид – это «нечто отличное, нечто отличающееся внешне, нечто иного сорта». Именно это имеет в виду минералог, который говорит о «видах минералов», или физик – о «видах ядер». Это так называемая морфологическая концепция монотипического вида. Отражением ее является определение вида Дж. Реем «*Вид – это наиболее мелкие совокупности организмов, тождественных по морфологическим признакам, совместно размножающихся и дающих плодовитое потомство*». Морфологические при-

знаки действительно оказываются ценным ценным ключом к установлению видового статуса. Однако использование степени морфологического различия в качестве основного критерия видового статуса в корне отлично от использования морфологических данных.

Степень морфологического различия не является решающим критерием при возведении таксона в ранг вида. Об этом с полной очевидностью свидетельствуют те трудности, к которым приводит морфологически - типологическая концепция вида в практике систематики. Если систематик использует морфологический критерий, тог обычно в качестве дополнительных указаний на репродуктивную изоляцию. В последние годы большинство систематиков сочли типолого – морфологическую концепцию неудовлетворительной и отвергли ее.

Номиналистическая концепция. Номиналисты (Оккам и его последователи, отчасти Ламарк и др.) отрицают реальность существования «универсалий». Для них реальны только особи, а виды – это абстракции, созданные человеком. Номиналистическая концепция вида была популярна во Франции в 18 веке, но даже сегодня она находит своих приверженцев. Особенно хорошо выразил точку зрения номиналистов Бесси (1808): *«Природа производит особей и ничего более...Виды в природе реально не существуют. Они представляют собой не более, чем умозрительные понятия...Виды были изобретены, чтобы мы могли в совокупности рассматривать большое число особей».*

С середины 18 столетия несостоятельность этих двух средневековых концепций вида (типологической и номиналистической) в применении к живым объектам становилась все более очевидной. Совершенно новые концепции, применяемые только к видам живой природы, начали зарождаться уже в поздних трудах Бюффона.

Морфологическая концепция политипического вида. Теория эволюции не могла не поставить вопрос об элементарной группировке особей в природе, каковой до Дарвина и считался вид, который оказался изменяющимся и состоящим из разновидностей, также изменяющихся. Выяснилось, что вид обладает сложной структурой. Комаров в 1927 году пишет: *«Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность».* Представление о виде, как морфологической системе уже подразумевает отказ от поисков элементарных видов (жордановых и т.п.). Данные о сложной структуре вида привели к представлению, что вид не монотипичен, а политипичен.

Основоположником концепции политипического вида, представляющего собой систему подвидов, каждый из которых занимает определенную область в пределах видового ареала, считается С.П. Семенов – Тянь-Шанский. Морфологическая концепция политипического вида стала после этого общепризнанной. Она сохранялась и развивалась, главным образом, из-за удобства обработки материала и возможности использования музейных коллекций. Эта концепция используется и в современной систематике.

Однако понятно, политипическая морфологическая концепция также недостаточна для объективной характеристики вида. Каждая популяция приспосабливается к условиям жизни именно своей территории, поэтому в пределах ареала широко распространенного вида можно выделить большое число субгруппировок, количество которых во многом будет определяться субъективным

мнением исследователя. Так, например, в пределах вида большой синицы (*Parus major*) разные авторы выделяют от 4 до 33 подвидов. Это значит, что выделение подвидов (и видов) по морфологическому принципу содержит элемент субъективизма, что говорит о несовершенстве концепции. Необходимо анализировать не только морфологические, но и все остальные признаки. Это обусловило появление биологической концепции политипического вида.

Биологическая концепция политипического вида. Основные положения биологической концепции сформулированы Э. Майром (1968).

1) Виды определяются не различием, а обособленностью. Принадлежность к тому, или иному виду устанавливается не по степени отклонения признаков данной особи от типовой формы, а по наличию перерыва постепенности (хиатуса) и, тем самым генетической самостоятельности.

2) Виды состоят не из независимых особей, а из популяций.

3) Популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов. При этом решающим критерием служит не невозможность межвидового скрещивания, а наличие изоляции в природных условиях.

Эта концепция подчеркивает тот факт, что виды состоят из популяций, они реальны и обладают внутренней генетической интегрированностью вследствие того, что все особи вида имеют общую генетическую программу, исторически сложившуюся в ходе эволюции. Следовательно, в соответствии с этой концепцией особи какого-либо вида составляют:

1) репродуктивное сообщество – особи одного вида реагируют друг на друга как на потенциальных брачных партнеров и отыскивают друг друга с целью размножения, которое обеспечивается специальными механизмами.

2) вид является также экологической единицей и, не смотря на то, что любой вид состоит из отдельных особей, он взаимодействует как единое целое с другими видами, обитающими в этой же среде.

3) наконец, вид – это генетическая единица, включающая большой взаимосвязанный генофонд, тогда как особь – всего лишь некий сосуд, содержащий малую часть генофонда в течение короткого периода.

Три указанных свойства ставят вид выше типологической интерпретации как совокупность неодушевленных предметов. Определение вида, которое вытекает из такой теоретической концепции, гласит: «*Виды – это группы действительно или потенциально скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп*».

Концепция вида называется биологической не потому, что относится к биологическим таксонам, а потому, что определение по сути своей биологично. Биологическая концепция вида разрешает парадокс, порожденный конфликтом между стабильностью видов в понимании натуралиста и пластичностью видов в понимании эволюциониста. Ведь именно этот конфликт заставил Линнея отрицать эволюцию, а Дарвина – отрицать реальность вида. Биологический вид соединяет в себе дискретность вида в данной местности и в данное время с эволюционной потенциальностью к постоянным изменениям.

Реальность существования, определение и биологическое значения вида. Таким образом, вид реально существует. Реальность вида доказывается:

1) унаследованной от исходной популяции общностью организации. Обособление нового вида начинается с популяции, поэтому дочерний таксон представляет собой некую общность по происхождению, он исходно объединен унаследованным от предков комплексом адаптаций. Обособляющаяся популяция характеризуется также наличием типа организации генома и, тем самым, онтогенеза;

2) экологической общностью всех его популяций, которая проявляется в их взаимозаменяемости. Поскольку все популяции вида занимают одну и ту же видовую экологическую нишу, они все взаимозаменяемы;

3) целостностью, интегрированностью за счет межорганизменных связей. Определение вида в качестве генетически замкнутой системы подразумевает два обстоятельства: унаследованную от предков общность видоспецифических генов и поддержание этой общности через обмен генами между популяциями. Наиболее четко интеграция вида проявляется в наличии межорганизменных корреляций, конгруэнций и т.д.

Однако, как это часто бывает, наиболее обычным и широко распространенным явлениям в природе трудно дать точное и строгое определение. Разнообразие видов в природе столь велико, а наши знания в области изучения этого разнообразия столь малы, что в настоящее время нельзя говорить о строгом определении понятия «вид» и приходится ограничиться лишь более или менее четкой формулировкой этого понятия.

Мы знаем, что вид является существеннейшим, качественным этапом процесса эволюции. Это фундаментальное положение вида в природе определяется его «самостоятельностью»: возникновение нового вида означает прекращение нивелировок путем скрещивания между особями из разных частей видового населения, означает возникновение нового природного явления со своей эволюционной судьбой. Исходя из этого и кратко описанных выше основных свойств видов, понятию «вид» можно дать такую развернутую формулировку (Парамонов, 1978): *«Вид представляет собой совокупность особей, формирующих систему популяций, обладающих общими морфофизиологическими признаками, занимающих общий ареал (сплошной или разорванный, объединенных возможностью скрещивания друг с другом; в природных условиях виды отделены друг от друга практически полной репродуктивной изоляцией)».*

Но данное определение (формулировка) требует важных дополнений. Любой вид также представляет систему генотипов, формирующих совокупность экологических ниш в соответствующих биогеоценозах. Кроме того, большинство видов политипично, то есть представлены группами (популяциями) разнообразных по многим признакам особей.

Поэтому заслуживает внимания формулировка вида Э. Майром (1968): *«Вид – это группы действительно или потенциально скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от таких же групп».* Во всяком случае в этом определении подчеркивается, что важнейшим признаком вида является его полная изоляция в природных условиях, обуславливающая независимость его эволюционной судьбы.

В строгой форме формулировка понятия «вид» приложима лишь к половым, перекрестно оплодотворяющим формам, поскольку именно критерий

скрещиваемости является существеннейшим. К бесполом, облигатно партеногенетическим и самооплодотворяющимся формам эта формулировка не годится. У таких организмов понятием, эквивалентным виду половых форм считают: «*Систему близких групп фенотипически сходных особей, обладающих близкородственным генотипом, занимающих общий микроареал, населяющих определенное пространство и связанных общностью эволюционной судьбы*».

Затруднения вызывает формулировка вида в палеонтологии, так как здесь мы всегда имеем дело с распространением разных форм не только в пространстве, но и во времени. Поэтому критерий «кровного родства» теряет смысл. Поэтому в строгой форме понятие «вид» (где главный критерий – биологическая изоляция) в палеонтологии не применим. Для обозначения отрезка филогенетического ствола, эквивалентного виду живых организмов в палеонтологии сейчас все шире используется понятие «*фратрия*».

Таким образом, вид ныне рассматривают как сложную, интегрированную систему внутривидовых единиц – популяций и их групп. Между популяциями внутри вида осуществляется обмен генетической информацией посредством происходящего время от времени скрещивания особей из разных популяций. Вид предстает при этом не просто как группа близкородственных особей, могущих скрещиваться друг с другом и давать плодовитое потомство, но прежде всего как группа скрещивающихся природных популяций, репродуктивно изолированных от других подобных групп.

Вид – это дискретно – целостно – устойчиво – селектогенно - исторический поток жизни, характеризующийся комплексной морфобиологической индивидуальностью, относительно закрытой уникальной генетической системой, специфической структурой и неповторимой эволюционной судьбой (Агаев, 1998).

Таким образом, все известные микроэволюционные процессы протекают в совокупности скрещивающихся и генетически перемешивающихся особей. Только в такой системе возможно образование бесчисленного множества различнейших генетических комбинаций, являющихся основой для действия естественного отбора. Однако именно благодаря скрещиваниям и происходящей вследствие этого нивелировке, затрудняется эволюционная дифференцировка больших групп (совокупностей популяций и их групп) в пределах одного вида.

Образование нового вида, то есть превращение генетически открытых популяционных систем в генетически закрытые видовые системы – знаменует создание непреодолимых в природных условиях изоляционных барьеров, которые позволяют сохранять специфические адаптации каждого вида и, в конечном итоге, определяют возможность сохранения и увеличения многообразия проявления живого на нашей планете. Возникновение нового вида означает начало действия межвидового отбора, определяет эволюционную судьбу любого вида. Не смотря на различное морфологическое «содержание» вида в разных группах организмов, вид оказывается центральным и главнейшим качественным этапом эволюции, так как он представляет собой наименьшую, неделимую генетическую систему в живой природе.

Основной биологический смысл вида состоит в том, что он образует защищенный генофонд, благодаря развитию самых разнообразных изолирующих

механизмов, защищающих его от возможного потока генов из других генофондов.

Вид, как качественный этап эволюции, внутренне противоречив. С одной стороны, он, как результат эволюции, целостен, приспособлен к данной среде, генетически обособлен от всех других таких же видов, стабилен. С другой стороны, как этап эволюционного процесса, он динамичен, имеет расплывчатые границы, лабилен.

С образованием нового вида микроэволюционный процесс продолжается далее без видимого перерыва. В то же время, возникновение непреодолимых в природных условиях изоляционных барьеров означает начало протекания грандиозного процесса макроэволюции, ведущего к возникновению сложной иерархической системы таксонов. Все новые эволюционные приспособления возникают только в пределах вида. Во всем этом и заключается значение видов.

Эта противоречивая, диалектическая, по существу, специфика вида - объективная реальность, которую обязательно необходимо учитывать при любом изучении видов и процессов видообразования в природе. Для наблюдателя в природе любой вид как бы «рассыпается» на множество составляющих его популяций, каждая из которых входит в свои конкретные биогеоценозы, занимает определенное место в цепях питания и потоках энергии. Но эти, казалось бы, дискретные, совершенно самостоятельные, с собственной эволюционной судьбой популяции невидимыми, но теснейшими генетическими «нитями» связаны друг с другом и время от времени обмениваются генетической информацией в результате миграций отдельных особей. Этот, незначительный на первый взгляд поток генов, цементирует вид в единую сложную иерархическую систему популяций, не позволяет накопиться серьезным различиям между популяциями и их группами. Если же эти связывающие отдельные популяции эволюционно-генетические «мостики» рушатся и не восстанавливаются на протяжении длительного периода (возникают изоляционные барьеры), тогда внутри одной генетически открытой популяционной системы возникают две, каждая из которых оказывается генетически закрытой для другой.

Так с возникновением нового вида завершается один этап грандиозного и постоянно текущего в живой природе процесса эволюции и начинается новый этап. Поэтому и можно сказать, что любой вид – качественный этап эволюционного процесса.

В 60 - х годах англичанин Кейт выразился так: *«Видом следует считать все то, что компетентный систематик за таковой принимает».*

Лекция 17. Структура вида.

Из определения вида четко вытекает, что большинство видов являются политипическими, то есть в различной степени дифференцированы на формы и группы. Причины такой дифференциации весьма разнообразны. Внутривидовой полиморфизм может возникать на любой основе: биохимической, физиологической, половой, возрастной, сезонной, экологической, генотипической и т.д. Вычленение и четкое определение структурных единиц вида оказывается не всегда простым делом в связи с разной степенью дифференциации у разных типов ви-

дов, но это очень важно не только для систематики, но и для эволюционной теории. Типы этих единиц и их названия различны и зависят от общих взглядов этих авторов. Для некоторых авторов конечная цель состоит в упрощении чисто формальной задачи классификации образцов, другие стремятся найти единицы, имеющие определенное биологическое или эволюционное значение.

При первом подходе со времен Линнея длительное время разновидность была единственным подразделением вида, и под ней понимали все, что отличалось от идеального типа вида. Разновидность долго была единственной категорией для регистрации морфологической изменчивости в пределах вида. В 19 веке многие биологи чувствовали неопределенность понятия «разновидность» и все чаще возникали дискуссии о биологическом и эволюционном значении этого понятия, хотя убедительные доводы появились значительно позже. Эти споры были обусловлены, прежде всего, тем, что понятие разновидности объединяло совершенно разные явления. Например, в ранг разновидностей возводились многие индивидуальные варианты одной полиморфной популяции и различные популяции политипического вида. Теперь совершенно очевидно, что разновидность является формальной единицей и в редких случаях случайно совпадает с какими-либо формами существования вида.

Когда чисто морфологические и морфогеографические исследования видов стали дополняться экологическими, генетическими, цитогенетическими, физиологическими, биохимическими и другими исследованиями, то есть появилась возможность комплексного изучения видов, стал проясняться и вопрос о его структурных единицах.

Система внутривидовых единиц по К.М. Завадскому. Обобщив результаты комплексного изучения видов, К.М. Завадский предложил следующую систему внутривидовых единиц. Его подход к пониманию структуры вида основан на вычленении внутривидовых единиц по принципу разобщенного или совместного их обитания. Такое разделение закрепилось и в терминологии - аллопатрические и симпатрические группы.

Аллопатрические группы – внутривидовые группы, обитающие на разных территориях:

1) *Полувид* – географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида. Это система популяций почти обособившихся от исходного вида. Система полувидов образует надвид. Пример подобного обособления – плярные чайки.

2) *Подвид* – сформированная географическая или экологическая раса. Терми «подвид» начал употребляться систематиками еще в 19 в.. Им заменяли термин «разновидность» в значении «географическая раса», но и при такой замене сущность дела не менялась. По мнению Э.Майра (1974) современное определение подвида может быть сформулировано следующим образом: «*Подвид – это совокупность фенотипически сходных популяций некоторого вида, населяющих часть ареала этого вида и таксономически отличных от других популяций того же вида*». Категория подвида в таком понимании не лишена некоторой относительности, но удобна для классификации выборок из популяций географически и экологически изменчивых видов.

3) *Экотип* – локальная экологическая раса, признаки которой определяются местом обитания (например, экотип северных и южных склонов, песчаных дюн, засоленных почв, разного типа болот, озерная и ручьевая форель, лещ в стоячих и проточных водоемах и т.д.). Это понятие чаще используется ботаниками. Однако относительность его неизбежно вытекает из того, что практически любой экотип представляет собой часть непрерывного ряда и часто имеет изменчивость, характерную для любой локальной популяции.

4) *Местная (локальная) популяция* – относительно обособленная группа, стабильно занимающая определенную территорию и способная к самовоспроизведению. Это основная единица населения вида и более или менее обособленный его структурный элемент. У растений и животных местные популяции обычно отбираются по приспособленности к специфическим условиям, в которых они обитают. Принципиальные различия между растениями и высшими животными в данном случае обусловлены степенью их непосредственной зависимости от среды и фенотипическим проявлением их локальной физиологической адаптацией. Так, многие виды растений и некоторые виды прикрепленных беспозвоночных почти полностью зависят от субстрата, что определенным образом отражается в их фенотипе.

Симпатрические формы – внутривидовые формы, обитающие на одной общей территории:

5) *Экоэлемент* – внутривидовая форма, обладающая единым не расщепляющимся генетическим комплексом, способная выходить из состава популяции и образовывать самостоятельный экотип. Это единицы популяции с морфологическими признаками, обусловленными экологическими условиями узкого местообитания. Например, у растений экоэлементы различаются по форме и размерам куста, типу ветвления, ритмом роста и развития, отношению к влажности.

6) *Морфобиологическая группа (изореагент)* – группа организмов внутри популяции, имеющая одинаковую или различную генетическую основу, обладающая определенными морфофизиологическими особенностями и одинаково реагирующая на условия среды. Например, изореагенты по предпочтению к определенному составу почвы, кислотности (эдафогруппы), по срокам размножения (феногруппы) и др.

7) *Биотип* – элементарная единица генетической структуры популяции, представляющая собой совокупность фенотипов, детерминированных определенным генотипом. Входящие в биотип организмы генотипически очень схожи и отличаются от таких же групп одной или несколькими мутациями. В литературе часто использовались различные синонимы термина «биотип». Например, «элементарный вид, или жорданон», «геновид», «гомогенный сингамеон», причем в эти понятия вкладывался различный смысл. Биотипами являются чистые линии кукурузы, пшеницы, разводимые в условиях тщательного самоопыления. В природе – отдельно стоящие на болоте кустики осоки, оживающие в очередной период вегетации – это хроно-биотип. В природе биотипы не могут существовать вне связи с другими биотипами.

Рассмотренная система внутривидовых единиц не единственная. К тому же она страдает типологическим подходом, который весьма удобен и прост для

систематика – практика. В своих каталогах видов систематик подразумевает, что подвиды и экотипы, на которые он подразделяет виды, хорошо определены, более или менее однородны на обширных пространствах и отделены от прочих подобных единиц резкими и узкими зонами интерградации. Сейчас становится все более очевидным, что такая упрощенная типологическая картина структуры вида представляет собой скорее исключение, чем правило.

При изучении внутривидовой изменчивости с экологической и эволюционной точек зрения необходим совершенно иной подход, основанный на популяционной структуре вида. Это значит, что в действительности вид состоит из распределенных в пространстве и во времени популяций, которые обладают сходными морфофизиологическими признаками. При таком новом подходе изучают степень различий между соседними популяциями, наличие или отсутствие разрывов между ними и особенности тех из них, которые являются промежуточными между фенотипически отличными друг от друга популяциями. Такой подход объективен, потому что при этом не делается попытки уложить естественные популяции в заранее заданную схему искусственных систематических или экологических единиц и терминов. При таком подходе вырисовывается и новая картина популяционной структуры вида.

Выясняется, что все популяции данного вида входят в один (или несколько) из следующих трех структурных элементов вида:

- 1) ряды постепенно меняющихся смежных популяций (клинальная изменчивость);
- 2) популяции, географически обособленные от основной части видового ареала (географические изоляты);
- 3) довольно узкие зоны, нередко с резко повышенной изменчивостью (гибридные зоны), граничащие с каждой стороны со стабильными и довольно однородными группами популяций или подвидов.

Почти в каждом из хорошо изученных видов, за исключением тех, которые по какой-либо причине монотипичны, можно обнаружить несколько из перечисленных элементов. Рассмотрим подробнее каждую из них.

Клиная изменчивость. Если сравнить между собой соседние популяции какого-нибудь вида, то окажется, что они всегда, порой слегка, а порой значительно, отличаются друг от друга по ряду признаков. И далее, если изучать какой-нибудь признак в ряду смежных популяций, то обычно обнаруживается, что он изменяется постепенно и закономерно. Такие постепенные изменения признаков рассматриваются как свидетельство приспособления популяций к местным условиям. Хаксли предложил для обозначения такого градиента признака термин «клина». Исследование географической изменчивости показало, что она в значительной части клинальна. Существует несколько причин, обуславливающих клинальный характер географической изменчивости.

Первая состоит в том, что отбирающие факторы среды (например, климат) сам и меняются постепенно, а отсюда как следствие меняются так же и фенотипические признаки, отзывающиеся на этот отбор.

Вторая причина состоит в том, что обмен генами между соседними популяциями обуславливает тенденцию к сглаживанию всех резких различий.

Третья причина состоит в том, что задерживающий эффект морфогенетического постоянства стремится скрыть генетические различия между популяциями одного вида.

В конечном счете, клины представляют собой результат двух противоположных сил: отбора, который стремится сделать каждую популяцию специфически приспособленной к ее локальной среде, и потока генов, который стремится сделать все популяции вида идентичными. Достижение компромисса между «типичной» физиологией данного вида и требованиями местных условий среды все более затрудняется по мере приближения к периферии видового ареала, и возникновение границы вида, которую вид не может преодолеть обусловлено тем, что, в конце концов, этот компромисс становится невозможным.

Клины широко распространены и встречаются у большинства, если не у всех, континентальных видов. Это не удивительно, поскольку климатические факторы (температура, осадки, испарение и т. п.) изменяются закономерно и направленно. Следует четко различать *клины и изофены*. Клина – это вся гамма переходов от одного крайнего варианта данного признака. Изофены – линии одинаковой выраженности данного признака.

Термин «клина» относится к определенному признаку, а не к популяции. Число различных клин, к которым может принадлежать данная популяция, равно числу изменчивых признаков этой популяции. Потенциальная независимость градиентов разных признаков делает клину непригодной в качестве таксономической категории.

Географические изоляты. Типологическое деление видов на подвиды не дает никакой информации о взаимоотношениях между популяциями. Составляет ли подвид часть клины или же он полностью изолирован географическими преградами, имеет, в тоже время решающее значение для его эволюционного потенциала.

Не все популяции являются членами некоторой совокупности соприкасающихся популяций с клинальной изменчивостью. Некоторые популяции генетически независимы от других популяций того же вида, поскольку они представляют собой географические изоляты.

Географический изолят (по Э. Майру) – это популяция или группа популяций, которые не могут свободно обмениваться генами с другими популяциями того же вида вследствие наличия внешних преград. Основным признаком географического изолята состоит в том, что он отделен разрывом от остальных популяций данного вида.

Степень разрыва зависит от эффективности внешней преграды. Изоляция, никогда не бывает полной, так как определенная часть потока генов добирается даже до изолированных океанских островов (в противном случае никогда не могло бы произойти первоначальное заселение). Фактически у каждого вида существует несколько изолятов, особенно вблизи периферии видового ареала.

Частота изолятов резко возрастает во всех случаях, когда географические или экологические условия обуславливают островной характер распространения. Это относится не только к островам в океане, но также ко всякого рода экологическим островам, будь то горы, участки леса в степях или озера и реки. Частота изолятов у данного вида зависит от структуры среды и от способности

особей данного вида к расселению. Географические изоляты могут встречаться в любом месте ареала вида, где имеются преграды, но чаще всего они возникают по периферии ареала.

Судьба географических ареалов может быть различной. Они могут: а) превратиться в самостоятельные виды; б) совершенно вымереть; в) восстановить контакт с основной частью видовой популяции, образовав вторичную зону контакта, или гибридные зоны.

Гибридные зоны. Для популяционной структуры большинства видов, помимо клинальной изменчивости и изолятов, характерно также существование зон контакта между фенотипически различными популяциями. Это так называемые зоны интерградации или гибридизации. Аллопатрической гибридизацией называют скрещивание двух ранее изолированных популяций в зоне контакта. Хорошо проанализирован и тщательно описан случай аллопатрической гибридизации серой (*Corvus corone cornix*) и черной вороны (*C. corone corone*). Черная ворона, имеющая целиком черную окраску, населяет Западную Европу. Серая ворона, окрашенная в серый цвет с черной головой, крыльями и хвостом, населяет Восточную Европу и большую часть средиземноморской области. Эти две формы соприкасаются в узкой зоне, проходящей от Шотландии через Данию, Западную Германию и Австрию до южных склонов Альп и достигающей Средиземного моря где-то вблизи Генуи. В зоне контакта пары, по-видимому, образуются случайно, и здесь встречаются все возможные сочетания признаков родителей, а также все промежуточные варианты. Вне гибридной зоны иногда встречаются особи, которые кажутся не вполне «чистыми», например, серая ворона с некоторыми признаками черной или наоборот, но в целом внешне заметные последствия гибридизации довольно строго локализованы.

Популяции, приходящие в контакт в зонах вторичной интерградации могут обнаруживать любую степень различий, начиная от случаев, когда они морфологически различаются как хорошие виды (например, вороны), и до случаев, когда различия можно установить только биометрическими или генетическими методами.

Различия между центральными и периферическими популяциями. Натуралистам издавна известны различия между центральными и периферическими популяциями одного вида. Эти различия сводятся к следующему:

1) популяции вблизи центра видového ареала обычно совершенно непрерывны, отличаются относительно высокой плотностью и большей индивидуальной изменчивостью, чем популяции данного вида в среднем;

2) у периферических популяций наблюдаются противоположные тенденции – частая изоляция, низкая плотность популяции и низкая индивидуальная изменчивость. В пользу этого обобщения свидетельствуют результаты исследования изменчивости в полиморфных видах. При исследовании таких видов почти неизменно обнаруживается, что степень полиморфизма уменьшается по направлению к границам видového ареала и что многие периферические популяции мономорфны.

3) между центральной и периферической частями видového ареала существует огромное экологическое различие. Вид обычно находится в экологическом оптимуме вблизи центра своего ареала. Здесь физическая среда настолько благоприятна, что вид может, так сказать, производить экологические экспери-

менты и занимать различные субниши, которые были бы для него непригодны при менее благоприятных условиях, существующих на периферии ареала. Поэтому отбор способствует сохранению разнообразия последовательностей генов. В периферических или иных экологически краевых областях возможности экологических отклонений для вида резко уменьшаются, и только один экологический вариант может оказаться способным выжить;

4) второе вероятное преимущество большой хромосомной гомозиготности на периферии видового ареала заключается в том, что при этом возрастают возможности рекомбинации. Для краевых популяций, обитающих не только в более суровых, но и более изменчивых условиях, может оказаться выгодным иметь такую хромосому, у которой свободной рекомбинации подвержен более длинный участок. Этот метод увеличения генетической изменчивости может компенсировать уменьшения потока генов в этих периферических популяциях. Основная причина хромосомного однообразия в периферических областях состоит, по видимому, в том, что лишь ограниченное число генотипов способны существовать вблизи границы ареала вида.

Центральные популяции же, обитая в области, экологически наиболее благоприятной для данного вида, имеют тенденцию увеличивать свои размеры.

Таким образом, мы можем сделать заключение, что виды не являются однородными типологическими единицами. Они обладают сложной популяционной структурой, характеризующейся наличием серий клинальных популяций, изолятов и зон интерградации. Структура вида определяется различными географическими и экологическими факторами генетическими потенциями и потенциями развития, а также его историей. В континентальных областях большинство популяций отличаются друг от друга только клинально, в островных областях большая часть видов состоит из четких изолятов. Между структурными подразделениями вида существуют взаимосвязи, которые и определяют внутривидовые отношения.

Внутривидовые отношения. Внутривидовые отношения включают все возможные связи между структурными элементами вида и отдельными его особями, которые возникают в ходе исторического развития вида и в той, или иной степени сказываются на его целостности в пространстве и времени. Внутривидовые связи и взаимодействия следует понимать в широком смысле, так как они охватывают все возрастные фазы и могут быть разными по характеру (постоянные, периодические или эпизодические), а также включают индивидуальные, внутривидовые и межгрупповые отношения.

Существует немало классификаций внутривидовых отношений, но мы остановимся на классификации К.М. Завадского (1961). Он выделяет 2 группы внутривидовых отношений: основные и производные. К *основным* относятся такие внутривидовые отношения, которые непосредственно связаны и обеспечивают воспроизведение вида. Это отношения между особями разного пола в период размножения, весь комплекс приспособлений по уходу за потомством, разнообразные взаимоотношения между особями различного возраста, способствующие сохранению численности популяции (агрегации, стада, стаи и т.д.). Совокупность этих отношений составляет основу для существования вида, так как они обеспечивают смену поколений вида и сохранение численности на определенном уровне. Совершенствование основных внутривидовых отношений – одна из важнейших закономерностей эволюции.

Основные внутривидовые отношения имеют огромное значение для эволюции, и интенсивная адаптивная радиация характерна для видов, у которых сложились наиболее рациональные и эволюционно перспективные системы основных внутривидовых отношений. В ходе совершенствования этих отношений возникают различные взаимоприспособления между организмами одного вида. Например, величина кладки яиц у птиц и помета у млекопитающих под давлением естественного отбора поддерживается на определенном уровне, соответствующем количеству корма.

Внутривидовые отношения, непосредственно не связанные с воспроизведением вида и поддержанием его численности, но обычно возникающие на базе основных, следует рассматривать как *производные* внутривидовые отношения. Эти отношения лишь косвенно могут влиять на воспроизведение и численность вида. По своему характеру они лабильные, то есть периодические или эпизодические. Производные внутривидовые отношения обычно возникают при увеличении численности популяции на определенной площади. При перенаселении на фоне обострившейся конкуренции происходит интенсивная элиминация части особей на различных этапах онтогенеза. Производные внутривидовые отношения могут возникать также на основе различных инстинктов и рефлексов (самосохранения, пищедобывания, оборонительных, защиты корма и др.), которые непосредственно не связаны с популяционными волнами.

Тип, характер и интенсивность внутривидовых отношений зависят от формы интеграции (объединения) особей. Наиндивидуальные объединения в живой природе очень разнообразны. Они могут различаться по количеству входящих в их состав элементов, по времени существования и внутренним связям, по прочности этих связей и т.д. Они могут включать от нескольких особей (некоторые семьи у животных) до нескольких миллиардов (например у бактерий) Специфические агрегации (объединения) особей могут существовать длительное время или возникать на короткие промежутки времени.

У животных очень разнообразны временные объединения особей одного вида (семьи, стада, стаи, колонии и др.), но даже в в этих случаях проявляется высокая степень приспособленности к выражению одной или нескольких важных функций (сохранение особи в стае, защита от хищников, эффективность добычи пищи и т.п.), у растений – удержание занятой территории с помощью сомкнутости крон.

Таким образом, между особями у различных видов растений и животных постоянно существуют определенные взаимосвязи, непосредственно или косвенно влияющие на воспроизведение и выживаемость вида. Эти связи в большинстве случаев являются выражением общевидовых адаптаций и, следовательно, имеют значение только при определенных условиях.

По характеру внутривидовые отношения бывают чрезвычайно разнообразными. Они могут быть конкурентными, нейтральными, в виде сотрудничества или взаимопомощи. В любом случае нельзя признать совершенным наиндивидуальный уровень организации, так как в нем всегда имеются положительные и отрицательные стороны (например, полигамность морских котиков, каннибализм хищных птиц, имеющие как положительные, так и отрицательные аспекты). Следует всегда учитывать динамичность внутривидовых отношений, а в связи с этим относительность границ между основными и производными отношениями.

Нами уже неоднократно отмечалось большое значение численности популяции и вида, которую следует рассматривать как общевидовое приспособление. Стабильное увеличение численности особей в течение длительного времени служит показателем процветания вида, а стабильное ее снижение - недостаточной приспособленности или даже вымирания вида. Хотя численность популяции и вида является приспособлением, сформировавшимся под давлением естественного отбора, она периодически может изменяться в связи с волнами жизни, причины которых часто бывают чисто случайными. Следовательно, постоянно возможны отклонения от оптимальной плотности популяции в любую сторону и при существенном увеличении численности на данной площади может возникнуть перенаселение.

Высказывались различные точки зрения относительно перенаселенности и ее значения для эволюции. Некоторые исследователи считали, что перенаселенность имеет всеобщее распространение и является необходимым фактором естественного отбора (Уоллес, Тимирязев). Ч. Дарвин придавал большое значение перенаселению, но не считал его единственным фактором естественного отбора. Другие (Мечников, Берг, Кесслер) считали, что перенаселение возникает, но имеет отрицательное значение. Были и воззрения, которые вообще отрицали возможность перенаселения (Ламарк, Лысенко). Энгельс высказал предположение, что перенаселенность проявляется, но основной путь эволюции осуществляется без его участия. По мнению И.И. Шмальгаузена перенаселенность – это частный случай динамики численности вида, основное следствие которого – узкая специализация, сокращение плодовитости, снижение темпа эволюции, уменьшение возможности прогрессивной эволюции.

Таким образом, перенаселенность может периодически возникать в связи с постоянными колебаниями численности популяций. При состоянии перенаселенности резко усиливаются конкурентные отношения внутри вида и изменяется направление давления естественного отбора. Основное следствие отбора в условиях перенаселенности – появление адаптивных реакций на превышение оптимума численности населения популяций (аккомодация роста, снижение плодовитости и т.д.). У некоторых видов животных часты вспышки массового размножения (стадные саранчовые, совки и др.) и вредное действие перенаселенности исключается миграциями. Увеличение плотности популяций высших животных вызывает не только голодание, эпизоотии, нехватку убежищ и мест для размножения, но и снижение размножаемости и даже гибель особей с наибольшей чувствительностью к перенаселению. Это является результатом стресса.

В заключение еще раз следует подчеркнуть, что внутривидовые отношения представляют собой чрезвычайно сложное и многообразное биологическое явление. По своей природе они противоречивы и, являясь одним из основных объектов естественного отбора, постоянно изменяются и совершенствуются, выступая в форме общевидовых адаптаций.

Типология и общие признаки видов. Несмотря на значительную тождественность биологических видов, они могут различаться по ряду существенных характеристик: по особенностям экологии, популяционной структуре, генетическим системам, способам размножения и т.п. Почти каждое свойство вида может быть использовано при попытках классифицировать типы видов. Э. Майр

предложил следующие (не претендующие на полноту) критерии для классификации видов и соответственно типы видов (перечислены лишь самые основные):

Критерий	Типы видов
Системы размножения	Виды с половым размножением Гермафродитные при самооплодотворении Партеногенетические Размножающиеся путем деления при вегетативном размножении
Наличие или отсутствие гибридизации	Межвидовая гибридизация от случая к случаю Образуются зоны аллопатрической гибридизации Симпатрическое скопление гибридов, Аллополиплоидия
Изменение в числе или структуре хромосом	Диплоидия Полиплоидия
Различия в происхождении	Аллопатрический Симпатрический Образующийся в результате мгновенной полиплоидии
Структура вида	Монотипический Политипический
Характер распространения	Космополитический Широкораспространенный Островной Реликтовый
Устойчивость к среде	Эврибионтный Стенобионтный
Фенотипическая пластичность	Виды-двойники Полиморфные виды

Среди многих факторов, определяющих тип вида, влияют на эволюционные потенции вида, по-видимому главными являются генетические системы, особенности экологии и поведения.

Было предложено много других классификаций видов с учетом их неравноценности. Например, А.П. Семенов – Тянь-Шанский (1910) предложил различать следующие типы видов: 1) мономорфные (древние, резко очерченные); 2) виды со значительной изменчивостью; 3) виды, представляющие комплекс рас с преобладанием основной формы или без нее и т.д. Все это свидетельствует о большом разнообразии видов в природе. Тем не менее, совершенно очевидно, что виды, представляющие собой особый уровень организации живого, должны иметь общие признаки, обязательные для всех видов. Этот вопрос не так прост, но он с достаточной полнотой разработан К.М. Завадским (1968). Им предложено выделять следующие общие признаки видов:

1) *Численность* – естественная характеристика, свидетельствующая, что вид является наиндивидуальным образованием;

2) *Тип организации* – каждый вид обладает единой наследственной основой, что неизбежно проявляется в специфичности генетических систем, обеспечивающих принципиальное сходство обменных реакций, морфогенеза, внешнего и внутреннего строения особей, сходство внутривидовых отношений;

3) *Воспроизведение*. Вид – самовоспроизводящаяся система, способная сохранять свою целостность;

4) *Дискретность*. Виды различным образом отграничены друг от друга и представляют собой биологические отдельности;

5) *Экологическая определенность*. Каждый вид имеет комплекс приспособлений к конкретным условиям существования;

6) *Географическая определенность*. Виды распределены на определенной территории, и ареалы являются частью их характеристики;

7) *Многообразие форм*. Любой вид в той или иной степени дифференцированы, то есть обладают определенной внутренней структурой. Взаимосвязь разнородных форм, входящих в состав вида, обеспечивает его целостность;

8) *Историчность*. Поскольку вид – это система, способная к эволюционному развитию, то его историчность проявляется во временном существовании в качестве способной филогенетической ветви;

9) *Устойчивость* – способность сохранять свою качественную определенность в течение определенного геологического времени;

10) *Целостность*. Вид – целостная единица, элементы которой объединены внутренними связями.

Лекция 18. Видообразование. Разнообразие путей формирования новых видов.

Поскольку вид – основная форма существования и развития живой природы, то проблема видообразования является узловым в эволюционной теории.

Истинный смысл термина «происхождение видов» был понят сравнительно недавно. Неясность в этом вопросе существовала не только в додарвиновский период. По-видимому, даже сам Дарвин приравнивал понятие «происхождение видов» к понятию «эволюция». Таким образом, он смешивал две существенно различные проблемы под одним названием «происхождение видов». Дарвин прежде всего стремился показать само существование эволюционных изменений, то есть превращение видов во времени или филетическую эволюцию.

Эволюционные же изменения не обязательно должны сопровождаться увеличением числа видов. Возможны следующие процессы:

$A \rightarrow B \rightarrow C$ - филетическая эволюция; $A \begin{cases} \rightarrow B \\ \rightarrow C \end{cases}$ - сегрегациогенез;

$A \begin{cases} \rightarrow C \\ \rightarrow B \end{cases}$ - синтезогенез, из которых только 2 последних, ведущих к увеличению числа видов, являются истинным видообразованием.

Таким образом, истинное видообразование – это процесс расщепления первоначально единообразного вида на несколько дочерних, увеличение числа видов.

До тех пор, пока под видообразованием понимали просто некие эволюционные изменения, вопросу о том, существует ли один или несколько путей увеличения числа видов, не уделялось большого внимания. Даже сейчас этот вопрос

еще окончательно не разработан. Лишь с развитием учения о популяционной структуре видов эта проблема несколько прояснилась. Проблема происхождения разрывов между видами становится более определенной, если вспомнить смысл термина «вид». Вид – это физиологически изолированная популяция. Проблема увеличения числа видов, следовательно, заключается в том, чтобы объяснить, каким образом естественная популяция распадается на несколько репродуктивно изолированных друг от друга популяций.

В процессе видообразования происходит превращение пространственно или экологически (но не генетически) разобщенных популяций в генетически изолированные популяции или их группы - новые виды.

Видообразование - направляемый естественным отбором процесс приспособительных (адаптивных) преобразований, ведущий к превращению генетически неразобщенных популяций в генетически изолированные – виды.

В настоящее время существуют следующие потенциально возможные способы увеличения числа видов (Майр, 1968):

А. Постепенное видообразование:

- 1) географическое (аллопатрическое);
- 2) симпатрическое.

Б. Внезапное видообразование:

- 1) путем генетических изменений (единственная мутация у бесполого вида, макрогенез);
- 2) путем цитологических изменений у видов, размножающихся всецело или частично половым путем (хромосомная мутация, полиплоидия).

Рассмотрим подробнее эти пути видообразования.

Постепенное видообразование.

Аллопатрическое видообразование. Аллопатрическим (от греч. *allos*- разный, другой, *patria* – родина), или географическим видообразованием называют процесс формирования и обособления географических и, частично, экологических рас, ареалы которых не перекрываются ареалом материнского вида. Иначе говоря, новый вид может образовываться из одной или группы смежных популяций в результате распада прежде единого ареала исходного вида. При таком видообразовании первичной является территориально-механическая изоляция, вторичной – биологическая.

По мнению Э. Майра, суть теории географического видообразования сводится к тому, что новый вид может сформироваться, когда географически изолированная от материнского вида популяция в течение определенного времени приобретает признаки, способствующие репродуктивной изоляции, сохраняющейся затем даже после нарушения пространственной границы.

Географическое видообразование довольно хорошо изучено, и к настоящему времени накопилось много описаний формирования новых видов за счет обособления географических рас. Во всех случаях существования многочисленных видов растений или животных, занимающих большой ареал, практически неизбежно с разной интенсивностью происходит обособление географических рас. Первоначально территориально-механическая их изоляция от материнского вида в конечном итоге может привести к смене частот генов, реализации части

генетического груза, характерного для данной группы организмов, и генетической изоляции.

Одним из характерных примеров аллопатрического видообразования является возникновение разных видов ландыша (Комаров, 1940). Исходный родительский вид был несколько миллионов лет назад широко распространен в широколиственных лесах Евразии. В четвертичный период в связи с сокращением площадей, занятых широколиственными лесами, единый ареал этого вида был разорван на несколько самостоятельных частей: ландыш сохранился лишь на лесных территориях, избежавших оледенения (на Дальнем Востоке, в Закавказье, Южной Европе и Северной Америке). К настоящему времени переживший оледенение на юге Европы ландыш вторично широко распространился по лесной зоне, образовав хорошо известный вид *Convallaria majalis*. В Закавказье образовался вид *C. transcaucasica* (более крупный и с широким венчиком), а на Дальнем Востоке – вид *C. keiskii* (с красными корешками и восковым налетом на листьях). Подобное, по-видимому, произошло и с видом лесного купыря *Anthriscus silvestris*, ареал которого в четвертичный период распался на 3 зоны, и затем сформировались три четко различимые географические расы – европейская, сибирская и кавказская. Таких примеров известно очень много, и, вероятно, этот способ формирования географических рас, которые затем превращаются в самостоятельные виды, является наиболее распространенным.

Другой способ аллопатрического видообразования – видообразование при расселении исходного вида, в процессе которого все более удаленные от центра расселения периферийные популяции и их группы, интенсивно преобразуясь в новых условиях, становятся родоначальниками новых видов. Например, по побережьям Балтийского и Северного морей живут, не скрещиваясь друг с другом, 2 вида крупных чаек – серебристая чайка и клуша (хохотунья). Эти, казалось бы, 2 совершенно самостоятельных вида, объединяются друг с другом через непрерывную цепь подвидов, охватывающих Северную Евразию с одной стороны и Гренландию и Северную Америку с другой стороны. История возникновения названных двух видов чаек следующая. Несколько сотен тысяч лет назад в районе современного Берингового пролива обитала предковая форма этих чаек. На протяжении следующих сотен лет эти чайки, биологически связанные либо с побережьями моря, либо с крупными внутриконтинентальными водоемами, стали распространяться на восток и на запад, образовав к нашему времени две непрерывных цепи подвидов. Особи всех соседних подвидов скрещиваются в природе и дают плодовитое потомство. В районе же Северного и Балтийского морей произошла встреча конечных звеньев восточных и западных цепей подвидов (18.2). Накопленные в процессе микроэволюции отдельных подвидов различия в биологии, оказались достаточными для образования двух новых видов.

Хорошим примером такого аллопатрического образования видов является расчленение вида большой синицы (*Parus major*) на многие географические расы, подвиды и, наконец, виды. Расселившись почти по всей Евразии, когда-то единый вид превратился в видовой комплекс.

Таким образом, географическая разобщенность популяций неизбежно сопровождается экологическими и этологическими сдвигами, изменениями в биологии размножения и, в конечном итоге, биологической изоляцией. Послед-

няя существенно изменяет частоту генов в пределах географических рас или популяций, направление отбора и адаптивную норму. Постепенно изоляция усиливается, и географические расы могут превратиться в подвиды или полувиды, способные самостоятельно воспроизводиться и эволюционировать. Следовательно, подвиды и полувиды являются не только крупными структурными единицами вида, их можно рассматривать и как заключительные стадии эволюционных изменений, происходящих в рамках вида, то есть как стадии видообразования.

Некоторые исследователи (В. Грант, Симпсон и др.) выделяют *квантовое видообразование* – процесс формирования новой видовой формы из изолированной островной (в широком смысле) или периферической популяции родительского вида. Отличие квантового видообразования от традиционного пути аллопатрического видообразования (популяция – группа популяций – географическая раса (подвид) – вид) заключается в отсутствии промежуточных звеньев: от популяции – сразу к виду.

Таким образом, универсальность географического видообразования уже не вызывает сомнений. Однако следует учитывать, что далеко не все географические изоляты в связи с различным характером изоляции превращаются в самостоятельные виды. Если же географические изоляты достигают состояния самостоятельного вида, то это происходит, как правило, на основе периферических изолятов. Кроме того, аллопатрическое видообразование – сравнительно медленный процесс, на протяжении которого в изолированных частях вида обычно успевают вырабатываться те биологические особенности, которые приводят к репродуктивной самостоятельности даже при нарушении первичной изолирующей преграды.

Симпатрическое видообразование. Симпатрическим видообразованием называют случаи, когда новая форма возникает и остается в пределах пространства, занимаемого исходной формой. К этому видообразованию (*sim* – вместе, *patria* – родина) относят случаи, когда формирующийся новый вид находится в пределах одного ареала с материнским видом (внутри исходного ареала). Исходными для такого видообразования являются группы организмов, области распространения которых перекрываются или совпадают, а первичной формой изоляции является экологическая или (при внезапном видообразовании) сразу генетическая.

Многие исследователи, начиная с середины 19 века оспаривали возможность симпатрического видообразования по разным причинам. В частности, некоторые биологи считали, что «поглощающее действие» скрещивания исключает возможность существования малочисленных новых групп организмов среди особей «среднего типа». Этот довод отпал после доказательства дискретного наследования признаков и свойств. Следующее возражение против возможности существования симпатрических форм исходило из предположения, что при непосредственных контактах групп организмов в пределах одной географической или экологической расы невозможно становление изолирующих механизмов. Однако, и это предположение неверно, поскольку известно много примеров усиления половой изоляции в смешанных популяциях. Некоторые исследователи (Кейн, 1958) утверждали, что все случаи так называемого симпатрического видо-

образования можно свести к географическому видообразованию. Но сейчас в литературе описано много случаев истинного симпатрического видообразования.

Например, симпатрически происходит видообразование у некоторых энтомофильных растений на основе специализации насекомых – опылителей в опылении цветков какой – либо одной внутривидовой группы растений.

Избирательная специализация насекомых – опылителей относительно определенных групп растений довольно часто приводит к полной половой изоляции данной группы растений от находящихся рядом особей материнской популяции. Например, пчелы являются изолирующим агентом между расами львиного зева, поскольку пчелы никогда не переходят с облета цветков одной расы на другую. Гибриды между такими симпатрическими расами вполне плодовиты, но в естественной обстановке в связи с избирательностью пчел они возникают с незначительной частотой (около 3%). Подобные симпатрические расы были обнаружены и у других видов энтомофильных растений.

Симпатрическое видообразование у растений возможно так же при обособлении внутривидовых фенотипов с последующим их преобразованием в сезонные расы, а затем в молодые виды. Так, по данным К.М. Завадского (1957, 1961, 1962) в популяции белой маии возможна полная селективная изоляция ранних морфобиологических форм от поздних за счет элиминации форм с промежуточными сроками цветения. В экспериментальных условиях элиминация промежуточных групп по срокам цветения уже в третьем поколении приводила к почти полному разрыву между крайними группами популяции, произрастающими совместно.

У ряда видов рыб (сельдь, окунь, сазан и др.) в пределах одной популяции имеются симпатрические группы, различающиеся по скорости роста, размерам тела, питания, по срокам нереста. Наличие таких групп иногда обеспечивает серию переходов от единой полиморфной популяции к сосуществованию сезонных рас, на основе которых могут сформироваться самостоятельные виды. Таким способом появились, например, большая и маленькая голомянки в Байкале. По мнению многих авторов, этот путь видообразования у рыбраспространен весьма широко.

Образование симпатрических групп в пределах одной популяции возможно и на основе спонтанной отдаленной гибридизации. Если отдаленная гибридизация завершается образованием плодовитых гибридов, то первые поколения последних находятся рядом с родительскими формами, проявляя меньшую или большую степень симпатричности по отношению к ним. Поскольку эти процессы осуществляются за одно поколение, то подобные способы образования видов рассматриваются, как внезапное видообразование.

К сказанному о симпатрическом и аллопатрическом путях видообразования остается добавить, что, наверное, в природных условиях в процессе реального возникновения любого нового вида всегда присутствуют элементы того и другого способа видообразования.

Внезапное видообразование. Внезапное или мгновенное (сальтационное) видообразование можно определить как появление единственной особи (или потомства одной пары особей), которая оказывается репродуктивно изоли-

рованной от того вида, к которому принадлежат родители, и обладает экологическими и репродуктивными возможностями, позволяющими ей положить начало популяции нового вида. Внезапное видообразование может происходить следующими путями.

Видообразование посредством обычной мутации. Совершенно очевидно, что у видов, размножающихся половым путем, обычные мутации не могут привести к возникновению новых видов. Однако у животных с бесполом размножением, у которых в процессе размножения участвуют особи лишь одного пола, наблюдается иная ситуация. Некоторые явления, наблюдаемые у коловраток и нематод, подтверждают возможность подобного бесполого видообразования. Благоприятные условия мгновенного видообразования представляет также вегетативное размножение.

Видообразование путем макрогенеза. Внезапное образование нового вида, новой более высокой категории или вообще каких – либо новых типов в результате некоего скачкообразного процесса получило название макрогенеза (Дженсен, 1943). Главный аргумент сторонников этой теории состоит в том, что, по их мнению, постепенное видообразование и постепенное возникновение более высоких таксономических категорий невозможны. Основным доводом в пользу этой теории выдвигается тот факт, что все новые типы появляются в палеонтологической летописи внезапно, неожиданно. Они утверждают, что эти типы не связаны с предковыми формами переходами и не могли произойти от них посредством постепенной эволюции. Это утверждение ошибочно, так как недостающие звенья со временем находятся.

Возражения против теории макрогенеза столь многочисленны, а данные в пользу столь скудны, что поддерживать далее какую бы то ни было теорию скачкообразной эволюции было бы опрометчиво.

Н. Элдридж, С. Гулд выдвинули концепцию прерывистого равновесия (пунктуализм). Согласно этой концепции длительные периоды застоя ($10^{15} - 10^{17}$ поколений) сменяются скачкообразными (сальтационными) изменениями ($10^3 - 10^4$) поколений. При этом родоначальниками новой формы являются макромутанты.

Возникновение новых видов посредством быстрого изменения кариотипа. Это вполне реальное видообразование.

Полиплоидия. Известны группы близких видов (чаще растений) с кратными числами хромосом. Так, например, в роде хризантем все виды имеют число хромосом, кратное 9 (18, 27, 36, 45, ...90). В роде табака и картофеля основное исходное число хромосом равно 12, и имеются виды с 24, 48, 72 хромосомами. В роде пшениц число хромосом у разных видов кратно 7 (7, 14, 21, 28, ...42).

Во всех таких случаях есть серьезные основания полагать, что видообразование шло путем полиплоидии. Эти процессы полиплоидизации хорошо воспроизводятся в эксперименте. Известно, что в природных условиях также могут возникать полиплоиды. Возникшие полиплоидные особи могут давать жизнеспособное потомство лишь при скрещивании с особями, несущими то же число хромосом (или при самоопылении). В течение немногих поколений, в том случае, если полиплоидные формы успешно проходят «контроль» естественного отбора и оказываются не хуже, а лучше исходной диплоидной, они могут рас-

пространиться и либо сосуществовать с породившим их видом, либо, видимо чаще, просто вытеснить его. Как известно, полиплоидные формы, как правило, крупнее и способны существовать в более суровых физико-географических условиях.

Среди животных полиплоидия при видообразовании играет несравненно меньшую роль в связи с довольно резкой дифференцировкой полов, усложненным половым процессом и ограниченностью роста. Не случайно полиплоидные роды у животных обнаружены главным образом у гермафродитов и партеногенетических форм.

Видообразование путем *гибридизации с последующим удвоением числа хромосом* – *аллополиплоидия, амфиполиплоидия*. Сейчас известно немало видов, гибридогенное происхождение и аллополиплоидный характер генома которых может считаться экспериментально доказанным. Укажем лишь на некоторые. Культурная слива с $2n = 48$ возникла путем гибридизации терна ($2n = 32$) с алычой ($2n = 16$) с последующим удвоением числа хромосом. Некоторые виды пикульников, малины, брюквы, полыни, ирисов и многие другие растения являются такими же аллополиплоидами гибридогенного происхождения. На основе аллополиплоидии удалось синтезировать совершенно новые формы, не встречающиеся в природе. Такими синтетическими формами являются хорошо известные пшенично – ржаные амфидиплоиды Triticale, и редечной – капустный гибрид Raphanobrassica (рис. 18.3). Мичурин получал отдаленные гибриды, существенно отличающиеся от родительских видов.

Следовательно отдаленная гибридизация – это реально существующие в природе источники новых видовых форм. Некоторые из этих форм, обладающие достаточной жизнеспособностью и способные к самовоспроизведению, под действием естественного отбора могут сформироваться в самостоятельные виды. Но во всех случаях внезапного видообразования быстро возникает только видовая форма (термин К.М. Завадского), то есть одна или несколько сотен полиплоидных особей. Это еще не вид. Чтобы видовая форма стала видом в полном смысле этого слова, она должна «завоевать себе место под солнцем», то есть стать достаточно многочисленной, образовать собственную экологическую нишу, должна возникнуть интегрированная система популяций. А это происходит медленно и постепенно.

Надо еще раз сказать, что многие авторы случаи внезапного видообразования, особенно случаи полиплоидии, рассматривают как один из типов симпатрического видообразования. Логика некая в этом есть.

Иногда также различают такие способы видообразования:

- аллопатрическое – дифференциация на внутривидовые группы предшествует развитию популяций;
- парапатрическое – дифференциация и изоляция происходит одновременно или почти одновременно (практически все разобранные нами случаи симпатрического видообразования);
- симпатрическое – репродуктивная изоляция предшествует дифференциации и когда она возникает в пределах одной популяции или в пределах области распространения популяции. Солбриг и Солбриг (1982) считают, что это

очень редко. Наиболее хорошо известно у насекомых, паразитирующих на растениях при переходе на новый вид хозяина;

- мгновенное – за счет полиплоидии.

Таким образом, видообразование - направляемый естественным отбором на базе наследственной изменчивости процесс приспособительных преобразований, ведущий к превращению генетически неизолированных популяций в генетически закрытые системы - виды. В зависимости от скорости формирования генетической изоляции между ранее не изолированными внутривидовыми группами, а также того, какой способ изоляции послужил исходным для расхождения популяций, различают постепенное - географическое и экологическое - и внезапное видообразование.

Лекция 19. Макроэволюция и ее основные пути. Типы филогенеза таксонов.

В предыдущих частях курса были описаны основные микроэволюционные события и процессы, действующие внутри вида и приводящие к возникновению нового вида – видообразованию. После знакомства с учением о микроэволюции рассмотрим основные процессы и явления на надвидовом - макроэволюционном – уровне.

В современной биологии под *макроэволюцией* обычно понимают эволюционные процессы, ведущие к формированию различных таксонов – родов, семейств, отрядов, классов и типов. Макроэволюция противопоставляется микроэволюции – процессам изменения генофондов популяций, ведущим в конечном итоге к возникновению нового вида (или видов). Термины «микро-» и «макроэволюция» были введены в 1927 году Ю.А. Филипченко, который полагал, что происхождение видов, с одной стороны, и происхождение родов и любых таксонов более высокого ранга – с другой, представляют собой самостоятельные и принципиально различные процессы. Это весьма дискуссионно.

Между микро – и макроэволюцией трудно провести принципиальную грань. В самом деле, процесс микроэволюции, первоначально вызывающий дивергенцию популяций (вплоть до видообразования), продолжается без какого либо перерыва и на макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм. Нарушается лишь характер скрещивания между вновь возникшими видами. Теперь они могут вступать в отношения межвидовой конкуренции. Эти новые конкурентные отношения могут повлиять на эволюционные события, лишь изменяя давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, то есть через микроэволюцию.

Отсутствие принципиальных различий в протекании микро- и макроэволюционного процесса дает, во-первых, возможность рассматривать их как две стороны единого эволюционного процесса и, во-вторых, применять для анализа процесса всей эволюции понятия, разработанные в учении о микроэволюции.

Огромные масштабы макроэволюционных явлений исключает возможность их непосредственного экспериментального исследования. При разработке учения о макроэволюции используются в основном описательные методы палеонтологии, биогеографии, морфофизиологии и т.д. Результаты таких исследо-

ваний оказываются понятыми лишь с позиции механизма осуществления эволюции, то есть с позиций микроэволюционных, но с учетом специфики процессов макроэволюции, которые сводятся к *направленности, необратимости, пульсирующему характеру*, выражающемуся в чередовании относительно быстро протекающих процессов со значительно более длительными периодами стабилизации. Основное значение в специфике макроэволюции имеют явления, обусловленные системными свойствами организмов. Все эволюционные процессы строятся на основе микроэволюционных изменений - преобразования генофондов популяций, обусловленных совместным действием различных факторов, важнейшими из которых является мутационная изменчивость и отбор. Накапливающее действие отбора на более значительных отрезках эволюционной истории сводит к минимуму проявления случайности и придает эволюционному процессу общий приспособительный характер. В масштабах макрофилогенеза эволюция становится необратимой, направленной и закономерной.

В области изучения макроэволюции накоплено множество фактов, эмпирических обобщений и вскрыт ряд закономерностей, которые можно разделить на несколько основных разделов:

1) закономерности эволюции отдельных органов, структур и функций; 2) закономерности эволюции отдельных филогенетических групп; 3) взаимоотношения онтогенеза и филогенеза, эволюция онтогенеза, лежащая в основе эволюции филогенетических групп. Перечисленные проблемы охватывает так называемая общая филогенетика.

Кроме того, мы рассмотрим пути эволюции разных естественных групп организмов, в том числе и проблему антропогенеза, то есть круг вопросов частной филогенетики.

Важнейшая проблема макроэволюции – закономерности эволюции филогенетических групп, которая определяется такой специфической чертой макроэволюционного процесса, как *направленность*. Понятие направленности эволюционного процесса означает объективную тенденцию развития к достижению определенного конечного результата. Направленность эволюции связана с ограниченным выбором реальных путей развития из потенциального их множества. Ограничения эволюции, а отсюда и направления, могут быть внутриорганизменными. Это генетические запреты, запреты на основе морфогенетических корреляций. Кроме того, существенные ограничения накладывают особенности организации и функционирования популяций и их положение в биогеоценозах, то есть условия существования. Хотя строгой направленной однолинейности не существует, тем не менее, очевидны ряд тенденций в филогенетическом развитии – пути филогенеза, определяющие пути возникновения органического многообразия.

Какие же пути и формы филогенеза? Среди форм филогенеза можно выделить первичные – *филетическую эволюцию и дивергенцию*, лежащие в основе любых изменений таксонов, и вторичные – *параллелизм и конвергенцию*.

Филетическая эволюция – это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учета всегда возможных дивергентных ответвлений). Это обязательный процесс, осуществляющийся в ходе эволюции любого ствола или ветви древа жизни и приводящий к изменению исходного таксона. Без таких

изменений не может протекать никакой эволюционный процесс, и поэтому филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции. Подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции. Развитие предков лошади по прямой линии *фенакодус – эогиппус – миогиппус – парагиппус – плиогиппус – современная лошадь* – типичный пример филетической эволюции.

Филетическая эволюция какой – либо группы на макроэволюционном уровне складывается из изменений отдельных составляющих ее видов. Зрительно она может быть представлена в виде многожильного кабеля, каната, в котором каждая составляющая его проволока, не прерываясь и не сливаясь с соседними, тянется от начала до конца каната. Схематически это выглядит так:

$A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$

В чистом виде (как эволюция без дивергенции) филетическая эволюция может характеризовать лишь сравнительно короткие периоды эволюционного процесса. Но они показывают, что процесс эволюции не может быть приостановлен даже в при длительных стабильных условиях.

Дивергенция – другая первичная форма эволюции таксона. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит дивергенция (расхождение) ветвей древа жизни от единого ствола жизни. Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом (микроэволюционном) уровне, на примере возникновения различий по каким-либо признакам в отдельных частях видового населения. Так, дивергенция популяций может приводить к видообразованию. Дивергенция является биологической необходимостью, условием существования вида. Существование и развитие вида неразрывно связаны. Это означает, что вид в процессе развития дифференцируется на виды – потомки и как таковой прекращает свое существование. В этих условиях дивергенция неизбежно расширяет свои рамки. Из внутривидовой она превращается во внутривидовую. Дальнейшая эволюция видов ведет в силу их генетической взаимной изоляции к глубоким расхождениям, то есть к образованию новых родов, семейств, отрядов, классов и т.п. Этот путь дивергирования – самая общая черта эволюции всех естественных групп организмов, и он ведет к увеличению «сумы жизни» на нашей планете. Дивергенция видов есть дивергенция приспособительных систем. Она определяется как проникновение в различные частные среды. Например, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, характеризующиеся родом пищи, особенностями местообитания, то есть экологическими условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищники, копытные, грызуны, китообразные, приматы). Каждый из этих отрядов распался на подотряды, которые характеризуются не только морфологическими признаками, но и экологическими особенностями. Внутри семейств – роды, виды, различающиеся по образу жизни.

Дивергенция означает независимое приобретение родственными организмами различных признаков вследствие приспособления к разным условиям существования. Поэтому при дивергенции сходство объясняется родством, то есть общностью происхождения, а различия – приспособлением к разной среде. В результате дивергенции образуются *гомологические органы*, то есть органы, сходные по происхождению, но выполняющие разные функции. Так, конечность на-

земных позвоночных служит для передвижения по грунту, а плавающим для передвижения в воде. Вместе с тем, скелет и мышечная система конечностей лошади и тюленя имеют весьма сходное строение.

Конвергенция – это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп. Она означает независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. При конвергенции сходство объясняется приспособлением к сходной среде, а различия – различным происхождением, то есть отсутствием родства. При конвергенции образуются аналогичные органы, то есть органы, разные по происхождению, но выполняющие одинаковую функцию. Результат конвергенции – образование сходных морфологических типов приспособления – жизненные формы.

Конвергенция как форма эволюции групп характерна для эволюционного процесса на любом уровне. Можно найти конвергенцию видов разных семейств, отрядов, наконец, разных классов (сходство по форме тела акул, ихтиозавров и дельфинов). Примером конвергентного развития внутри одного класса может служить возникновение одних и тех же биологических форм «волков», «медведей», «кротов» и т.п. среди сумчатых и плацентарных млекопитающих. Примером конвергенции внутри отряда можно считать независимое возникновение биологического типа прыгуна открытых пространств (кенгуру, тушканчик, долгопят).

Конвергенция никогда не бывает глубокой (в отличие от сходства, основанного на филогенетическом родстве). Можно сказать, что конвергенция – это сходство, обусловленное таковым аналогичных структур.

Параллелизм – формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами. Параллелизм означает независимое приобретение родственными организмами сходных признаков. При параллелизме сходство объясняется частью общностью происхождения, а частью – приспособлением к сходной среде. Различия объясняются начальным расхождением признаков. С генетической точки зрения параллельная эволюция объясняется общностью генной структуры родственных групп и сходной ее изменчивостью (закон гомологических рядов Н.И. Вавилова). Примеры параллелизма: независимо развивалась циклоидная форма чешуи у различных рыб с костным скелетом, например, у костных ганоидов, у костистых рыб, у двоякодышащих и у кистеперых. Параллельно развивались двоякодышащие рыбы и земноводные. Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: липоптерн в Южной Америке и парнокопытных в Арктогее. В этих филогенетических ветвях, берущих начало от пятипалых предков типа фенакодуса, происходило сокращение числа пальцев и переход к пальцехождению как приспособление к жизни на открытом пространстве. В этом примере сходные, но независимые изменения групп происходят на единой генетической основе. Это пример *синхронного параллелизма*, то есть независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп.

Гораздо чаще палеонтология дает примеры *асинхронного параллелизма*, то есть независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие сабле-

зубости у представителей разных подсемейств кошачьих. Саблезубость возникала в стволе кошачьих по крайней мере четырежды в двух независимых стволах.

Конвергенция и параллелизм являются частными закономерностями эволюции, поскольку, например, при дивергенции многих естественных групп отдельные ветви их попадают в сходные условия, что вызывает поверхностное, конвергентное сходство. Таким образом, конвергенция есть в сущности следствие дивергенции. Следовательно, первую нельзя противопоставлять другой, как это делают антидарвинисты.

Проблема происхождения таксонов. Принцип монофилии и полифилии. Ч. Дарвин, как известно, установил принцип монофилетической эволюции: происхождение таксонов (род, семейство, класс, тип) от одного общего предка. На схеме дивергентной эволюции Дарвина показан путь эволюции таксонов в виде ветвящегося дерева и происхождение группы близких по родству видов одного рода от одного родоначального вида. Конвергенция и параллелизм (по Дарвину, аналогичное сходство) не приводят к независимому образованию одного таксона от разных предковых видов (полифилия). Эти процессы ведут лишь к поверхностному адаптивному сходству таксонов с разным происхождением. Противники позиций дарвинизма по этой проблеме – полифилисты – считают, что таксоны образуются за счет параллелизмов и конвергенций от многих предков.

Синтетическая теория эволюции подтвердила принцип монофилии в образовании таксонов с позиций современной генетики и учения о микроэволюции. Так, Э Майр (1971) пишет: «Все доступные нам данные указывают на то, что происхождение высших категорий есть процесс, представляющий собой не что иное, как экстраполяцию процесса видообразования. Все процессы и явления микроэволюции и происхождения высших категорий могут быть прослежены в обратном направлении до внутривидовой изменчивости, несмотря на то, что первые стадии таких процессов обыкновенно очень незначительны». Иными словами, как образование подвидов и видов происходит путем дивергенции от генетически обособившихся популяций, так и высшие таксоны образуются дивергентно, и каждый из них происходит от одного уклонившегося родоначального вида.

С точки зрения генетики при параллельном развитии видов из разных филогенетических ветвей не может возникнуть сходных геномов, что также подтверждает монофилию таксонов. Естественная система организмов, построенная на признаках родства, а не фенетического сходства под влиянием параллелизмов и конвергенций, отражает филогенетические связи и качественные отличия таксонов.

Среди ученых, придерживающихся принципа монофилии в образовании таксонов, выделяют собственно *монофилистов* и *кладистов*. Кладисты ратуют за филогенетическую систему, но игнорируют качественную сторону системы, предлагая выделять таксоны по ответвлениям стволов филогенетического древа. Это метод приводит к ошибкам, поскольку не учитываются темпы эволюции и не различается генеалогическое родство с генетическим. Например, согласно взглядам кладистов, крокодилов и птиц, произошедших от одной группы рептилий – псевдозухий, следует по рангу ветвлений генеалогического древа объеди-

нить в один крупный таксон. При этом не учтено, что птицы генетически резко удалились от своих предков по сравнению с крокодилами. Почти всегда можно найти такой таксон, точка ответвления которого удалена во времени не больше, чем у других родственных таксонов, но он дивергировал сильнее и заслуживает возведения в таксон более высокого ранга (например, гоминиды по сравнению с человекообразными обезьянами). Именно так выделяют таксоны последовательные монофилиеты в соответствии со взглядами Ч. Дарвина о необходимости учета как филогенетических связей видов, так и качественного аспекта эволюции – степени различий, приобретаемых таксонами в их эволюции.

Полифилиеты, признающие или допускающие происхождение надвидовых таксонов от нескольких, или от многих предков, делятся на несколько категорий. Крайние полифилиеты придают решающее значение в образовании таксонов конвергенциям и параллелизмам, дивергенции отводится лишь весьма второстепенное значение. При этом схема эволюционного процесса похожа не на «древо», а на «газон», а таксоны представляют собой как бы уровни среза (грады) через этот газон. Сторонников таких взглядов называют градистами.

Большинство же современных полифилистов лишь допускают образование полифилетических таксонов наряду с монофилетическим. Например, Д.М. Федотов (1966), О. Тигс и С. Ментон считают, что тип членистоногие полифилетичен и, возможно, возникал в разное время от разных предков.

И, наконец, третьи, не отрицая монофилии таксонов, считают, что термин «монофилия» нужно понимать широко. Так, Симпсон (1961) пишет: *«Монофилия – это возникновение какого – либо таксона одной или более линиями от одного непосредственного предкового таксона, того же самого или более низкого ранга»*. Например, все линии происхождения млекопитающих вышли из предкового таксона – терапсидных рептилий, поэтому следует считать млекопитающих монофилетичным таксоном. Эта позиция близка к монофилетической, так как филогения строится по типу «древа», а не «газона». Вместе с тем проявляется уступка позиции полифилии, а точнее, ее разновидности – парафилии, при которой придается большое значение параллелизму близкородственных групп в образовании таксона крупного ранга. Этой позиции придерживаются такие крупные специалисты – палеонтологи, как Л.П. Татаринев, эволюционисты – А.В. Яблоков, Н.В. Тимофеев – Ресовский. Однако и эта теоретическая позиция не бесспорна и вряд ли более совершенна, чем дарвиновская монофилия.

Возражения против концепции широкой монофилии состоят в следующем. Вряд ли можно допустить, что образование крупных таксонов идет другим путем, чем формирование видов и родов, для которых характерна, по всем фактическим данным, только монофилия. Отказ от принципа монофилии приведет к тому, что система организмов перестанет быть филогенетической и превратится в фенетическую, в которой виды группируются по простому сходству без оценки происхождения от общего предка. Во – вторых, в трудных случаях, когда два сестринских таксона близки по многим признакам, но произошли от разных предков, их следует разделить на самостоятельные таксоны на основе признаков дивергенции, присущих их родоначальным формам. Например, возможно, что низшие млекопитающие и высшие плацентарные представляют собой самостоятельные классы, имеющие ряд общих параллельных признаков (шерсть, млеч-

ные железы), но резко различающиеся по морфо-функциональным особенностям воспроизводительной системы, унаследованной от разных прародителей. Возможно, нельзя придавать такое решающее значение признакам (шерсть, теплокровность, млечные железы) для объединения этих сестринских таксонов. Как известно палеонтологам, каждый из этих признаков не раз появлялся в разное время у различных представителей рептилий. Некоторые из сторонников полифилетического происхождения таксонов приводят в качестве доказательства этого процесса гибридогенное видообразование и симбиогенез. Но с этим не все согласны. Ведь в случае полифилии предполагается независимое происхождение представителей одного крупного таксона в разных филогенетических ветвях без обмена между ними генетической информации. Кроме того, гибридизация относится к мгновенному видообразованию, свойственному некоторым растениям и низшим животным, которое не осуществляется через микроэволюцию. Этот путь слияния геномов двух видов в один не имеет отношения к проявлениям полифилии.

Наши представления об эволюции обогатились и представлениями о симбиогенезе. Однако эти случаи сопряженной эволюции разных типов организмов с разными геномами не имеют отношения к полифилии, определение которой уже приводилось. Задача систематиков и экологов – уметь различать монофилетические таксоны и полифилетические жизненные формы.

Сетчатая эволюция. Известны три способа эволюции на основе синтезогенеза: гибридизация, симбиогенез и трансдукция. При рассмотрении видообразования мы подробно останавливались на примерах гибридогенного происхождения видов, которое начинается с появления новой видовой формы в результате гибридизации двух видов и затем превращения ее в самостоятельный вид.

Симбиогенез – объединение двух неродственных организмов, в результате которого образуется новая форма. Классический пример – возникновение типа лишайников на основе объединения водоросли и гриба.

Трансдукция – перенос генетического материала из генома организмов одних видов в другие. Это явление хорошо изучено на фагах и поэтому получило название вирусной трансдукции. Если при внедрении фага в клетку бактерии его генный материал включается в хромосому бактерии, фаг становится составной частью хромосомы и репродуцируется вместе с хромосомой. Когда фаг освобождается из хромосомы бактерии, он может уносить с собой и часть хромосомы бактерии. Поэтому организмы как бы объединены общим геномом. Данные по сетчатой эволюции свидетельствуют, что картина эволюции в целом правильно изображенная в форме древа, должна быть дополнена переплетением его ветвей (то есть сеткой).

Направленность эволюционного процесса. Критика антидарвиновских теорий ортогенеза. Как мы уже выяснили, изменения (мутации и комбинации) не направлены. И те, и другие безотносительны к их приспособительному значению. Приспособленность создается не ими, а естественным отбором, через творческое преобразование изменений и комбинаций в полезные и необходимые приспособления. Поэтому вначале ненаправленные (случайные) мутации и комбинации превращаются под влиянием естественного отбора в творческий процесс направленной эволюции. Ч. Дарвин указывал, что вид, изменяю-

щийся в известном направлении, будет, как правило, изменяться в этом же направлении и дальше. Сразу же надо сказать, что эта мысль Дарвина не имеет ничего общего с представлениями некоторых ученых, полагающих, что направленность эволюции определяется некоей внутренней энергией или целеустремленностью эволюционного процесса – так называемым телеологическим ортогенезом. Эти взгляды коренятся уже во взглядах Ламарка, выраженных в законе градации. Эти взгляды затем были развиты в теории Негели, Гаке (он ввел термин ортогенез), Эймера и др. Все эти теории являются различными направлениями неоламаркизма, например, *ортоламаркизм* или *автогенез*. В основе теории автогенеза лежит понимание эволюции как процесса саморазвития отдельных организмов. Стремление организмов к совершенствованию подразумевает ортогенез, то есть эволюцию без дивергенции. Среди антидарвинистских теорий наибольшей известностью пользуется теория номогенеза, сформулированная Л.С. Бергом (1922). Согласно Л.С. Бергу, «эволюция организмов есть результат некоторых закономерных процессов, протекающих в них. Она (эволюция) есть номогенез, развитие по твердым законам в отличие от эволюции путем случайностей, предлагаемой Дарвином. Влияние борьбы за существование и естественного отбора в этом процессе имеет совершенно второстепенное значение. Л.С. Берг сознательно избирает отправной точкой своих рассуждений представление об абсолютной целесообразности организмов. Основным аргументом против дарвинизма Берг считал постулируемые им ограниченность и направленность наследственной изменчивости: «новые вариации возникают в определенном месте и в определенном числе. Они бывают или индифферентными для организма, или вредными, и тогда вид со временем вымирает, - или полезны. Если они полезны, то не случайно полезны, а возникают в нужном для организма месте».

Среди сторонников теории номогенеза наиболее видное место занимал А.А. Любищев, который отстаивал представление о том, что эволюция подчинена внутренним закономерностям изменчивости и видообразования.

Отвергая теории направленной эволюции, мы, конечно, не отрицаем фактов существования определенных направлений эволюционного процесса (орто-селекции) и фактов наличия известных закономерностей в смене характерных фаз эволюции отдельных филогенетических ветвей. Чтобы видеть, что эволюция действительно направлена, но что эта направленность создается естественным отбором, можно опять вспомнить эволюцию лошади. Эволюция лошади, безусловно, направлена, так как шла пути выработки однопалости, относительного укрупнения размеров тела и специализации зубной системы. Но эта направленность определялась тем, что предки лошади перешли от лесного образа жизни к степному, то есть процессом приспособления к открытым степным пространствам. В таких условиях отбор шел именно в этом направлении, то есть в уменьшении и редукции второго и четвертого пальцев. В конечном счете это и привело к развитию современной лошади. Если данный процесс направлен, то может ли его назвать ортогенезом? – Нет, нельзя, так как под ортогенезом понимают действие некоей внутренней силы или цели, которой на самом деле в природе нет. Однако, в природе имеет место отбор в определенном направлении. Эволюция лошади – совсем не «ортогенетический» ряд. Наоборот, мы видим, что предки и потомки лошадиного ряда образуют настоящее эволюционное древо – пу-

чок дивергировавших форм. Ряд получается только тогда, когда мы отвлечемся от всех вымерших боковых ветвей и проследим только ту линию, которая ведет к современной лошади. Но эта линия - подлинная линия победителей в борьбе за существование, прошедших отбор. Поэтому эволюция – процесс направленный, но направление ее определяет естественный отбор на основе ненаправленных наследственных изменений.

Лекция 20. Главные направления и общие закономерности эволюционного процесса.

Как известно еще с теории Ч. Дарвина, направления эволюции определяются естественным отбором, то есть эволюция носит приспособительный характер. Результатом любых эволюционных преобразований является совершенствование имеющихся или формирование новых приспособлений, что обеспечивает существование организмов в определенной среде. Следовательно, главное направление эволюционного процесса *составляет адапциогенез* – и основная задача сводится к познанию конкретных путей его достижения.

Адапциогенез – это исторический процесс становления и развития конкретной адаптивной нормы в определенных условиях существования. Адапциогенез – главное направление эволюции.

Однако проблема главных направлений эволюционного процесса более сложна. Едва ли найдется в эволюционной биологии другая проблема, в отношении которой высказывалось бы столько противоречивых взглядов.

Впервые этот вопрос пытался разрешить Ламарк. Он выделил 2 эволюционных процесса – повышение уровня организации (градация) и возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне. По Ламарку эти процессы абсолютно независимы.

Ч. Дарвин рассматривал это иначе. Он считал эволюцию процессом приспособления, и потому повышение организации – только частный результат этого процесса.

После Дарвина эта проблема разрабатывалась в двух направлениях:

- а) одно развивалось Б. Реншем и Дж. Хаксли за рубежом;
- б) другое – А.Н. Северцовым и его школой в стране.

Б. Ренш, так же как и Ламарк, справедливо считал, что эволюция может идти и по горизонтали, и по вертикали. Адаптивную радиацию (эволюцию по горизонтали) он назвал *кладогенезом*, а выход на новый уровень организации (эволюция по вертикали) – *анагенезом*.

Дж. Хаксли для обозначения уровней организации вернулся к ламарковскому термину «грады». Кроме того, к кладогенезу и анагенезу добавил третье направление – *«стасигенез»* (эволюционная стабилизация). Анализ направлений эволюции привел Дж. Хаксли к постановке вопроса: куда вообще идет эволюция? Решая его, Хаксли создал теорию неограниченного и ограниченного (группового) прогресса, согласно которой эволюция, несомненно, прогрессивный процесс, но прогресс этот в основном ограниченный, групповой. Лишь одно направление эволюции, приведшее к возникновению человека, представляет собой

путь неограниченного прогресса, другие же группы, развиваясь прогрессивно, приходят к стасигенезу или вымиранию (ограниченный прогресс).

В нашей стране мнение Хаксли поддержали Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков. Согласно им, *неограниченный прогресс* – наиболее общая форма прогресса и содержание его составляет объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи. Неограниченный прогресс – факт неоспоримый, но переход к высшей форме движения материи осуществился лишь в одной из ветвей развития живой природы. Все остальные ветви древа жизни рано или поздно получили признаки, закрывающие им эту дорогу.

Ограниченный (групповой) прогресс – возникновение и совершенствование организации, происходящее в процессе эволюции данной крупной группы. Критериями этого прогресса является совершенствование морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего строения. Например, для архегониальных растений – это усиление прикрепления к субстрату, переход ведущей роли к спорофиту, появление сосудов.

Однако, теория Дж. Хаксли, констатируя явление наличия неограниченного и группового прогресса, не позволяет проанализировать его на досоциальном уровне и не объясняет причин ограниченности прогресса всех живых организмов, кроме предков человека.

Гораздо более плодотворным представляется подход А.Н. Северцова (1925), исходившего из дарвиновского положения о том, что повышение организации – частный и необязательный результат эволюции. Преимущества теории А.Н. Северцова в том, что основное внимание обращено не на критерии, а на результаты различных путей эволюции. Теория главных направлений эволюционного процесса в этом случае отвечает на вопрос: какими путями может повышаться приспособленность организмов в ходе филогенеза. Согласно А.Н. Северцову, наиболее общее и очевидное направление эволюции – биологический прогресс – возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Понятие биологического прогресса выражает то же самое, что и понятие прогрессивной эволюции. Поэтому критерии биологического прогресса, предложенные А.Н. Северцовым, относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам. Другим направлением – антитезой биологического прогресса – является биологический регресс, приводящий таксоны к вымиранию.

Биологический прогресс и биологический регресс как главные направления макроэволюции, их критерии и характеристика. *Биологический прогресс* характеризуется процветанием вида и группы в целом. Он является мерилем состояния вида или группы. Это и состояние группы, и, одновременно, ее процесс изменений. Биологический прогресс означает возрастание приспособленности организмов к окружающей среде. Это выражается в увеличении численности, более широком распространении данной группы в пространстве, повышении темпов внутригрупповой дифференцировки (увеличении числа систематических групп, составляющих таксон – видов в роде, родов в семействе и т.д.). Названные показатели являются критериями биологического прогресса.

В состоянии биологического прогресса находятся, например, многие группы грызунов, так как они многочисленны, каждый род содержит много

сравнительно недавно возникших видов, которые широко расселены по всем континентам. Это же можно сказать о воробьиных птицах.

Биологический регресс означает снижение приспособленности организмов. Он характеризуется снижением численности вследствие превышения смертности над размножением, снижением внутривидового разнообразия, сужением и разрушением целостности ареала, который становится мозаичным, подверженностью вследствие малой численности массовой катастрофической элиминации, которая может внезапно оборвать существование такой группы. Биологический регресс есть свидетельство угасания вида или другой таксономической группы. В состоянии биологического регресса в геологической современности среди растений находятся, например, семейство гинкговых, от которого в настоящее время сохранился лишь один вид. Среди животных можно назвать род выхухолей, сохранившийся сейчас только в 2 видах (Пиренеи и Восточная Европа). Биологическая стабилизация означает поддержание приспособленности организмов на известном уровне. Организмы изменяются соответственно изменению окружающей среды. Численность их не возрастает, но и не снижается. Наибольшее значение в эволюции имеет биологический прогресс, так как только те формы, которые идут по пути биологического прогресса, имеют будущее, которое может в дальнейшем привести к более высоким формам жизни. В конкретных филогенезах прогрессивные и регрессивные процессы всегда обнаруживают взаимную связь, а иногда и взаимообусловленность. Даже при наиболее выраженном подъеме организации новые приобретения, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование, связаны с утерей значения ряда прежних черт организации. Так, приобретение позвоночника сделало излишним существование хорды, приобретение волосяного покрова млекопитающими было связано с утратой роговых чешуй и т.п. В некоторых случаях проявляется даже необходимость связи между прогрессивными и регрессивными процессами. Это наблюдается во всех случаях замещения старых органов или признаков более новыми приспособлениями. С другой стороны, и решительное преобладание регрессивных процессов при переходе к более простым условиям существования вовсе не исключает явлений прогресса. Можно сослаться на сидячих животных, у которых общий регресс сопровождается прогрессивным развитием аппаратов для привлечения пищевого материала. Даже у паразитов при исключительной глубине их регресса, происходит прогрессивное развитие средств прикрепления, кожного питания, полового аппарата.

Таким образом, прогресс и регресс органов не исключают, а, наоборот, дополняют друг друга при всех изменениях организмов в течение исторического развития. В общей массе организмов видна такая же взаимосвязь прогресса и регресса. Прогрессивное развитие новых форм жизни идет все время за счет вымирания, то есть биологического регресса устаревших форм. Этот биологический регресс, однако, вовсе не означает общего регресса организации. Наоборот, он может сопровождаться вполне определенным комплексом прогрессивных изменений. Из этого видно, что мы должны точно разграничить понятия морфофизиологического и биологического прогресса.

Таким образом, главными направлениями эволюции, по А.Н. Северцову, являются биологический прогресс и биологический регресс.

Пути достижения биологического прогресса. Биологический прогресс достигается различными путями, то есть на основе различных морфофизиологических изменений, общей и обязательной особенностью которых является их приспособительный характер. А.Н. Северцов выделил 4 типа морфофизиологических преобразований, составляющих основу биологического прогресса.

1) Морфофизиологический прогресс или ароморфоз, то есть приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается.

2) Идиоадаптации – приспособительные изменения, при которых энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается и не понижается. Идиоадаптации можно определить как частные приспособления к конкретным условиям существования, не приводящие к изменению уровня организации.

3) Ценогенезы выработка провизорных (личиных) приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза.

4) Морфофизиологический регресс или общая дегенерация вторичное упрощение организации, происходящее, как правило, при переходе к паразитизму, или к сидячему образу жизни.

Предложенные А.Н. Северцовым способы достижения биологического прогресса по своей сути экологические, хотя сам подход к проблеме явно морфологический.

Рассмотрим более подробно пути достижения биологического прогресса.

Морфофизиологический прогресс или ароморфоз (греч. *aro* - поднимать) – приобретение приспособлений широкого значения, повышение уровня организации в общепринятом смысле этого слова. С экологической точки зрения – это адаптации широкого значения, то есть полезные в самых разнообразных условиях среды (теплокровность, усовершенствование нервной системы и органов чувств, возникновение пыльцевой трубки и т.д.). Выделяют не менее 40 критериев морфофизиологического прогресса, которые можно объединить в 3 группы:

1) системные критерии – выражают степень сложности и интеграции структур и функций. Множественное обеспечение жизненно важных функций – один из показателей ароморфоза;

2) энергетические критерии – характеризуют степень эффективности и экономичности функционирования части или организма в целом. К примеру, более совершенным будет организм, который использует пищу с большей энергетической отдачей;

3) информационный критерий – отражает уровень накопления информации. Это наглядно видно на последовательном увеличении генетической информации по мере прогрессивной эволюции: у первичнохордовых в геноме 6% ДНК от млекопитающих, у бесчерепных – 17%, круглоротых – 38 %, лягушки, черепахи – 80%.

Все критерии прогресса отражают уровень приспособленности каждого вида, который измеряется одним общим показателем – средней выживаемостью, то есть отношением числа родившихся к числу выживших до размножения. У простейших – миллионные доли процента, у птиц - 1/3 потомков.

К ароморфным преобразованием у простейших относятся полимеризация органоидов, перестройка ядерного аппарата (дифференцировка на вегетативные

и генеративные ядра у инфузорий и многих фораминифер) и резкое повышение уровня пloidности ядер у других, переход к диплоидной фазе и др. Типичными ароморфозами являются возникновение многоклеточности, половая дифференцировка, развитие фагоцитобласта у беспозвоночных, появление билатеральной симметрии, расчлененных конечностей, трахейной системы, способности к полету, концентрация ЦНС, переход на легочное дыхание, появление теплокровности и многое другое.

Такие ароморфные морфологические изменения ведут к расширению жизненных условий, связанное с усложнением организации и повышением жизнедеятельности, и группа идет по пути эволюции называемом *арогенезом*. Арогенным путем эволюции следует считать только такие прогрессивные преобразования, которые базируются на ароморфозах, существенно расширяющих эволюционные возможности организмов. Важной особенностью арогенной организации является расширение среды обитания. При этом следует учитывать, что для каждой группы организмов характерны специфические формы арогенезов. Рассмотренные примеры хорошо это иллюстрируют.

Любая крупная таксономическая единица (тип, класс, отряд, подотряд, семейство) характеризуются специфическими арогенезами и практически каждую из этих единиц (особенно крупную) можно рассматривать как результат арогенных преобразований, различных по форме и, частично, по масштабам.

Идиоадаптации – частные приспособления. Это все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации. И.И. Шмальгаузен в зависимости от степени специализации конкретизировал понятие «идиоадаптация» и выделил несколько ее форм: алломорфоз, теломорфоз, гиперморфоз.

Алломорфоз (греч. *allos* – разный) – развитие частных приспособлений, но не связанных с узкой специализацией. При этом арогенные черты организации сохраняются и алломорфозы выражаются в приспособлениях к изменяющейся среде, которые дают организмам известные преимущества в борьбе за существование. Однако эти преимущества носят частный характер, то есть имеют адаптивное значение лишь в относительно ограниченном кругу. Алломорфная организация свойственна, например, большинству видов растений и животных, населяющих Голарктическую область. Алломорфозы обеспечивают быстрое повышение численности, многообразие видового состава, дифференцировку на географические и экологические расы.

Рассмотрим некоторые примеры алломорфозов. Хорошо известно, что скаты произошли от акулообразных хрящевых рыб с нектонным образом жизни, которые затем перешли к жизни на дне. Это повлекло за собой расширение и уплощение тела, изменение способа передвижения (за счет изменившихся грудных плавников, хвостовой плавник редуцировался). Переход к питанию донными моллюсками и ракообразными с твердым панцирем вызвал изменение формы зубов. Снижение активности, подвижности обусловило развитие средств пассивной защиты (покровительственная окраска, крупные чешуи с шипами, хвостовые иглы или даже электрические органы). Рептилии как сухопутные животные возникли в результате арогенных преобразований, но затем у них стали появляться многочисленные алломорфозы. Исходные рептилии передвигались однотипно. Затем от этих форм произошли другие, которые приспособились к бы-

струму бегу, скаканию, лазанию по деревьям и даже летанию, то есть в пределах одного уровня организации происходила адаптивная радиация.

Путь эволюции, основанный на частных, но не слишком узких приспособлениях – алломорфозах принято называть *аллогенезом*. Этот путь эволюции связан с проникновением организмов в какие-либо дифференцированные условия среды. Для аллогенных форм характерен очень широкий диапазон адаптивных филогенетических дифференцировок. И в связи с этим аллогенез можно рассматривать как динамическую форму филогенетических дифференцировок.

Теломорфоз. Это особый тип адаптаций, связанных с приобретением организмами специализированного строения при сужении условий среды. Теломорфозы – это узкоспециализированные алломорфозы, то есть узкие приспособления к частным условиям существования, при которых связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным. Например, миноги и миксины приспособились к своеобразному полупаразитическому питанию. В связи с этим у них появились специальные приспособления (сосательный аппарат, поршеобразный язык и др.).

Из мелких грызунов теломорфными формами являются слепыши, у которых в связи с переходом к подземному образу жизни сформировалось вальковатое тело, редуцировался хвост, заросли глаза, ухо утратило раковину. Однако теломорфозы не всегда сопровождаются редукцией органов.

Путь эволюции, основанный на теломорфозах называется *телогенезом*. Среди рептилий типичными телогенными формами являются хамелеоны, среди птиц – дятлы, среди млекопитающих – ленивцы, муравьеды, панголины. Телогенная организация, приспособленная к определенным специальным условиям поражает своим соответствием условиям жизни. Однако телогенная организация дает ее обладателям определенные преимущества, только пока существуют данные условия. Изменения же их делает обладателя телогенной организации нежизнеспособным и ведет к элиминации его. Виды, эволюировавшие по типу телогенезов, могут существовать очень долго при сохранении определенных условий среды. Но по палеонтологическим данным большинство групп животных, развивающихся по типу телогенеза, вымерло. Правда, специализация – не единственная причина этого.

Гиперморфоз – изменения, сопровождающиеся резким увеличением отдельных органов или самих организмов, или как бы «переразвитие» их. Эта форма адаптациогенеза, называемая еще *гипергенезом*, была характерна для многих позвоночных животных далекого прошлого. Тогда имелось очень много гипергенных форм. Хорошо известны реконструкции гигантских насекомых, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих и, наконец, растений (гигантские папоротники), которые не дожили до наших дней. В наши дни имеется немало гипергенных форм: из растений – секвойя, из животных – киты, слоны, носороги, жирафы).

Гипергенная эволюция протекает как бы в 2 фазы. В первой фазе в пределах данной группы организмов возникают крупные формы. Достижение более крупных размеров относительно выгодно в борьбе за существование. Крупные размеры в среднем повышают сопротивляемость животного против хищников. Неудивительно поэтому, что во многих филогенетических ветвях наблюдается

увеличение размеров (у предков лошади, слонов). В общем это справедливо для класса млекопитающих в целом, так как древнейшие млекопитающие были мелкими, величиной с крысу, животными.

Затем наступает вторая фаза. Она связана с тем, что преимущества гигантизма переходят в свою противоположность. Большим организмам требуется соответственно и много больше пищи, запасы которой ограничены. Увеличение размеров тела – это частный случай специализации телогенеза, и, как всегда в случае телогенеза, даже сравнительно незначительное изменение среды ведет к вымиранию этих форм. В связи с этим, гипергенез не стал распространенным направлением эволюции и является, по-видимому, лишь частным случаем довольно быстрых эволюционных преобразований в связи со своеобразными условиями борьбы за существование.

Морфофизиологический регресс, или общая дегенерация. И.И. Шмальгаузен выделил 2 основные формы морфофизиологического регресса: катаморфоз и гипоморфоз.

Катаморфоз – преобразования, связанные с более простым соотношением со средой, более или менее общим недоразвитием, упрощением строения и дегенерацией, то есть крайней специализации. Она обычно сопровождается редукцией части органов и систем. Примерами такого пути эволюции, который называется *катагенезом*, являются все случаи преобразований организмов при переходе от более активной жизни к менее активной, от активного питания к пассивному, к сидячему образу жизни, к паразитическому существованию. Пока личинка асцидии ведет свободный образ жизни, у нее сохраняется и хорда, и нервная трубка. У взрослых асцидий, ведущих сидячий образ жизни организация становится упрощенной, катагенной.

Гипоморфоз (частная форма катаморфоза) – недоразвитие организма вследствие сохранения тех соотношений со средой, которые характерны для личинки или молодого организма. Такое направление эволюции, именуемое *гипогенезом*, определяется тем, что при изменяющихся условиях среды, личиночный период развития оказывается более адаптивным по сравнению со взрослым состоянием. Хорошим примером гипогенеза является *неотения* у обыкновенного аксолотля, у которого личинки становятся половозрелыми. При гипогенезе обычно наблюдается недоразвитие тех признаков, которые развиваются на поздних этапах онтогенеза, то есть наиболее специальные. Поэтому у гипогенетических форм полностью исчезают признаки взрослых предков, по которым можно было бы судить о происхождении этих форм. Спорным является вопрос, возможно ли для этих групп прогрессивное развитие. Известные факты пока не подтверждают такой возможности. Существует мнение, что деграция еще никогда не выводила организмы на путь морфофизиологического прогресса.

Закономерности соотношений между арогенезом и другими путями эволюции. Конкретные пути эволюционного процесса в течение долгих геологических периодов могут быть весьма различными, но при ближайшем анализе этих путей можно вскрыть известные закономерности в их течении и в их смене. Мы уже отметили, что один из наиболее типичных путей эволюции – арогенез – характеризуется приобретением адаптаций широкого значения, в результате которого повышается уровень организации. Организмы размножаются и расселя-

ются, то есть идет быстрая эволюция по пути приобретения новых широких адаптаций и дальнейшее повышение организации. Это повышение организации приводит к дальнейшему снижению истребляемости, то есть достигается успех в борьбе за существование. Арогенез ведет к биологическому прогрессу. Прогрессирующая форма увеличивает свою численность и расселяется все шире в различных местообитаниях. Широкое расселение ставит организмы в различные местные условия борьбы за существование, и это обуславливает быстрое расхождение признаков и дифференциацию на отдельные формы. Местные условия вызывают к жизни и появление частных приспособлений к этим условиям. Следовательно, на основе одних и тех же арогенезов могут возникать различный «надстройки», то есть приспособления к частным условиям, иначе говоря – алломорфозы. Таким образом, арогенез процветающей формы вполне закономерно сменяется аллогенезом.

С увеличением численности организмы, однако, рано или поздно сталкиваются с ограниченностью средств к жизни и вступают на путь косвенной борьбы, то есть активной конкуренции с себе подобными. Это ускоряет дифференциацию и дальнейшее расхождение признаков. Расхождение признаков означает временное снятие остроты внутривидовой конкуренции, что опять ведет к увеличению численности и новому обострению конкуренции. Этот процесс последовательной дифференциации имеет, однако, свой предел, диктуемой малой численностью и, следовательно, малой пластичностью мелких систематических группировок. При достижении максимально возможной дифференцировки и максимальной плотности населения, обострения индивидуальной конкуренции с ее косвенной элиминацией ведет процесс эволюции во все более ограниченное русло. Организмы, приспособленные к известной частной среде, могут при условии острой пищевой конкуренции идти лишь по пути дальнейшей специализации. Отсюда все большая специализация, сокращение плодовитости, продление жизни, возрастание величины яиц, молоди, взрослого организма. Эволюция идет по пути телогенеза, то есть узкоспециализированного аллогенеза, и приводит к утере пластичности, то есть к снижению темпов дальнейшей эволюции. Специализированный организм может стабилизироваться и существовать затем неограниченно долго при относительно постоянных условиях существования. Всякое же быстрое изменение этих условий оказывается для организма губительным. Таким образом, аллогенез вполне закономерно переходит в телогенез.

Эта типичная смена направлений эволюционного процесса от арогенеза к аллогенезу и затем телогенезу характерна для всех групп и получила название закона А.Н. Северцова.

Однако эта типичная смена не есть единственным и неизбежным путем эволюции в целом. Эволюция тех организмов, которые всегда остаются в условиях довольно острой борьбы за существование с климатическими факторами и прямыми врагами и не вступают на путь слишком интенсивной конкуренции с себе подобными, может неограниченно долго продолжаться по пути аллогенеза, причем такой организм непрерывно переходит из одной среды в другую (не в смысле обязательной миграции, но в смысле изменений самого организма и его взаимоотношений со средой).

При неизбежной элиминации и отборе на плодовитость и раннее созревание организмы могут повернуть и на путь катагенеза, а при явлениях недоразвития и на путь гипогенеза, то есть пути эволюции связаны с проникновением организма в более простую среду обитания и резким упрощением строения и образа жизни. Это на схеме А.Н. Северцова показано нижней площадкой.

Всякое новое приобретение, дающее организму известное преимущество общего значения, позволяющее ему расширить свое местообитание и перенести сферу своей деятельности на новые места, может послужить началом периода интенсивной прогрессивной эволюции, то есть арогенеза. Однако ослабление прямого истребления, связанное с увеличением численности и возникновением внутривидовой конкуренции, не только ведет к прогрессивной дифференциации, но при известной остроте этой конкуренции таит в себе опасности чрезмерной специализации и утери пластичности — то есть, теломорфозу, гиперморфозу. Поэтому процветание известной формы в геологическом прошлом нередко приводило к скорому ее вымиранию.

Если сравнивать частоту возникновения арогенезов и аллогенезов, то становится ясно, что арогенезы характерны для возникновения крупных групп организмов — типов, классов, отдельных отрядов, очень редко семейств, то есть арогенезы возникают значительно реже, чем аллогенезы, определяющие появление отдельных видов, родов.

Вымирание и тупики эволюции. Биологический регресс — явление, противоположное биологическому прогрессу — ведет к снижению численности, сужению ареала, постепенному или быстрому уменьшению видового многообразия групп, вследствие вымирания.

Подсчеты палеонтологов показывают, что виды, существующие в настоящее время, составляют лишь ничтожную часть (около 2—5 %) из общего числа видов, образовавшихся на Земле в ходе эволюции: подавляющая часть существовавших видов вымерла. Следовательно, *вымирание — столь же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов.*

Иногда процесс вымирания рассматривается как исторически неизбежный процесс «старения вида» (Ш. Депере). Согласно этой точке зрения каждая филогенетическая ветвь проходит стадии юности, зрелости, старости. Дойдя в силу внутренней необходимости до крайней степени специализации в фазу старости таксон, якобы, должен неизбежно погибнуть, не оставив потомства. Методологическая ошибка подобного рассуждения состоит в том, что филогенетические события оцениваются с позиций изменений, характерных для совершенно другого уровня организации жизни (онтогенетического), а также в том, что вымирание оказывается не результатом исторического развития, а «старения» вида. Против такой финалистской концепции свидетельствуют факты существования достаточно многочисленных персистентных форм (филогенетических реликтов), равно как и факты крайне быстрого вымирания некоторых видов.

Известно, что массовые вымирания бывали в истории Земли неоднократно. Однако в геологическом прошлом даже самые массовые и катастрофические вымирания были, во-первых, одновременными по всей биосфере, а во-вторых, были растянуты на миллионы лет. В результате освоения человеком биосферы в небывалых прежде масштабах (только около 30 % территории планеты сейчас

остается мало преобразованной деятельностью человека) темпы антропогенного давления на природу превосходят все известные аналогичные процессы в прошлом. Сейчас ежедневно в мире исчезает по одному виду животных и еженедельно — по одному виду растений. По обоснованным прогнозам один вид животных скоро будет исчезать ежечасно. Данные истории развития органического мира на Земле показывают, что, как правило, быстрее вымирают более специализированные формы, такие формы скорее погибают при резком изменении среды обитания. Напротив, неспециализированные формы имеют тенденцию существовать (часто и обычно в незначительных количествах) на протяжении более длительных периодов. Можно сказать, что к вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции группы и темпами изменения среды. При освоении достаточно широкой среды темпы эволюции группы могут быть низкими, но не приведут к вымиранию. Напротив, при «узкой среде» даже высокие темпы эволюции оказываются обычно недостаточными, чтобы «поспеть» за резкими изменениями среды. Оценивая значение вымирания в эволюции, нельзя упускать из виду то обстоятельство, что вымирание одних групп часто служит условием возникновения и распространения новых групп организмов, увеличения многообразия жизни на Земле.

Лекция 21. Соотношение индивидуального и исторического развития организмов.

В процессе эволюции изменяется весь организм в целом, то есть все его части и все стадии его развития. Изменяются и факторы индивидуального развития, и специфика формообразовательных реакций. В историческом развитии организма, то есть в филогенезе, перестраивается, следовательно, и его индивидуальное развитие (онтогенез). Их изменения взаимосвязаны и взаимообусловлены. В связи с этим весьма важно проследить за развитием взглядов на эти взаимосвязи. Но, прежде всего, необходимо уточнить понятия онтогенеза и филогенеза.

Онтогенез – *развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла* (до смерти или прекращения существования в прежнем качестве). Онтогенез – один из основных феноменов жизни на нашей планете. Онтогенез – процесс развертывания, реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках. Без возникновения онтогенеза эволюция жизни была бы невысказима, или она остановилась бы на стадии «примитивной бессмертной слизи», однородного сгустка. Онтогенез существует как у многоклеточных, так и у одноклеточных, хотя это некоторыми учеными отвергается. Например, онтогенезом у *Protozoa* следует считать весь цикл от одного полового размножения до другого, так как у многих простейших между двумя конъюгациями могут проходить десятки и сотни циклов бесполого размножения.

В целом в понятии онтогенеза наиболее общую и правильную точку зрения выдвинул голландский эмбриолог П. Шмит (1962). Процесс онтогенеза представляет собой реализацию генетической информации, которая записана линейно и считывается последовательно, на что требуется время. Время, за ко-

торое считывается и реализуется генетическая информация и есть индивидуальное развитие – онтогенез. П. Шмит предложил принимать в качестве онтогенеза отрезок времени между двумя сравниваемыми стадиями развития, например, между зиготой и зиготой, между взрослым организмом и взрослым организмом. В рамках этих представлений вполне оправдано сравнение между бесполом размножением *Protozoa* и митозами соматических клеток *Metazoa*.

При рассмотрении в качестве онтогенеза всего жизненного цикла выясняется, что он состоит из ряда более или менее четко отграниченных друг от друга этапов (эмбриональный период, постэмбриональное развитие, взрослый организм и т.д.).

Филогенез – *цепь или поток генетически связанных между собой онтогенезов* – циклов индивидуального развития особей. Поэтому филогенез немыслим без изменения отдельных особей в онтогенезе. Онтогенез не только результат филогенеза, но и его необходимая предпосылка.

Все это и определяет исключительную важность изучения проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза для понимания эволюционного развития.

Способ реконструкции филогенеза – метод тройного параллелизма – сопоставление данных морфологии, эмбриологии и палеонтологии. Например, данные эмбриологии показывают, что у зародыша лошади закладываются три пальца. Если мы сравним ногу лошади, тапира и носорога, то станет ясным, что единственный, одетый в копыто палец лошади гомологичен третьему пальцу других непарнокопытных. Палеонтологические данные также говорят, что предок лошади был многопалым. В наше время число биологических дисциплин, данные которых привлекаются для метода параллелизма, значительно увеличилось (биохимия, молекулярная биология, палеобиохимия, палеоцитология, физиология, биогеография, паразитология, систематика и др.). В результате этого в общей филогенетике вскрыто несколько важных закономерностей.

Учение о параллелизме и биогенетический закон Геккеля. Еще в 18 веке наряду с представлениями о «лестнице существ» производилось иногда сопоставление между последовательными стадиями зародышевого развития и степенями усложнения животного мира, то есть применялось учение о параллелизме, которое в наиболее ясной форме впервые было изложено Кильмейером. Сравнение стадий развития зародыша высшего животного, со степенями усложнения организации, ведущим от низших животных к высшим, проводилось затем многими авторами первой половины 19 столетия, например, известным немецким зоологом – анатомом Меккелем, который посвятил этому вопросу специальные исследования.

Не будучи эволюционистом, Бэр отвергал учение о параллелизме, в частности особенно возражал против возможности сравнивать зародыши высших животных со взрослыми низшими. В то же время Бэр замечает некоторую связь между последовательностью в развитии признаков у зародыша и их систематическим значением. Отмечает он также сходство между зародышами, относящимися к одному типу животного царства. Сравнивая эмбриональное развитие многих позвоночных, Бэр дает безупречную формулировку некоторых закономерностей, не потерявших своего значения и в настоящее время:

1) Эмбрионы обнаруживают уже начиная с самых ранних стадий известное общее сходство в пределах типа (закон зародышевого сходства);

2) Эмбрионы последовательно переходят в своем развитии от общих признаков типа ко все более специальным признакам. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, развитие завершается появлением характерных особенностей данной особи;

3) Эмбрионы различных представителей одного типа в своем развитии все более обособляются друг от друга (закон эмбриональной дивергенции).

Но у Бэра и для Бэра эти обобщения не более, чем эмпирические правила, так как вне эволюционной теории они не имеют разумного объяснения.

Ч. Дарвин на основании литературных данных и собственных наблюдений, а также данных сельскохозяйственной практики пришел к следующим представлениям об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Он устанавливает, что организмы, произошедшие от одной естественной группы, характеризуются общностью зародышевого строения и сходством развития (воспроизводят признаки предков). Это обстоятельство указывает на общность происхождения данных форм. Индивидуальное развитие (онтогенез) не есть, однако, простое воспроизведение черт общего прародителя. Черты эти «затемнены», так как у зародышей на определенных стадиях появляются новые черты организации, которые носят, по Дарвину, двойкий характер. Во-первых, это такие изменения, которые влияют на состояние взрослых форм. Во-вторых, это группа изменений, возникающих только как зародышевые приспособления и исчезающих с наступлением взрослого состояния.

Отсюда вытекает, что в онтогенезе не только воспроизводятся признаки предков, но закладываются также новые особенности, которые могут быть использованы для создания новых направлений отбора, то есть новых направлений эволюции. Таким образом, сначала зародыши бывают сходны, а позднее они расходятся в своих признаках, то есть возникает, как теперь принято говорить, онтогенетическая дивергенция.

Идеи Ч. Дарвина были частично развиты в исследованиях Ф. Мюллера, который в своей работе «За Дарвина» (1864) на основании изучения онтогенеза ракообразных пришел к следующим выводам. Потомство, по Мюллеру, может развиваться двумя способами: 1) либо оно уклоняется от развития предков путем возникновения новых черт организации на средних стадиях развития; 2) либо происходит путем прибавления новых особенностей в конце эмбрионального развития. Эти положения показывают, что если онтогенез несет на себе печать филогенеза (то есть, обусловлен им), то в онтогенезе закладываются новые направления филогенеза. Конечно, это происходит под творческим контролем естественного отбора.

Идеи Ч. Дарвина и Ф. Мюллера, очень верные в своей основе, не получили, однако, дальнейшего широкого развития. Это объясняется тем, что проблема соотношений между онтогенезом и филогенезом оказалась в сфере внимания другого исследователя – энергичного и талантливого популяризатора Э. Геккеля (1834 – 1919). Геккель увлекался построением «филогенетических деревьев», на которых графически изображал родословную животного и растительного мира.

Биогенетический закон Геккеля. Э Геккель исходил из изучения онтогенеза, в котором по его мнению, воспроизведена в виде краткого повторения история развития предков. В 1966 г. Геккель дал блестящую, но слишком ограниченную формулировку так называемого «основного биогенетического закона»: «Онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания)». Если это так, то в онтогенетическом развитии можно, как на ладони, прочесть и воссоздать последовательную историю развития предков. Позднее Геккель под напором фактов вынужден был изменить первоначальную формулировку биогенетического закона, так как оказалось, что у зародыша в ходе его индивидуального развития возникают признаки двух категорий. Одни из них повторяют состояние предков. Геккель назвал их *палингенезами*. Представления Геккеля о палингенезах в значительной степени были основаны на работах замечательного русского эмбриолога А.О. Ковалевского (1840 – 1901) по развитию асцидий. А.О. Ковалевский показал (1866), что личинки асцидий имеют все три руководящие признаки хордовых – хорду, нервную трубку и жаберные щели в стенках глотки. Затем, когда личинка прикрепляется головным концом к субстрату и превращается во взрослую асцидию. Хорда и нервная трубка рассасываются. Следовательно, у личинок действительно повторяются, или как выражается Геккель, рекапитулируют (от лат. *capitulum* – глава) признаки предков, свободно плавающих в воде. Исследования А.О. Ковалевского показали, что оболочники должны рассматриваться как хордовые животные. Ясно, что в данном случае изучение палингенезов (хорда, нервная трубка, жаберные щели) личинок асцидии вскрывает происхождение оболочников.

И.И. Мечников, изучая происхождение многоклеточных и разрабатывая фагоцитарную теорию тоже показал один из палингенезов – внутриклеточное пищеварение: у ряда беспозвоночных в личиночном и даже во взрослом состоянии пищеварительные функции выполняются клетками паренхимы, захватывающих частицы пищи, подобно амебам. Это увлекло Геккеля и было распространено на онтогенез вообще. Позднее примеры палингенезов, или рекапитуляций признаков предков, были описаны и для растений (например, образование первых листьев сопровождается у папоротникообразных типичным дихотомическим их ветвлением или дихотомическим ветвлением жилок (рис. 21.1), подобно тому, как это было характерно для тела псилофитов и для листьев палеозойских папоротников во взрослом состоянии.

Вторая категория признаков – не повторяющие состояние предков. Они являются новообразованиями, имеющими значение приспособлений к зародышевому состоянию. Поэтому такие признаки, как правило, наблюдаются только в зародышевом состоянии и не отражаются на строении взрослых организмов (зуб зародыша крокодила предназначен для разрезания оболочки яйца и в постэмбриональном состоянии не сохраняется (то же у птиц, жаберы у личинок стрекозы и др.). Такие признаки Геккель назвал *ценогенезами*.

Геккель вводит еще две группы изменений. Он указывает, что у зародышей возникают также особые изменения, которые выражены либо в том, что происходят *гетеротопии* – смещение органов по методу и месту их закладки, либо *гетерохронии*, то есть изменения во времени их закладки. Примером гете-

ротопии является то, что сердце птиц и млекопитающих смещено далеко в грудную полость по сравнению с его положением у нижестоящих форм (в особенности у рыб и амфибий). Пример гетерохронии – закладка головного мозга у млекопитающих возникает раньше, чем у рептилий. Однако для Геккеля это лишь исключения из правила, которые, как известно, правила лишь подтверждают.

Работы Геккеля, приведшие к созданию основного биогенетического закона, явились важным шагом в изучении отношений между онтогенезом и филогенезом и оказали влияние на все последующее развитие эволюционной морфологии. Однако в теории Геккеля было ряд крупных упущений.

По мере дальнейшего хода исследований оказывалось все труднее укладывать накапливающиеся факты в пределы слишком узко сформулированной теории. Уточнение конкретного хода исторического развития оказалось невозможным, если оставаться на позициях геккелевских представлений. Необходимо было вернуться на правильные методологические позиции Дарвина и Мюллера в этом вопросе.

В геккелевской формулировке биогенетического закона не развита мысль Дарвина о том, что онтогенез не только повторяет состояние предков, но в то же время является источником новых направлений филогенеза. Поэтому нельзя говорить: закон Мюллера – Геккеля. Между ними – пропасть. У Мюллера первичные изменения онтогенеза, у Геккеля – первичен филогенез.

Таким образом, в геккелевской формулировке биогенетический закон односторонен. В нем подчеркивается влияние филогенеза на онтогенез и оставляется в тени обратное влияние онтогенеза на филогенез. Не спасает положение и геккелевские представления о ценогенезах, гетеротопиях и гетерохрониях, так как подобными явлениями процессы развития не ограничиваются. Например, сердце млекопитающих не только смещено назад, в грудную полость, но характеризуется и иными чертами морфологической организации. Это значит, что дело не только в гетеротопии или гетерохронии, а в возникновении ряда новых особенностей, среди которых те и другие составляют только одну из сторон новых черт организации.

Отсюда ясно, что биогенетический закон Геккеля ограничен, односторонен. В нем совершенно не подчеркнута, а, наоборот, затушевана важнейшая сторона взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом, что онтогенез есть источник новых направлений филогенеза. Таков один очень крупный недостаток основного «биогенетического закона» Э. Геккеля.

Вторым крупным недостатком этого «закона» является его ярко выраженная механистичность, которая может быть пояснена на таком примере. Предположим, что какой-то орган зародыша проходит стадии онтогенеза, которые мы обозначим буквами *a*, *b*, *v*, *z*, *d*, *E*, где маленькими буквами условно обозначены последовательные эмбриональные стадии, а большая буква *E* – «конечное» взрослое состояние. Э. Геккель считал, что во взрослом состоянии организмы под влиянием среды приобретают новые признаки, которые становятся наследственными. Закрепляясь, они входят затем в онтогенез в качестве надставок дополнительных стадий к прежним стадиям онтогенеза. В буквенном выражении это выглядит так:

Предок	<i>a, б, в, г, д, E</i>
Последовательные потомки	<i>a, б, в, г, д, E, Ж</i>
	<i>a, б, в, г, д, e, Ж</i>
	<i>a, б, в, г, д, e, Ж, З</i>
	<i>a, б, в, г, д, e, ж, З и т.д.</i>

То есть, получается по Э. Геккелю, что онтогенез есть только механический результат простого суммирования последовательных «надставок». Такой взгляд не выдерживает критики.

Дальше Э. Геккель считал, что повторение признаков возникает под влиянием особой «консервативной» наследственности, которая обеспечивает повторение признаков (палингенезы), повторяющих состояние предков. Например, у зародыша млекопитающего в стенках глотки образуются жаберные карманы. По Э. Геккелю, наследственны сами жаберные карманы, как признак. Это обеспечено «консервативной наследственностью. Она и есть «механическая» причина возникновения жаберных карманов. Значит, у млекопитающего в силу «консервативной» наследственности сохранились наследственные качества «рыбьего предка. Это явный механоламаркизм вообще свойственный Э. Геккелю, согласно которому активное приспособление, как взрослого животного, так и эмбриона к меняющейся среде и прогрессивная наследственность, то есть унаследование результатов индивидуального приспособления является основой эволюционного процесса.

Если же взглянуть на проблему палингенезов с дарвинистской точки зрения? Почему в действительности у зародыша млекопитающего упорно сохраняются жаберные карманы в стенках глотки? Прежде всего, надо подчеркнуть, что жаберные карманы связаны в своем возникновении с соответствующим опорным хрящевым скелетом, а именно с гиодной дугой и жаберными дужками. Известно, что у наземных позвоночных гиодная дуга и жаберные дужки подвергаются сложным преобразованиям. Например, у млекопитающих за счет верхнего отдела гиодной дуги (гиомандибуляре) развивается одна из трех слуховых косточек – стремечко. Молоточек образуется за счет заднего отдела меккелевого хряща, а наковальня – за счет зачатка квадратной кости. Из нижнего отдела гиодной дуги (гиоида) образуются рожки подъязычной кости. Наконец, жаберные дужки служат материалом для образования гортанных хрящей. Все перечисленные элементы жизненно необходимы для любого млекопитающего. Значит возникновение элементов жаберного аппарата у млекопитающего есть жизненно необходимое образование, так как именно за счет этого аппарата возникают подъязычная кость и слуховые косточки. Отсюда понятно, что упорное появление элементов жаберного аппарата у зародышей есть прямое следствие естественного отбора. Все организмы, у которых возникают изменения, нарушающие строение жаберного аппарата, сложившегося как таковой в геологическом прошлом, подвергаются элиминации. Таким образом, повторение состояния предков (палингенезы) у зародышей – это факт. Но объясняется он не ошибочной механической теорией Э. Геккеля, а только дарвинизмом. Жаберные карманы млекопитающего воспроизводятся не потому, что признаки наследственны, не потому, что якобы существует какая-то абстрактная консервативная наследственность, а только потому, что естественный отбор сохраняет жизненно важ-

ные корреляции, обеспечивающие соответственно жизненно необходимые органы. Такова истинная причина палингенозов.

Если палингенозы Э. Геккель рассматривал, как свидетельство истории, то на ценогенезы он смотрел, как на искажения истории. В действительности ценогенезы также должны рассматриваться как исторически обусловленные изменения – эмбриоадаптации. Они отображают приспособительную эволюцию самого онтогенеза. Нельзя резко противопоставлять ценогенезы палингенозам, так как они включаются друг в друга. У растений вообще, как правило, палингенозы и ценогенезы различаются нечетко.

Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Теория филэмбриогенозов. Таким образом, известный ламаркизм Геккеля существенно ограничивает правильные методологические позиции Дарвина и Мюллера в вопросе о взаимоотношениях онтогенеза и филогенеза. Усилием ряда ученых, прежде всего Г. де Бэра и особенно А. Н Северцова проблема соотношения между онтогенезом и филогенезом поставлена на новые, современные рельсы. Прежде всего, стало ясно, что все стадии индивидуального развития имеют адаптивное значение. Это положение распространяется и на палингенозы. Если они сами не имеют непосредственного адаптивного значения, то все же обеспечивают адаптивное строение взрослого организма.

Сейчас выработана следующая классификация онтогенетических явлений:

1) палингенозы – признаки повторения организации предков. И.И. предположил под палингенозами понимать только зародышевое сходство животных одного типа, а для процессов индивидуального развития, рассматриваемых как повторение завершенных состояний предков (геккелевские палингенозы) термин рекапитуляция;

2) ценогенезы – эмбриональные приспособления, или эмбриоадаптации;

3) гетеротопии – смещение органов по месту закладки;

4) гетерохронии – смещение органов по времени закладки органов;

5) филэмбриогенозы – новообразования (изменения у зародышей), которые являются материалом для новых направлений эволюционного процесса.

Так как любое индивидуальное отклонение коренится в процессах онтогенетического развития, то естественный отбор таких отклонений, лежащий в основе эволюции органических форм, неизбежно ведет к перестройке онтогенеза. Вслед А.Н. Северцовым различают следующие типы филэмбриогенозов:

1) *Архаллаксисты* (*arch* - начало, *allaxis* - обмен). Под ними понимают изменения, возникающие на ранних стадиях развития, то есть изменения самих зачатков. Архаллаксисты выражаются в изменении времени закладки органов, то есть включают в себя гетерохронию, в изменении его начальной массы или положения, то есть включают также гетеротопию. Некоторые признаки организации только и могут быть изменены путем архаллаксистов. Это, например, такие признаки, как число метамеров, позвонков тела, лучей плавников, число зубов. Эти признаки меняются лишь в результате изменения числа зачатков, на которые расчленяются соответствующий материал зародыша (осевая мезодерма, мезенхима плавника, зубная пластинка. Путем архаллаксиста в эволюции могут возникать новые органы. Конкретным примером архаллаксиста может служить перемещение брюшных плавников вперед, под грудные плавники у некоторых

костистых рыб. Перемещение их от анального отверстия вперед, под голову, исторически происходило посредством перемещения уже самых ранних закладок.

В случае эволюции путем изменения зачатков (архаллаксис) удлинения морфогенеза не происходит, онтогенез меняется с первых его стадий. Даже простое зародышевое сходство не просматривается. Эмбрионы потомков отличаются от эмбрионов их предков почти в той же мере, как взрослые организмы друг от друга. Схематически это выглядит так:

$$\begin{array}{l} a, b, c, d, E \\ a^1, b^1, c^1, d^1, E^1 \quad \downarrow \text{филогенез} \\ a^2, b^2, c^2, d^2, E^2 \\ a^3, b^3, c^3, d^3, E^3 \\ \text{онтогенез} \rightarrow \end{array}$$

2) *Девииации* – изменения на средних стадиях развития, то есть отклонения в ходе формообразования. Девииациями являются изменения в интенсивности роста отдельных частей (скелета, мышц, нервных центров). Девииация ведет не к дальнейшему развитию, а к перестройке органа уже существующего у предков. При девииации, охватывающей средние стадии, удлинение морфогенеза не происходит. Онтогенез изменяется в процессе эволюции, начиная с некоторых средних стадий развития. Сохраняется сходство ранних стадий зародышевого развития у потомков по сравнению с их предками, то есть имеется зародышевое сходство, но явной рекапитуляции предковых состояний при этом не наблюдается:

$$\begin{array}{l} a, b, c, d, E \\ a, b, c^1, d^1, E^1 \quad \downarrow \text{филогенез} \\ a, b, c^2, d^2, E^2 \\ a, b, c^3, d^3, E^3 \\ \text{онтогенез} \rightarrow \end{array}$$

В качестве примера девииации можно указать на развитие органа обоняния у морской щуки, у которой в обонятельной ямке в отличие от других костистых рыб образуется лишь одна обонятельная складка, а другие складки не развиваются вообще. В результате оказывается измененным строение всего органа. Примером девииации является также развитие чешуи у акул и рептилий (рис. 21.2). У акул, как и у рептилий сначала возникают утолщения эпидермиса, под которыми скапливаются соединительно-тканые клетки кориума. Эти закладки растут и потом приобретают форму чешуи с окостенением, а у рептилий – с ороговением.

В растительном мире путем девииации шло образование клубней и луковиц из почки. При сильном разрастании осевой части почки и недоразвитии зачатков листа формируется клубень, а при недоразвитии осевой части и развитии листьев образуется луковица.

3) *Анаболии* – изменения, возникающие на поздних стадиях развития. Это надставки, то есть изменения конечных стадий формообразования, после которых следует лишь рост данной структуры. Это весьма распространенный способ изменения онтогенеза в процессе эволюции организмов. Уже законченный в общем формообразовательный процесс дополняется дальнейшими дифференци-

ровками, приводящими к новому, обычно более сложному его завершению. При анаболии сохраняется не только зародышевое сходство между родственными организмами, но и повторяются признаки предков, то есть осуществляется типичная рекапитуляция, то, что Геккель называл палингенезами:

a, b, c, d, E
a, b, c, d, e, F ↓ филогенез
a, b, c, d, e, f, G
a, b, c, d, e, f, g, H
онтогенез →

Путем анаболии возникают крыловидные выросты у семян, четырехкамерное сердце у птиц и млекопитающих и др. Это свидетельствует о том, что путем анаболии может повышаться организация.

Таким образом, в основе явлений рекапитуляции, то есть закономерностей, охватываемых только онтогенетическим законом, лежит эволюция, определяемая только изменением конечных стадий формообразования (то есть осуществляемая путем анаболии). Что же касается зародышевого сходства, то оно обуславливается относительно стойким наследованием некоторой общей основы эмбрионального развития, поддерживаемым как при анаболии, так отчасти и при девиации. Явления зародышевого сходства основаны на более легкой изменчивости поздних стадий развития по сравнению с ранними. Зародышевое сходство двух или большего числа организмов служит явным свидетельством общности их происхождения. Обычно не проводят четких различий между зародышевым сходством и рекапитуляциями. Между тем явления рекапитуляции гораздо сложнее. В них проявляется не просто сходство между эмбриональными формами и процессами развития различных животных, а последовательность явлений онтогенеза, отражающая историческую последовательность преобразования форм, или по меньшей мере повторение в онтогенезе процессов развития известных признаков организации, характерных для более или менее далеких предков и утраченных в процессе эволюции взрослого организма. Если зародышевое сходство характерно для ранних стадий развития, то рекапитуляция, наоборот, проявляется на поздних стадиях с гораздо большей полнотой, чем на ранних стадиях. Зародышевое сходство двух организмов указывает лишь на общность их происхождения, в то время, как рекапитуляции дают указания на прохождение известных исторических этапов более или менее далекими предками данного организма.

Таким образом, онтогенез обусловлен филогенезом, вследствие чего он несет в себе палингенетические признаки. Однако последние всегда связаны с различными новообразованиями, в том числе и с ценогенезами, отображающими эволюцию зародышевых приспособлений. Палингенетические признаки также связаны с гетеротопиями и гетерохрониями и различными филэмбриогенезами. Последние показывают, что в онтогенезе закладываются новые направления филогенеза. Онтогенез не только результат филогенеза, но и его основа. Онтогенез не только удлиняется путем прибавления стадий. Он весь перестраивается в процессе эволюции; он имеет свою историю, закономерно связанную с историей взрослого организма и частично ее определяющей.

Поэтому, неверно, вслед за Геккелем считать филогенез причиной онтогенеза. Любое наследственное уклонение, чтобы пройти отбор, должно проявиться в фенотипе, что возможно только через изменение формообразования.

Однако также неверно считать онтогенез причиной филогенеза, как это делали А.Н. Северцов, Г. де Бэр. Любая эволюционная перестройка меняет именно онтогенез. Следовательно, вообще неправомерно при обсуждении связи индивидуального и исторического развития выяснять вопрос первичности того или иного из этих явлений. Можно говорить лишь о закономерностях эволюционной перестройки онтогенеза. Онтогенез и филогенез взаимообусловлены.

Пути и закономерности эволюции онтогенеза. Как видно из рассмотрения теории филэмбриогенеза, онтогенез не остается неизменным, а подлежит различным изменениям. Иначе говоря, процесс онтогенеза по своему содержанию неравноценен у разных представителей микроорганизмов, грибов, растений и животных. У микроорганизмов онтогенез осуществляется в рамках одной клетки и продолжается от деления материнской клетки до деления дочерней клетки. С переходом к многоклеточности онтогенез *усложняется по форме и удлиняется во времени*. Однако, в процессе эволюции онтогенеза наблюдаются также случаи *упрощения* развития. В ходе эволюции у растений и животных возникают сложные циклы развития, каждая фаза которых приспособлена к определенным условиям среды. С упрощением жизненного цикла качественно меняется весь процесс онтогенетического развития. Одним из последствий упрощения жизненного цикла является переход от гаплоидной фазы развития к диплоидной и от развития с метаморфозом (например, у амфибий) к прямому развитию (у высших позвоночных). Переход от метаморфоза к прямому развитию – один из важнейших итогов последних этапов эволюции жизни на Земле.

Подытоживая сведения об онтогенезе, можно заметить, что в процессе эволюции органического мира возникают все более сложные онтогенетические дифференцировки, упрощаются жизненные циклы и осуществляется переход к прямому развитию и к прогрессивному обособлению индивидуума как целого (*рационализация онтогенеза*). При этом в эволюции онтогенеза проявляются следующие основные тенденции:

1) В ходе эволюции наблюдается *интеграция организма* – установление все более тесных динамических связей между его структурами. Особь в онтогенезе не мозаика частей и органов, а специфически реагирующее целое, что осуществляется благодаря наличию корреляций и координаций;

2) *Эмбрионизация онтогенеза* – это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению части стадий развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек. Эмбриональное развитие – не изначальное свойство живого, а результат эволюции. Эмбрионизация при этом отражает тенденцию развития все усложняющегося зародыша в более защищенной и постоянной внутренней среде. В приспособительном значении эмбрионизации можно убедиться на примере эволюции разных типов эмбрионального развития у животных: свободно-личиночного, неличиночного и вторично личиночного. Первичным в эволюции является свободно-личиночный тип развития, характерный для животных, откладывающих мелкие яйца с небольшим запасом желтка (кишечнополостные, губки, полихеты, ракообразные, пре-

сноводные костистые рыбы, амфибии). Личинки у этих животных свободные и могут существовать самостоятельно.

При переходе к образованию крупных яиц, содержащих больше желтка личиночный тип развития сменяется неличиночным (головоногие моллюски, свободно живущие морские черви, акулы, миксины, некоторые земноводные, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие). При неличиночном развитии зародыши долгое время находятся под защитой яйцевых оболочек, потребляя запасы пищи из яйца. В приспособлении позвоночных к наземным условиям существования переход к неличиночному развитию имел большое значение. У рептилий и птиц по сравнению с амфибиями эмбрионизация онтогенеза усиливается и приводит к освобождению начальных стадий развития от водной среды путем создания необходимых условий для развития зародыша в яйце. Запасы пищи увеличиваются, формируются зародышевые оболочки (амнион, аллантаис, сероза).

В условиях, когда зародыш развивается в теле особи другого вида (паразитизм) или в теле матери, вновь происходит переход от неличиночного типа развития к вторично-личиночному (немертины, пиявки, дождевые черви, жуки, муравьи, скорпионы, сальпы, сумчатые и плацентарные млекопитающие). Вторично-личиночный тип по биологическим возможностям отличается от первично-личиночного большей приспособленностью и упразднением сложных процессов метаморфоза;

3) *Автономизация онтогенеза* – главное направление эволюции онтогенеза – означает процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной устойчивости развития. Автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними. Механизм индивидуального развития, зависимый от минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к разворачиванию формообразования, называется авторегуляторным механизмом развития.

В целом, по И.И. Шмальгаузену, эволюция онтогенеза происходит под действием стабилизирующего отбора и приводит к 2 основным результатам: упрощению (рационализации) и возрастанию независимости от внешних и внутренних воздействий (автономизация).

Лекция 22. Способы филогенетических изменений органов.

Одной из важнейших проблем обще филогенетики является проблема закономерностей эволюции отдельных органов, структур и функций. Сущность этой проблемы в самых общих чертах касается преобразований, которые допускает организация особи, возникшая в ходе ее предшествующей эволюции и включает анализ принципов и типов филогенетических изменений органов в связи с их функцией, закономерности дифференциации морфофункциональных систем в филогенезе и вопрос о филетических корреляциях, то есть механизмах поддержания целостности организма в его историческом развитии.

Вопрос о том, какие преобразования допускает организация особи, возникшая в ходе предшествующей эволюции, или, иными словами, о том, какие

ограничения накладывает на эволюцию организма его строение, возникает потому, что неопределенная изменчивость может менять тоже существующие признаки организации. Следовательно, в каждый данный момент времени уже существующая организация определяет общее направление и саму возможность своей собственной перестройки. Эта перестройка всегда связана с функционированием частей организма, так как именно через функции осуществляются связи органов, как между собой, так и с окружающей средой.

Функция – это назначение органа в организме (Анохин, 1966). А.Н. Северцов (1939) различал активные функции и пассивные приспособления. Через функции осуществляются связи между подсистемами внутри организма и между организмом окружающей его средой. Такой подход, тем не менее, не подразумевает преимущественное значение функции над формой. Неправильно придавать определяющее значение любой из этих категорий. Примат функции над формой – ламаркизм. Признание примата формы над функцией свойственно автогенетическим представлениям.

А.Н. Северцов выделил 13 (сейчас известно около 20) принципов и типов филогенетических изменений органов. В основе различных филогенетических изменений органов лежит широкое распространение *мультифункциональности* (многофункциональности), отмеченное еще в 19 веке Дарвином и Дорном. Мультифункциональность характерна практически для всех органов, не имеющих признаков узкой специализации. Она обычно хорошо проявляется у наружных органов, а у внутренних органов или не выражена, или не связана с морфологическими изменениями. Универсальность явления мультифункциональности органов не вызывает сомнения. При этом одна из функций бывает главной, а остальные второстепенными, имеющими значение лишь в определенных ситуациях. Примеров мультифункциональных органов можно привести очень много. Так, например, задние конечности русской выхухолы, которые используются для плавания, хождения по земле, рытья нор и прочесывания волосяного покрова; передняя конечность волка, выполняющая функцию бега, рытья земли, вычесывания шерсти, придерживания разгрызаемой кости. Чрезвычайно мультифункциональна рука человека. Наряду с мультифункциональностью, важное значение имеет возможность количественных изменений функций органов (меньшая или большая скорость и т.п.) Именно наличие большого числа функций и возможность количественных изменений являются исходным моментом многообразия филогенетических изменений органов.

Филогенетические изменения органов весьма разнообразны, но основные их способы можно объединить в 2 группы. В первую группу входят изменения органов, обусловленные изменениями их функций - функциональные изменения органов. Вторую группу составляют изменения органов, связанные с замещением одних органов другими. Этот процесс называется *субституцией* органов. Сюда же относятся изменения органов вследствие уменьшения (*олигомеризация*) или увеличения (*полимеризация*) числа однотипных частей.

Функциональные изменения органов. Известно философское положение, согласно которому форма и функция всегда находятся в единстве. Явления функциональных изменений органов не противоречат этому положению, они лишь подтверждают, что изменение функции может быть ведущим факто-

ром в изменении формы. По своему содержанию функциональные изменения органов могут быть количественными и качественными.

Количественные функциональные изменения органов.

Расширение функций (Л. Плате) - приобретение органом новых функций. Например, уши слона с увеличением их поверхности стали использоваться и для терморегуляции в качестве опахала и теплообменника со средой. Ряд ксерофитных форм растений (кактусы, агавы, толстяковые и др.) приобрели способность запасать воду тканями стеблей или листьев. Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений приводит к возникновению специальных летучек, способствующих аэродинамическому распространению семян. При увеличении числа функций главная функция, как правило, не меняется и дополняется другими.

Этот способ филогенетических изменений органов вызывает усложнение их строения и поэтому может играть важную роль в прогрессивной эволюции.

Сужение функций (Л. Плате) – уменьшение числа функций в результате прогрессирующей специализации органа. Так, конечность лошадиных по мере все лучшего приспособления ее к выполнению главной функции – передвижение по твердому грунту – утратила другие функции исходной пятипалой конечности, например, лазания или хватания. С превращением ноги в ласт большинство прежних функций исчезло. Эволюция органов через специализацию ограничивает возможности дальнейшего развития и может даже приводить к тупикам и вымиранию.

Интенсификация функций (Л. Плате) – усиление функциональной деятельности органов в связи с их прогрессивным развитием (увеличением размеров большей концентрации массы органа, интенсивностью обменных процессов). При этом оно достигается двумя путями: либо посредством изменения строения ткани или органа, либо увеличением числа компонентов внутри одного органа. Пример первого рода – усиление функций мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечнополосатой или усиление функций фотосинтеза в связи с образованием палисадной ткани и мощности ее развития. Примеры второго рода – усиление функций клетки с увеличением развития соответствующих органелл, развитие млечных желез у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения числа отдельных долек (потовых желез), вместе составляющих более мощную железу. Другими примерами являются прогрессивное развитие конечностей млекопитающих или их головного мозга за счет увеличения количества отделов. Интенсификация функций – существенный фактор прогрессивной эволюции организмов.

Активация функций (А.Н. Северцов) – преобразование пассивных органов в активные. У всех представителей семейства кошачьих когти активно выдвигаются и втягиваются, другие животные когти не выдвигаются. У змей в отличие от древних предков, имевших неподвижные верхние челюсти, обе челюсти подвижны, что обеспечивает более активный способ добычи пищи и защиты. Примером активации физиологических функций может служить использование организмами собственной метаболической воды, обычно не утилизируемой (верблюд, курдючные овцы).

Иммобилизация функций (А.Н. Северцов) – преобразование активного органа в пассивный в результате утраты функции. С утратой функции орган превращается в рудиментарный. В ходе эволюции конечности лошадиных все пальцы, кроме среднего, потеряли значение опорного органа. Поясничные и крестцовые позвонки у птиц утратили подвижность и срослись. Таким же образом утратилась подвижность первичной верхней челюсти в ряду позвоночных, в результате срастания позвонков образовался крестец у наземных позвоночных. Иммобилизация функций становится условием морфофизиологического прогресса, когда совершенствование организации происходит вследствие упрощения ее строения.

Качественные функциональные изменения органов.

Смена функций (А. Дорн). При изменении условий существования главная функция мультифункционального органа может утратить свое адаптивное значение, а одна из побочных стать главной. Хороший пример в этом отношении представляет адаптивная радиация конечностей млекопитающих, в результате которой конечности многих видов животных стали различаться по функциям. Например, у многих главными функциями конечностей являются хождение и бег, у других – большой удельный вес начинают приобретать и функция плавания. Венчик цветка растений образуется из листьев, которые меняют функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых. Смена функции обычно сопровождается и изменениями строения органов. Смена функций – важнейший фактор прогрессивной эволюции органов.

Разделение функций (А.Н. Северцов) – дифференциация органов на отделы, выполняющие самостоятельные функции. Классический пример этого способа – разделение непарного плавника рыб на спинальной и анальный отделы, функционирующих в качестве рулей, и на хвостовой отдел, служащий основным двигательным органом. Разделение функций – один из важных способов филогенетических изменений органов, приводящих к прогрессивному усложнению функциональной и структурной организации.

Фиксация фаз (А.Н. Северцов) – закрепление промежуточной фазы в деятельности органа в качестве постоянной его функции. Например, известно, что стопоходящие животные при беге поднимаются на пальцы (бегун на стометровке бежит практически на цыпочках, медведь во время быстрого бега также опирается лишь на дистальные отделы ступни и т.д.). При возникновении пальцехождения у копытных, собачьих происходит как бы фиксация лишь одной из промежуточных фаз, характерных для движения предковых форм.

Симилиция функций – ранее различные по форме и функциям органы становятся подобными друг другу. Так, у безногих ящериц грудные ребра (стернальные, прикрепляющиеся к груди) стали сходными с остальными ребрами. У змей сходные сегменты тела также возникли в результате симилиции функций.

Крупным теоретическим обобщением явились сформулированные В.А. Догелем принципы *олигомеризации и полимеризации*.

Олигомеризация органов и *концентрация функций* – уменьшение числа многочисленных однородных органов, органоидов, структур, связанное, как правило, с интенсификацией функций – широко наблюдается в эволюции.

Олигомеризация осуществляется двумя основными способами. Самый распространенный способ олигомеризации заключается в утрате части элементов и прогрессивным развитием остающихся частей. В процессе эволюции уменьшилось число щупалец у гидроидных полипов, сегментов тела при переходе от кольчатых червей к членистоногим. Число жаберных дуг у предков челюстноротых с 11 до 7 у низших акул вследствие редукции двух первых и двух последних жаберных дуг.

Второй способ олигомеризации состоит в уменьшении числа одинаковых элементов благодаря их слиянию, что приводит к структурным упрощениям соответствующих отделов тела.

Например, путем слияния, интеграции разбросанных в разных местах чувствительных клеток и последующего объединения разных клеток в отдельные органы происходит развитие в эволюции органов чувств у беспозвоночных. У многих групп позвоночных отдельные, прежде самостоятельные крестцовые позвонки сливаются с тазовыми костями в прочный неподвижный блок, обеспечивая усиление опорной функции. На основе слияния ганглиев шла эволюция нервной системы у членистоногих, происходило уменьшение числа костей черепа при переходе от костистых рыб к наземным позвоночным. Олигомеризация – это способ эволюции, наиболее характерный для многоклеточных организмов.

Эволюция одноклеточных проходила в основном по пути *полимеризации* увеличения числа однотипных элементов. Этот принцип осуществляется, например, при вторичном возникновении многочисленных хвостовых позвонков у длиннохвостых млекопитающих, что приводит к усилению подвижности хвоста. К полимеризации относится увеличение числа щупалец по краю зонтика у крупных медуз, числа члеников кольчатых червей, позвонков у змей и угрей. У растений полимеризация наблюдается в увеличении числа лепестков, тычинок, камбиальных тканей у покрытосеменных.

Полимеризация и олигомеризация связаны со многими из рассмотренных выше способов функциональных изменений органов и по существу являются объединяющими механизмами функциональных преобразований органов.

Взаимосвязь морфологических преобразований. Известно, что любой организм (и особь в том числе) – координированное целое, в котором отдельные части находятся в сложном соподчинении и взаимозависимости. Взаимозависимость отдельных структур (корреляция) особенно хорошо изучена в процессе онтогенеза. *Корреляции*, проявляющиеся в процессе филогенеза, обычно обозначаются как *координации*. Сложность эволюционных взаимоотношений органов и систем была видна при анализе принципов замещения (субституции), гетеробатмии и компенсации функций.

Субституция органов. Принцип субституции отражает особый способ филогенетических изменений органов, не связанный с изменением функций. Субституция органов – это замещение одного органа другим, выполняющим ту же самую функцию. Классический пример субституции - замещение хорды низших хордовых позвоночником у высших хордовых. У кактусов фотосинтезирующую функцию листьев выполняют стебли. У акаций эту же функцию приняли на себя листовидные образования стеблей филлоклады. Причина субституции заключается в замещении прежнего органа более совершенным новым орга-

ном. В других случаях субституция вызывается специфическими условиями среды, например, при замещении листьев филлокладиями у акации, обитающей в засушливых условиях, или замещение функции волосяного покрова водных млекопитающих подкожной жировой клетчаткой. Субституция органов представляет собой пример полной аналогии органов.

Принцип *гетеробатмии* (А.Л. Тахтаджян) отражает неодинаковый темп эволюции органов и целых систем органов и означает разный эволюционный уровень развития различных частей организма. В организме существуют органы и целые системы органов, сравнительно слабо связанные между собой функционально (например, система органов движения и органов пищеварения и др.). Связь органов движения с органами опоры в эволюции животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции, а у растений между эволюцией спорангиев и гаметангиев, проводящей системы стебля и цветка, тычинок и плодов нет ясно выраженных функциональных соотношений. Эти системы органов относятся к разным координационным цепям в эволюции, они могут меняться относительно самостоятельно. В целом, такое положение ведет к возможности осуществления разных темпов специализации систем органов в организме. Процесс эволюции, ведущий к возникновению такого положения, обычно называется мозаичной эволюцией; организм выступает в известной мере как мозаика относительно независимых частей (Г. де Бир). Чем теснее связаны между собой те или иные части и органы, тем слабее различия между ними в темпах эволюции. Резко выражена мозаичность (и соответственно гетеробатмия) в эволюции корня, стебля и листьев, с одной стороны, и цветка, плода и семени с другой. В проводящей системе осевых органов, структуре листа, отдельных частях цветка мозаичность выражена слабее. В каждой крупной группе организмов гетеробатмия оказывается более выраженной среди относительно примитивных ее представителей. По мере продвижения группы от исходного типа нивелируются уровни специализации отдельных частей из-за усиления координаций.

В.А. Догель выделяет принцип *филогенетической компенсации функций*, при которой тот или иной орган начинает утрачивать свою основную функцию, а другой, не гомологичный ему, компенсирует данную функциональную недостаточность. Иначе говоря, относительная иммобилизация одного органа компенсируется аналогичной функцией другого или других органов при условии их синхронного существования и функционирования. Например, у ряда грызунов специализация системы органов пищеварения к определенному образу жизни затрагивает в основном особенности строения желудка и, в меньшей степени, строение зубной системы. У других видов этой же группы млекопитающих приспособление может пойти в основном по пути изменения зубной системы при меньших трансформациях кишечной трубки.

Значение этих принципов для понимания особенностей макроэволюции очень велико. Эти принципы предостерегают от упрощенной реконструкции путей филогенеза той или иной группы лишь на основании сопоставления строения отдельных органов или систем органов, так как разные органы и системы дают неодинаковую картину эволюционной «продвинутости». Можно сказать, что всякая живая форма представляет мозаику из примитивных и продвинутых

признаков, из более и менее специализированных черт. Такое положение возникает в результате неизбежно неодинакового давления отбора на разные системы органов и отдельные структуры (Э. Майр). Даже у человека наблюдается множество примитивных признаков.

Другое и более широкое значение этих принципов состоит в том, что они позволяют глубже представить эволюционные возможности изменения той или иной организации в разных направлениях (несмотря на ограничение, накладываемое корреляциями).

В самом деле, даже при сравнительно глубокой специализации того или иного вида к определенным условиям существования в каждой системе органов и в организме в целом всегда остаются «резервы» не затронутых специализацией структур, которые могут быть использованы при изменении направления естественного отбора. Это может быть осуществлено посредством субституции органов.

Субституция, гетеробатмия и компенсация в конечном итоге также основаны на мультифункциональности органов и их способности изменять выражение той или иной функции количественно. Эти основные эволюционные характеристики органов оказываются исходными и для процесса редукции органов.

Общие закономерности макроэволюции. Рассмотрение и сравнение характера развития филогенетических ветвей древа жизни позволили установить некоторые общие черты эволюции групп. Этим обобщения часто называются правилами эволюции групп. Важнейшими из них являются:

Прогрессивная направленность эволюции. Общая магистраль эволюции жизни от первичных существ до человека характеризуется ясно выраженной прогрессивной направленностью. В последнее время для обозначения этой общей закономерности органической эволюции стали применять термин «арогенез».

Несомненным признаком арогенеза было нарастающее ускорение темпов исторического развития жизни на Земле. Согласно последним данным, возраст Земли составляет 4,5 млрд. лет. Возникновение жизни продолжалось около 1 млрд. лет. Первые ископаемые следы жизни в виде окаменелых остатков синезеленых водорослей обнаружены в сланцах Южной Америки, имеющих возраст 3,1 млрд. лет. Предполагается, что первые живые существа возникли раньше, около 4 млрд. лет назад. Развитие аэробных позвоночных и высших растений началось не ранее 1 млрд. лет назад, когда в атмосфере накопилось достаточное для активного дыхания количество кислорода. Для сравнения прогрессивно нарастающей скорости эволюции на разных ее этапах отметим, что лишь 2 млн. лет назад появился человек, что по отношению ко всей истории Земли соответствует, образно говоря, 30 секунд от суток.

Закономерная смена фаз в эволюционном процессе (правило чередования главных направлений эволюции). Фазами эволюционного процесса называют арогенез, аллогенез, телогенез, катагенез. Эволюционный процесс складывается из закономерной смены этих фаз. Арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах. И. И. Шмальгаузен (1939) сформулировал это правило как чередование фаз адаптациоморфоза. Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых адаптации — адаптацио-

генез. Одни из вновь возникающих адаптации оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении.

Таким образом, все фазы эволюционного процесса не обособлены друг от друга, а взаимосвязаны переходами. Смена фаз закономерно обусловлена уровнями эволюционной пластичности видов и групп в целом и изменениями внешней среды.

Правило необратимости эволюции (Л. Долло, 1893) гласит, что *эволюция процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков*. Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшись в просторы Мирового океана, рептилии (ихтиозавры) и млекопитающие (киты) никогда не становились рыбами. Можно сказать, что если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным.

Правило необратимости эволюции в наше время получило существенное уточнение. Успехи генетики позволяют говорить о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций. Но признание *обратимости отдельных признаков* (П. П. Сушкин и др.) в филогенезе - не признание обратимости эволюционного процесса в целом. Обратная мутация по признаку может привести к повторному возникновению данного аллеля, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом.

Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере, 1876) гласит, что *группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации*.

Если в процессе эволюции одна из групп позвоночных, скажем ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается (например, птеродактили в свое время все более приспособлялись к жизни в воздухе), поскольку организм определенного строения не может жить в любой среде; в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения. Если эти особенности несут черты специализации, то организм обычно «выбирает» (точнее, в результате борьбы за существование попадает во все более частную среду), где его специализированные приспособления могут обеспечить успешное выживание и оставление потомства. Но обычно это ведет лишь к дальнейшей специализации.

Правило происхождения от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896) гласит, что *обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных*. Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных. Аналогичным образом голосеменные растения возникли от неспециализированных палеозойских папоротникообразных; ныне процветающая группа цветковых растений возникла не от специализированных

голосеменных, а от неспециализированных предков, занимающих промежуточное положение между семенными папоротниками и беннеттитовыми.

Правило происхождения от неспециализированных предков оказывается, однако, далеко не всеобщим. Редко бывает так, чтобы специализация затронула в равной степени все без исключения органы и функции организма (вида). Эти остающиеся достаточно лабильными органы и системы могут открыть группе дорогу в другую адаптивную зону. Переход к птицам был осуществлен в группе рептилий, уже способных к лазанию и прыганию по ветвям деревьев, т. е. в специализированной с точки зрения развития приспособлений к передвижению группе. Переход к наземному образу жизни среди позвоночных был осуществлен формами, способными, по-видимому, передвигаться по твердому субстрату, заглатывать и использовать для дыхания кислород воздуха, т. е. опять-таки формами, крайне специализированными в этом отношении по сравнению с большинством обитавших в водоемах видов рыб. Оказывается, что признаки, специализированные в одной среде, могут быть ароморфными в иной (М. С. Гиляров). Ясно, что как неспециализированные, так и специализированные формы могут при определенных условиях стать родоначальниками новых, прогрессивных ветвей древа жизни.

Правило адаптивной радиации (Г. Ф. Осборн, 1902) гласит, что *филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния*. По существу, это правило не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином (1859) при обосновании гипотезы естественного отбора. Дарвин говорил о внутривидовой приспособительной дивергенции к различной пище, несколькими различными условиями существования и т. п. и рассматривал ее как обязательный этап образования новых видов.

Правило усиления интеграции биологических систем (И. И. Шмальгаузен, 1961) можно сформулировать так: *биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию*. Сейчас в общих чертах известны основные направления такой интеграции, идущей на уровне популяции и биогеоценозов. На уровне популяции это означает поддержание определенного уровня гетерозиготности, которая является основой интеграции всего популяционного генофонда в сложную, лабильную и устойчивую одновременно генетическую систему, способную к саморегуляции (численности, структуры), генетико-экологическому гомеостазису.

Межпопуляционные взаимоотношения интегрируют отдельные популяции и их группы в вид как систему. Интеграция в системе биогеоценоза определяет образование разными видами многих взаимодополняющих друг друга экологических ниш и слаженной работой биогеоценоза как элементарной биохорологической структуры в биосфере нашей планеты (с упорядоченными потоками вещества, энергии, информации).

Лекция 23. **Общая характеристика жизни как особой формы существования материи.**

Для понимания закономерностей эволюции органического мира На Земле необходимо иметь общие представления об объекте эволюции, основных свойствах живого. Для этого необходимо, во-первых, охарактеризовать живые существа с точки зрения их некоторых общих особенностей, во-вторых, выделить основные уровни организации жизни.

Развитие представлений о сущности жизни и ее свойствах. *Жизнь* – такое понятное и вместе с тем такое загадочное для каждого мыслящего человека слово. Казалось бы, смысл его ясен и однозначен. Но на протяжении всей многовековой истории постоянно велись непримиримые споры о том, как нужно его понимать.

Даже вопрос о том, что является живым, какие объекты наделены жизнью, и сейчас решаются совершенно по-разному. Здесь мы имеем широкий спектр мнений.

На одной стороне этого спектра расположены суждения тех ученых и философов, которые считают, что жизнь является общим, неотъемлемым для всей материи свойством и которые, таким образом, распространяют область жизни на все объекты Вселенной.

Это мнение ведет свое начало от древнегреческих *гилозоистов*. Еще Фалес считал магнит одушевленным за его способность притягивать железо. Более двух тысяч лет спустя философ-материалист Спиноза утверждал, что камни мыслят, что все тела природы одушевлены. Еще через 100 лет французский философ Робинэ всю материю признавал живой. И в наши дни многие инженеры и физики готовы признать живыми сложнейшие механизмы-автоматы, компьютеры.

Философы, стоящие на другой, противоположной стороне, произвольно сужают объем жизни до одного только человеческого существования или даже утверждают, что жизнь является прерогативой одного единственного мыслящего субъекта.

Обе точки зрения неверны, так как жизнь свойственна любому организму от самого высшего до самого низшего, но ее нет у объектов неорганической природы, какими бы сложными они не были.

Принимая материальность жизни, нельзя понимать ее особенности механистически, то есть объяснять законами более простых форм движения материи – физики, химии. Жизнь материальна по своей природе, но она не является неотъемлемым свойством всей материи вообще. Ею наделены лишь живые существа. Это особая, качественно отличная от неорганического мира форма движения материи, и организмам присущи особые, специфические биологические свойства и закономерности, не сводимые только к законам, царящим в неорганической природе.

Признание материальной природы жизни совсем не связано с обязательным отрицанием ее специфических особенностей, ее качественных отличий от объектов неорганического мира.

В процессе развития материи на Земле возникла жизнь – качественно новая форма движения. При этом старые законы физики и химии, конечно, сохранились, но теперь на них наложились новые, отсутствующие ранее, более сложные биологические закономерности. Происходит диалектическое "снятие", когда новые законы движения включают старые, но не сводятся к ним. Поэтому в отличие от механицизма, для которого задача познания жизни сводится к наиболее полному объяснению жизни физикой, химией и даже математикой, главным для современного познания жизни является установление ее качественного отличия от других форм движения материи, которое заставляет рассматривать жизнь как особую форму движения материи.

Это отличие в большей или меньшей степени находило и находит свое отображение в тех многочисленных определениях жизни, которые были сформулированы выдающимися учеными и мыслителями. Одни сводили его к перечислению различных свойств живого, не выделяя главного. Другие ограничивались краткими определениями, также мало отражающими суть вопроса. Например, известный французский биолог К. Биша принимал жизнь за *"совокупность отправлений, сопротивляющихся смерти"*, а Энгельс – *"жизнь – это смерть"*.

Что вообще значит дать определение жизни? Очевидно, в нем обязательно должно содержаться указание на материальный носитель жизни, приводиться самые общие, специфические черты и свойства живого. Определение жизни должно быть универсальным, то есть подходить не только для проявлений жизни на Земле, но и на других планетах, где возможность наличия жизни не исключается.

Впервые истинно научное определение жизни было предложено Ф. Энгельсом. Прежде всего, жизнь им была охарактеризована как особая биологическая форма движения материи. Определение жизни по Энгельсу сводится к следующему:

"Жизнь – это форма существования белковых тел, существенным моментом которой является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой и которая прекращается вместе с прекращением этого обмена веществ, ведя за собой разложение белка". (Диалектика природы, 1932, с.29). При этом Энгельс понимал, что обмен веществ в элементарной форме может происходить и в неорганических телах, но в этом случае он приводит к разрушению, а обменные процессы в органических телах являются необходимым условием их существования.

Из определения, данного Ф. Энгельсом, вытекают два важных обстоятельства:

- 1) материальными носителями жизни служат белковые тела;
- 2) носители жизни – это такие белковые тела, которые находятся в определенной форме и способны к самовозобновлению через обмен веществ.

Это определение сущности жизни вплоть до нашего времени, было предметом дискуссий, поскольку оно тоже неполно, что признавал и сам Энгельс: *"Наша дефиниция жизни, разумеется, весьма недостаточна, поскольку она далека от того, чтобы осветить все явления жизни, а, напротив, ограничивается самыми общими и самыми простыми среди них"* (Анти – Дюринг, 1957, с.78).

Жизнь настолько сложное понятие, что дать ему всеобъемлющее определение крайне сложно. Гораздо легче перечислить и описать те признаки живой материи, которые отличают ее от неживой – питание, дыхание, раздражимость, подвижность, выделение, размножение, рост, приспособляемость.

Питание. Пища нужна всем живым существам. Они используют ее как источник энергии и веществ, необходимых для роста и других процессов жизнедеятельности. При этом растения и животные различаются главным образом по способу добычи пищи.

Почти все растения способны к фотосинтезу, то есть они сами создают питательные вещества, используя энергию света. Фотосинтез – одна из форм *автотрофного питания*.

Животные и грибы питаются по-иному. Они используют органическое вещество других организмов, расщепляя с помощью ферментов это органическое вещество и усваивая продукты расщепления. Такое питание называют *гетеротрофным*. Гетеротрофами также являются многие бактерии, хотя некоторые из них – автотрофы.

Дыхание. Для всех процессов жизнедеятельности нужна энергия. Поэтому основная масса питательных веществ, получаемых в результате автотрофного или гетеротрофного питания, используется в качестве источника энергии. Она высвобождается в процессе расщепления питательных веществ и запасается в молекулах высокоэнергетических соединений, главным образом, аденозинтрифосфата (АТФ), которые обнаружены во всех живых клетках.

Раздражимость. Все живые существа способны реагировать на изменения внешней и внутренней среды, что помогает им выжить. Например, кровеносные сосуды кожи млекопитающих при повышении температуры тела расширяются, рассеивая избыток тепла, и таким образом восстанавливают оптимальную температуру тела. А зеленое растение, стоящее на подоконнике и освещаемое только с одной стороны, тянется к свету, потому что для фотосинтеза необходима определенная освещенность.

Подвижность. Животные в отличие от растений способны перемещаться из одного места в другое, то есть они могут двигаться, чтобы добывать пищу. Для растений подвижность не столь обязательна, так как они способны сами создавать питательные вещества из простейших соединений, доступных практически повсюду. Но и у растений наблюдается движение внутри клеток и даже движение целых органов, хотя и с меньшей, чем у животных, скоростью.

Выделение. Выделение или экскреция – это выведение из организма конечных продуктов обмена веществ. Такие вредные "шлаки" возникают, например, в процессе дыхания, и их надо обязательно удалять. Животные потребляют очень много белков, и поскольку белки не запасаются, их необходимо расщепить, а затем вывести из организма. Поэтому у животных выделение сводится в основном к экскреции азотистых веществ.

Еще одной из форм выделения необходимо считать выведение из организма свинца, радиоактивной пыли, алкоголя и ряда других, вредных для здоровья веществ.

Размножение. Продолжительность жизни у каждого организма ограничена, однако вся жизнь "бессмертна". Выживание вида обеспечивается сохране-

нием главных признаков родителей у потомства, возникшего путем бесполого или полового размножения. Пытаясь объяснить природу наследования признаков, "редукционисты" открыли нуклеиновые кислоты ДНК и РНК. В молекулах этих кислот содержится закодированная наследственная информация, которая передается в процессе размножения от одного поколения к другому.

Рост. Живые существа растут изнутри за счет питательных веществ, которые организм получает в процессе питания. В результате ассимиляции этих веществ образуется новая живая протоплазма.

Объекты неживой природы (кристаллы, сталагмиты) тоже способны к росту, но при этом присоединяют новое вещество к наружной поверхности.

Приспособляемость. Живые организмы (и отдельные их органы) хорошо соответствуют своему образу жизни, приспособлены (адаптированы) к своей среде. Адаптивность возникает вследствие способности организмов к эволюционным изменениям.

Эти восемь главных свойств живого более-менее выражены у любого организма и являются показателями того, жив он или мертв. Ни одно из этих свойств само по себе не позволяет провести резкую грань между живым и неживым. Ни одно из этих свойств само по себе не позволяет провести резкую грань между живым и неживым. Только по совокупности этих свойств мы можем с достаточной уверенностью охарактеризовать жизнь.

Современные представления о сущности жизни как особой форме движения материи. Не следует забывать, что перечисленные выше признаки – только видимые проявления главных свойств живой материи – способности извлекать, преобразовывать и использовать энергию извне. Кроме того, живые существа обладают встроенной системой саморегуляции.

Из сказанного следует, что можно выделить наиболее фундаментальные свойства, которые присущи только живому.

Самыми существенными чертами живого, из которых вытекают все описанные выше, являются *саморегуляция, самовоспроизведение, дискретность и целостность.*

Дискретность (прерывистость, отграниченность). Живые объекты в природе относительно обособлены один от другого (особи, популяции, виды). Каждая особь многоклеточного организма состоит из клеток, каждая клетка и одноклеточное существо – из определенных органелл. Органеллы в свою очередь состоят из дискретных, обычно высокомолекулярных органических веществ, которые в свою очередь состоят из дискретных атомов, элементарных, тоже дискретных частиц.

В тоже время сложная организация невозможна без взаимодействия ее частей и структур – без *целостности*. Целостность биологических систем качественно отличается от неживого, прежде всего тем, что целостность живого поддерживается в процессе развития. *Дискретность и целостность* – неразрывные характерные свойства живых объектов, обеспечивающих их системность. Живые системы – открытые системы, постоянно обменивающиеся веществом и энергией со средой. Для них характерна *отрицательная энтропия* (увеличение упорядоченности), которая возрастает в процессе органической эволюции.

Особенностью самовоспроизведения как фундаментального свойства живого является то, что среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций, видов. Это уникальное проявление дискретности и целостности живого основано на замечательном явлении – *конвариантной редупликации*.

Конвариантная редупликация – самовоспроизведение с изменениями, которое осуществляется на основе матричного принципа копирования генетической информации. Это по существу единственное сугубо специфическое для жизни свойство. В основе этого свойства находится уникальная способность к самовоспроизведению основных управляющих систем (ДНК, хромосом, генов). Молекулы ДНК всех организмов владеют высокой стабильностью, что обеспечивает возможность идентичного самовоспроизведения.

Вместе с тем, при самовоспроизведении управляющих систем осуществляется не механическое повторение, а воспроизведение с внесением изменения. Неизбежность этого вытекает из физико-химических свойств молекул ДНК. Конвариантная редупликация лежит в основе жизни.

Таким образом, носителями жизни на Земле являются сложные системы макромолекул белков, нуклеиновых кислот, липидов и других органических веществ. А основными признаками жизни являются саморегуляция, самовоспроизведение путем конвариантной редупликации, дискретность и целостность.

Это дает возможность сделать современное универсальное определение жизни:

Жизнь – это дискретная и целостная макромолекулярная система, способная к саморегуляции и самовоспроизведению путем конвариантной редупликации.

Исходя из этого, жизнь как особая форма движения материи возникла с момента образования открытых коллоидных систем, которые обязательно включают белки, нуклеиновые кислоты и фосфорорганические соединения и оказались способными к авторегуляции и авторепродукции на основе преобразования веществ, энергии и информации в процессе взаимодействия с окружающей средой. Из этого необходимо исходить при решении вопроса о происхождении жизни.

Уровни организации жизни. Понять, как развивается живое, невозможно без понимания, как оно организовано. Жизнь – сложная системы, способная к саморегуляции. Умами биологов постепенно овладевают мысли о том, что жизненная сложность не может сводиться к какой-нибудь одной форме или системе. Одновременно это сопровождается отказом от идеи, которая была "святой святых" биологов, что организм единственная первичная форма жизни. Эта мысль утратила право на приоритет. Укрепляется убеждение в том, что в живом покрытии Земли первично есть много соподчиненных друг другу систем, имеющих разные степени организованности.

Но в то же время еще и сегодня весьма распространенными являются попытки создать единые иерархии живых систем, что приводит к сведению воедино разнообразных явлений природы, систем совсем разных по степени универсальности, как способных, так и не способных самостоятельно существовать и воспроизводить себе подобных.

Вот, например, систематизация, предложенная выдающимся дарвинистом И.И. Шмальгаузенем: первичная живая частица, клетка, организм, популяция, вид. Четко заметно, что в этой системе первые три названия принадлежат другому ряду, чем два последних.

На самом же деле, жизнь организована в несколько иерархических рядов соподчиненных систем, причем не все системы связаны между собой иерархически. Мысль о том, что первично жизнь была организована в несколько форм, выдвинул В.И. Вернадский (1931). Он утверждал, что устоявшийся взгляд о первородности организма и вторичности, производности остальных форм жизни не соответствует биохимическим закономерностям. *"Среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначала. Следовательно, изначала морфологический живой природы в биосфере должен быть сложным. Поэтому первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни"*.

В настоящее время проявления жизни на Земле весьма разнообразные. С одной стороны, жизнь на Земле представлена доядерными и ядерными, одно- и многоклеточными существами. Многоклеточные в свою очередь представлены грибами, растениями, животными. Каждое из этих царств объединяет разные типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы.

С другой стороны, живое имеет молекулярную, клеточную, тканевую и другую структурированность. Наконец, везде, где существует на Земле жизнь, она представлена не только отдельными индивидуумами определенного строения и определенной систематической группы, но и всегда сообществами разной сложности, включающими как особей одного вида, так и разных видов.

В этом, казалось бы бесконечном разнообразии возможно выделить несколько разных уровней строения и изучения живого – молекулярный, клеточный, тканевой, органной, онтогенетический, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный. Перечисленные уровни выделены скорее по удобству изучения.

Если же сделать попытку выделить основные уровни, которые отражают не столько уровни изучения, сколько уровни организации жизни на Земле, то главным критерием должно быть наличие специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений, имеющих значение не для изучающего жизнь, а для самой жизни.

При таком подходе оказывается возможным и достаточным выделить молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и экосистемный уровни.

Молекулярно-генетический уровень. Основными структурами этого уровня организации жизни являются макромолекулы нуклеиновых кислот, которые осуществляют авторепродукцию клеток и организмов и передают наследственную информацию от поколения к поколению через элементарные единицы – *гены*. На этом же уровне через изменение структурных элементов (мутации) определяется элементарная наследственная изменчивость, лежащая в основе эволюционного процесса. Поэтому, каждая из возможных гипотез возникновения жиз-

ни на Земле должна исходить из появления макромолекул, способных к авторепродукции.

Поскольку всякая структура имеет только конечной стабильностью, то среди макромолекул во время авторепродукции неизбежно появляется определенное разнообразие. При этом разные варианты структуры опять-таки авторепродуцируются. Отсюда происходит и название такой репродукции – репродукция с изменениями, вариантами или *конвариантная редупликация*. Она является элементарным явлением на данном уровне организации жизни. С появлением конвариантной редупликации неизбежно возникает естественного отбора – в любых определенных условиях будут сохраняться и распространяться те структуры, которые быстрее и эффективнее используют условия для своей редупликации.

Так в наиболее общих чертах возможно представить себе возникновение молекулярно-генетического уровня жизни, элементарной структурой которого является ген, а элементарным явлением – конвариантная редупликация.

Онтогенетический уровень. Генетическая изменчивость, которая закладывается на молекулярно-генетическом уровне, реализуется в конкретные признаки и свойства в ходе индивидуального развития последовательно в клетках, тканях, органах и системах, но окончательно в организмах, где генотип реализуется фенотипе. Логично поэтому следующим уровнем организации жизни считать онтогенетический.

Если на молекулярно-генетическом уровне элементарными структурными единицами служат биологически активные макромолекулы (гены), то на онтогенетическом уровне такими единицами служат особи от момента их возникновения до прекращения существования, то есть онтогенез.

Прежде, чем охарактеризовать явления, которые осуществляются на этом уровне, необходимо дать определение понятию "особь". Жизнь всегда представлена дискретными индивидуумами и у микроорганизмов, и у грибов, и у растений и животных. Индивид (особь) – элементарная неделимая единица жизни на Земле. Разделить особь на части без потери индивидуальности невозможно. Но в ряде случаев вопрос об определении границ особей не совсем очевиден.

Например, не совсем ясно, можно ли считать особями отдельные организмы, составляющие колонию коралловых полипов, мшанок, сифонофор. Каждая из таких частиц, хотя и существует в виде отдельных индивидуумов, но полностью зависит от других частей. Между отдельными "особями" колонии существует разделение функций и взаимосвязь. Не простым является вопрос определения особи у симбиотических организмов.

В многочисленных подобных неясных ситуациях приходится придавать понятию "особь" так называемое операциональное значение.

С эволюционной точки зрения особью следует считать все морфологические единицы, которые происходят из одной зиготы или гаметы (споры, почки) и индивидуально подвержены воздействию элементарных эволюционных факторов.

С морфологической точки зрения колониальные формы являются индивидуальным уровнем, а с эволюционной – их возможно рассматривать, как одну особь, на стадии которой действует естественный отбор.

Если при вегетативном размножении растений потомки остаются прикрепленными к родительскому растению, то все это можно считать одной особью. Если же происходит их отделение от родительского растения, и потомки начинают произрастать самостоятельно, то морфологически каждый из них является отдельной особью. Но с точки зрения генетики, их возможно считать одной особью, ибо в этом отношении они идентичны с исходной формой.

Исходя из этого, возможно, что элементарными структурами онтогенетического уровня являются *клетки* (во всяком случае так считают многие серьезные исследователи). Элементарными же явлениями оказываются процессы *онтогенетической дифференцировки* – постепенного становления органов и систем.

На онтогенетическом уровне организации в результате опять-таки действия естественного отбора происходит не только реализация и апробация генетической информации, поступающей с молекулярно-генетического уровня, но и в материальной форме образуется большая часть эволюционных новообразований, в том числе и таких, которые определяют возникновение следующего уровня организации жизни – популяционно-видового.

Популяционно-видовой уровень. Этот уровень – особенная дискретная надорганизменная форма организации живого, которая характеризуется объединением индивидуумов (особей), населяющих определенное пространство и сходных по своей морфо-физиологической организации. При этом популяции представляют собой свободно скрещивающиеся (панмиктические) единства особей, а виды являются генетически закрытыми системами, состоящими из таких свободно скрещивающихся популяций.

В настоящее время выявлены элементарные структуры, материал, явления и факторы этого уровня организации жизни с эволюционных позиций. Элементарной структурой является *популяция*, элементарным материалом – *мутации* разных типов, элементарным явлением – *изменение генотипического состава* популяции, а элементарными факторами – *мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция и естественный отбор*.

На этом уровне происходит оценка того, что закладывается на молекулярно-генетическом и реализуется в фенотипе на онтогенетическом уровнях. Это арена действия естественного отбора и осуществления *микроэволюции*.

Экосистемный уровень. Каждая популяция хотя и является самостоятельной эволюционной единицей, способной к длительному существованию и эволюционным преобразованиям, всегда существует в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Популяция поэтому является составляющей частью биогеоценоза.

Биогеоценозы представляют собой совокупность живых существ (биоценоз) и косных компонентов, которые соответствуют определенной части поверхности Земли. Эти части поверхности выделяются заметными границами от других подобных объединений в биосфере Земли.

Виды внутри биогеоценоза связаны друг с другом трофическими, химическими, эдафическими связями. В то же время они связаны с климатом, гидрологическими условиями, почвой, химизмом среды и другими абиотическими фак-

торами. Вся эта незамкнутая система характеризуется стабильностью и является экосистемой.

Экосистема – это взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергией (А. Тэнсли, 1935).

Экосистема – "безразмерное" понятие. Но есть один класс экосистем, который характеризуется определенными размерами и имеет принципиальное значение как "кирпичик" организации все биосферы – это биогеоценозы. Биогеоценоз – это такая экосистема, внутри которой нет биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ. Биогеоценозы являются средой для эволюции популяций, входящих в этот биогеоценоз. Совокупность биогеоценозов на Земле образует биосферу. Поэтому этот уровень часто называют биогеоценозочно-биосферным. Но поскольку и биогеоценоз и биосфера являются экосистемами, то вполне правомочно этот уровень организации жизни называть экосистемным.

Элементарной единицей этого уровня на Земле является биогеоценоз, а элементарным явлением, то есть изменением элементарной структуры, будет постоянное изменение вещественно-энергетических отношений в биогеоценозе, приводящее к *закономерной смене одного биогеоценоза другим - сукцессии*.

Таким образом, с феноменологической и функциональной точек зрения все разнообразие живого на нашей планете возможно разделить на 4 основных уровня: *молекулярно-генетический*, на котором осуществляется любая конвариантная редупликация, лежащая в основе всего эволюционного процесса и считается поэтому основой эволюции; *онтогенетический*, где осуществляется реализация генетической информации одновременно с приведением этой информации в соответствие с требованиями элементарных эволюционных факторов, прежде всего естественного отбора, который через фенотипы оказывает свое направленное влияние на весь процесс эволюции; *популяционно-видовой*, на котором изменения, происходящие на первых двух уровнях, могут выходить на уровень эволюционно-значимых преобразований; *экосистемный* (биогеоценозочно - биосферный), где протекают весьма сложные взаимоприспособления разных групп и видов один к другому.

Эти 4 уровня, в отличие от тех, которые выделяют другие авторы, выделены не произвольно, без критериев, а на единой общей основе – наличие элементарных структур и явлений, определяющих специфику этих уровней.

Какой же из этих уровней был первичным? Процесс возникновения жизни должен был сразу облечь ее в комплекс сложных форм, то есть первичные особи создавались природой одновременно с первичными видами, биоценозами и биосферой.

Из этого следует, что надорганизменные структуры такие же древние, как и сама жизнь. В настоящее время концепция одновременного становления нескольких форм организации жизни (организменной, популяционно-видовой, экосистемной) постепенно завоевывает позиции.

Выделение этих уровней позволяет более предметно рассмотреть структуру биологии. Комплекс наук, изучающих молекулярно-генетический уровень организации жизни, образуют такой раздел биологии, как **молекулярная биоло-**

гия, онтогенетический уровень – **биология развития**. **Популяционная биология** посвящена рассмотрению явлений жизни на популяционно-видовом уровне и, наконец, экосистемный уровень изучают ряд биологических дисциплин, составляющих такой раздел биологии, как **биология экосистем**. В каждом из этих основных разделов биологии в зависимости от дробности предмета исследования выделяется множество специальных биологических дисциплин разных направлений.

Лекция 24. Возникновение жизни (биогенез).

Рассмотрев механизмы процесса эволюции и ознакомившись с главными чертами эволюционного развития в целом, перейдем к изучению частной филогенетики, основной задачей которой является прослеживание путей и закономерностей исторического развития отдельных естественных групп организмов. Частная филогенетика включает также вопросы происхождения жизни, исходящие из ее сущности. Поскольку проблема происхождения жизни в системе эволюционного учения имеет значение одного из подчиненных вопросов, мы остановимся на этой проблеме кратко.

Проблема происхождения жизни привлекала человеческий ум с незапамятных времен. Нет такой религиозной или философской системы, которые бы не уделяли этой проблеме пристального внимания. В разные эпохи и на разных ступенях культуры вопрос о происхождении жизни решался по-разному, но всегда вокруг него разворачивалась острая борьба двух непримиримых философских лагерей идеализма и материализма. Это вылилось в формирование нескольких теорий и гипотез происхождения жизни.

Теории возникновения жизни на Земле.

Теория стационарного состояния (вечности жизни). Земля никогда не возникла, а существовала вечно и всегда поддерживала жизнь, которая также существовала вечно, а если и изменялась, то очень незначительно. Виды никогда не возникали, у них всегда есть две возможности — либо изменение численности, либо вымирание. Но современные данные показывают, что Земля достаточно долго была необитаема.

Библейская теория (креационизм, creatio – творить). *Жизнь возникла в результате сверхъестественного события в прошлом. Религиозные представления о сотворении мира, изложенные в Книге Бытия, объясняют людям в понятной форме сотворение всех живых существ всемогущим творцом.*

Космогенная теория. Гипотеза занесения жизни на Землю из космоса была выдвинута в 1895 г. шведским физиком С. Аррениусом. Она предполагает занесение живых организмов или их спор вместе с метеоритами и космической пылью, попадающими на Землю. В качестве доказательств приводятся данные о многократном появлении НЛО, наскальные изображения предметов, похожих на ракеты и космонавтов, сообщения якобы о встречах с инопланетянами и находки метеоритов, содержащих органические соединения и даже структуры, похожие на безъядерные клетки. Эта гипотеза в лучшем случае отвечает на вопрос, где могла возникнуть жизнь, но не объясняет, как эта жизнь возникла.

Кроме того, занесение жизнеспособных спор или клеток даже примитивных организмов из космоса, по-видимому, мало реально вследствие разрушения планет, на которых они могли обитать, длительного пребывания в космосе, сильного перегрева при пролете метеоритов через атмосферу Земли, очень низкой вероятности попадания метеоритов в какие-то благоприятные для жизни участки планеты и др.

Теория самопроизвольного зарождения. Сторонники этого учения, часто не отвергая идей сотворения жизни высшим разумом, допускали возможность самозарождения жизни из элементов неживой природы. В качестве доказательств этих учений приводились многочисленные примеры появления под воздействием некоторой «жизненной силы» мух, плесневых грибов, червеобразных личинок, паразитических насекомых, микроорганизмов и иных организмов в портящихся продуктах, нечистотах, всяком хламе и т.п.

Блестящие опровержения этим представлениям дал итальянский врач Ф. Реди еще в 1668 г., который поместил мертвых змей в глубокие сосуды, часть из которых он накрыл тканью, а вторую часть оставил открытыми. Естественно, в открытых сосудах завелись личинки мух, а в закрытых в гнилом мясе змей личинок не было. Еще более убедительное доказательство невозможности самозарождения жизни в современных условиях привел в 1859 году основоположник науки микробиологии, один из крупнейших французских ученых — Луи Пастер. Он поместил в колбы, имеющие горлышко с длинной S-образной трубкой, питательную среду и прокипятил ее, убив все находящиеся там микроорганизмы. Через открытую S-образную трубку мифическая «жизненная сила» могла свободно проникнуть в колбы, но клетки микроорганизмов и споры оседали на стенках трубки и не попадали в питательный раствор, поэтому никакого «самозарождения» жизни в этих условиях не произошло, и колбы долгое время оставались стерильными. Так были окончательно разрушены представления о возможности самозарождения жизни в современных условиях.

Самообразование новых живых существ на современном этапе развития жизни невозможно по следующим причинам:

а) органические соединения долгое время должны существовать в виде скоплений, постепенно усложняясь и преобразуясь, но в условиях окислительной (наличие кислорода) атмосферы современной Земли это невозможно - они будут быстро разрушены;

б) в современных условиях существует множество организмов, способных очень быстро использовать даже незначительные скопления органических веществ для своего питания.

Но если живые организмы не самозарождаются сейчас, то это вовсе не означает, что это не могло происходить в далеком прошлом.

Теория возникновения живого из неживого в эволюции Земли - на любой планете возникновение жизни неизбежно при создании благоприятных условий. На основании ряда открытий ее сформулировал еще в 1947 г. *Джон Бернал*.

Эта теория является общепринятой в современной науке и включает в себя несколько гипотез.

Современные гипотезы происхождения жизни. При решении вопроса о возникновении жизни необходимо исходить из ее сущности. Живые тела, суще-

ствующие сейчас на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров - белков и нуклеиновых кислот. Исходя из этого, проблема происхождения жизни сводится к вопросу: как в условиях Земли или других планет из тел неорганической природы могли возникнуть отграниченные (дискретные) биополимерные системы белков, нуклеиновых кислот и других соединений, способных к саморегуляции и самовоспроизведению?

Первые живые системы должны были иметь элементарную наружную мембрану, отделяющую их от окружающей среды (дискретность) и определенный набор полимерных соединений, обеспечивающий упорядоченный синтез белков и их репродукцию. Именно с создания таких систем началось историческое развитие живой природы. Как же могли возникнуть такие системы?

Коацерватная гипотеза А. И. Опарина. Первичные органические вещества (белки) могли создаваться из неорганических в условиях отсутствия кислорода за счет энергии мощных электрических разрядов. Белковые структуры, благодаря способности растворяться как в кислотах, так и щелочах, образовывали коллоидные, притягивающие молекулы воды комплексы. Эти комплексы могли обособляться от всей массы воды и сливались друг с другом, образуя *коацерватные капли*. В коацерватах вещества вступали в дальнейшие химические реакции. Усложнение достигалось отбором таких коацерватных капель, которые обладали преимуществом в лучшем использовании веществ и энергии среды. На границе между коацерватами и внешней средой из липидов сформировалась примитивная мембрана. В течение миллионов лет мембраны совершенствовались (избирательная проницаемость, впячивания и др.), что привело к возникновению *первых клеток — пробионтов*.

Гипотеза «первичного бульона» Джона Холдейна. Первичные органические вещества (аминокислоты, сахара и др.) синтезировались из неорганических за счет энергии солнечной радиации (главным образом ультрафиолетовое излучение), падавшей на Земле до того, как образовался слой озона, который стал задерживать большую ее часть. Первичные органические вещества накапливались в первичных океанах до тех пор, пока не приобретали консистенцию «теплого разжиженного бульона». Именно в таком первичном бульоне в дальнейшем и возникли первые клетки.

Генетическая гипотеза Германа Меллера . Первыми, созданными абиогенным путем органическими веществами были не белки, а нуклеиновые кислоты - матричная основа синтеза белков. Экспериментально (Томас Чек, 1982 г.) было доказано, что некоторые молекулы ферментативной активностью и самопроизвольно соединяются в полинуклеотиды в среде с высокой концентрацией минеральных солей.

Основные этапы биогенеза и их экспериментальное моделирование. Проблему происхождения живых клеток из неживого вещества можно разбить на 5 отдельных проблем:

1) образование планеты с атмосферой, содержащей газы, которые могли бы служить сырьем для возникновения жизни;

2) синтез биологических мономеров, из которых образуется белок, например, аминокислот, сахаров и органических оснований для нуклеиновых кислот;

3) полимеризация этих мономеров с образованием белков и нуклеиновых кислот в водной среде, где термодинамические условия благоприятствуют деполимеризации;

4) вычленение отдельных капель в первичном бульоне, их превращение в пробионты с собственным химизмом и собственной «индивидуальностью»;

5) возникновение некоторого репродуктивного аппарата, гарантирующего передачу дочерним клеткам информации. Кратко все это можно охарактеризовать как проблемы сырья, мономеров, изоляции и репродукции.

Сущность всех этих гипотез сводится к существованию на Земле продолжительного периода абиогенного образования большого числа органических соединений. Земля, как и другие планеты Солнечной системы, образовалась около 4,7 млрд. лет назад при конденсации газопылевого облака первичного космического вещества. Исходным материалом для формирования нашей планетной системы послужило облако газо-пылевой материи, являющееся частью гигантского скопления разреженной межзвездной материи. Оно было гравитационно неустойчивым и состояло из водорода, гелия, других инертных газов, в очень малом количестве метан. Другие элементы и их соединения в основном входят в состав частиц межзвездной пыли (кремний, магний, железо). Возможно, вспышка сверхновой звезды ударной волной вызвала в этом облаке местное уплотнение, центральное тело. Оно быстро уплотнялось и разогревалось, сперва за счет гравитационной энергии, а затем за счет ядерных реакций. Так образовалось Солнце, а остаток вещества послужил для образования протопланет. Большие планеты, способные удержать легкие элементы, газы (Юпитер, Сатурн) состоят из водорода, гелия метана, аммиака и воды. Мелкие планеты, такие как Земля, богаче тяжелыми элементами, а гелий, неон под влиянием гравитационных сил улетучились.

Постепенное уплотнение (гравитационные силы) и вторичное разогревание привело к расплавлению всей массы Земли. Охлаждение поверхностных слоев привело к образованию твердой оболочки - земной коры. Сформировалась первичная атмосфера (CH_4 , NH_3 , CO , CO_2 , H_2) и за счет конденсации паров воды гидросфера (первичный океан). В условиях восстановительного характера атмосферы (O_2 – нет!), высоких температур (вулканическая деятельность, горячие источники), электрических разрядов (молнии), ударных волн (метеориты) и ультрафиолетового излучения (лучи Солнца) происходил абиогенный синтез из неорганических веществ органических соединений. В окислительной атмосфере жизнь не могла возникнуть, так как O_2 – большой яд. К тому же, раз кислорода нет, нет и озонового экрана, и ультрафиолетовые лучи (источник энергии) свободно проникал на Землю. Какие же соединения могли синтезироваться в такой примитивной атмосфере и в океанах в качестве предшественников живого вещества? Очевидно, должны были появиться аминокислоты для белков, сахара, фосфаты и органические основания для нуклеиновых кислот, липиды для мембран и ряд других органических соединений специального назначения.

Возможность таких процессов получила подтверждение в экспериментах по абиогенному синтезу органических веществ. В 1953 г. *Стенли Миллер, Гарольд Юри* в созданном ими приборе воспроизвели условия первобытной Земли («океан» и «атмосферу») (рис. 24.3). В реакционной колбе через смесь газов (CH_4 , NH_3 , H_2) и паров воды (температура $+80^\circ\text{C}$) пропускали электрический разряд в 60 тыс. вольт (по количеству энергии эквивалентно 50 млн. лет на Земле). Через несколько суток в конденсате, полученном при охлаждении, были обнаружены органические соединения: молочная кислота, мочевина и аминокислоты. *Т. Е. Павловская, А. Г. Пасынский* в 1957 г повторили опыт Миллера и Юри. В их опыте водород был заменен на оксид (II) углерода - CO , а вместо электрических разрядов использовали ультрафиолетовое излучение и также получили аминокислоты. Механизмы подобных реакций показаны на рис. 23.4. Так могли образовываться необходимые для синтеза белка и других сложных органических соединений мономеры.

Полимеризуясь, аминокислоты и азотистые основания образовывали белки и нуклеиновые кислоты. Кроме того, реакции полимеризации ряда других соединений привели к созданию таких жизненно важных молекул, как углеводы и липиды. Возможность таких процессов также получила экспериментальное подтверждение.

Для того, чтобы понять, каким образом эти полимеры могли синтезироваться на первобытной Земле, нужно, прежде всего, уяснить себе, как могли протекать в океане реакции, требующие одновременного притока энергии и отщепления молекул воды, ведь при полимеризации аминокислот отщепляется вода. Поскольку такие реакции обратимы, избыток воды должен сдвигать равновесие влево, то есть в сторону гидролиза, а не в сторону полимеризации. В тех условиях возможные пути полимеризации следующие:

- концентрация бульона при испарении у берегов;
- адсорбция молекул на поверхности широко распространенных минералов (слюда, сланцы, каолиновые глины);
- вымораживание;
- высушивание;
- с участием сопрягающего агента, вбирающего воду.

Совершенно очевидно, что случайный синтез первичных органических молекул не мог продолжаться бесконечно хотя бы по двум причинам. Прежде всего, систематический приток из различных источников постоянно расщеплял первичные молекулы на составные части. Это обеспечивало перестройку в различных вариантах. С другой стороны, по мере накопления предшественников биологических молекул возрастала частота взаимодействия последних, что также действовало разрушающе. Следовательно, для отбора и сохранения соединений с определенными свойствами необходимы и другие процессы. Разделение первичных молекул на ранних этапах осуществлялась путем простого физического отделения продуктов различных реакций, происходящих под действием поступающей энергии. Однако такого простого метода недостаточно для сохранения на длительный срок и «выживание» сложных соединений. Необходимы другие процессы, прежде всего, по-видимому, аутокатализ. Процесс аутокатализа имел большое значение в отборе молекул и возникновении самовоспроизводящихся систем. Для координации скорости и последовательности первоначаль-

но небольшого числа реакций было достаточно незначительного количества простых катализаторов, роль которых, скорее всего, выполняли коферменты.

По мере нарастания разнообразия и сложности реакций появились более сложные катализаторы – ферменты. Из множества случайных вариантов сохранились те, которые обеспечивали стабильность систем во времени. Так появились относительно автономные и дискретные индивидуальные системы, способные к самовоспроизведению в определенных условиях..

Дальнейший наиболее вероятный путь развития можно представить следующим образом. Молекулы белка, находящиеся в водном растворе, давали коллоидные растворы. При смешивании коллоидных растворов различных белков происходило образование мельчайших капель, которые представляли собой объединения молекул – коацерваты. Образование коацерватных капель является наиболее рациональным способом накопления высокомолекулярных соединений даже в растворах низкой концентрации. Этот процесс не требует особых условий, к тому же протоплазма клеток является комплексным коацерватом. Это, по Опарину, позволяет рассматривать коацерватные капли как самые вероятные исходные системы при дальнейшей эволюции которых возникли первые живые организмы.

Это становится возможным благодаря формированию биологических мембран, которые не только сохраняют случайно возникшие ассоциации белков и нуклеиновых кислот, но и обеспечивают образовавшиеся системы с обратной связью веществами и энергией из окружающей среды.

Как же могли сформироваться мембраны на ранних этапах возникновения жизни. Мы знаем, что поверхности водоемов рассматриваемых как колыбели жизни, были покрыты липидными пленками. Длинные неполярные углеводородные «хвосты» липидных молекул торчали наружу, а заряженные «головки» были обращены в воду. Растворенные в водоемах белковые молекулы могли адсорбироваться на поверхности липидной пленки благодаря электрическому притяжению к заряженным головкам и образовывать двойные липопротеидные пленки. При порывах ветра поверхностная пленка изгибалась, от нее могли отрываться пузырьки. Ветром они поднимались в воздух, а когда падали на поверхность водоема, то покрывались вторым липидно-белковым слоем. Это происходило за счет гидрофобных взаимодействий между обращенными друг к другу неполярными «хвостами» липидов. Такая четырехслойная оболочка (2 слоя белков по краям и два слоя липидов внутри) удивительным образом напоминают нам сегодняшнюю биологическую мембрану и могла быть ее прародительницей. Изложенный сценарий возникновения мембран представляется правдоподобным. В течение миллионов лет структура первичной мембраны могла усложняться за счет включения в свой состав погруженных в липидный слой белковых молекул, пронзающий этот слой белками, а также благодаря выпячиванию отдельных участков наружу или вовнутрь.

Наконец, для выработки у первичных организмов относительной устойчивости в хорде естественного отбора должны были возникнуть механизмы, гарантирующие непрерывное воспроизведение функциональных единиц. Без них эволюция, пожалуй, не пошла бы дальше уровня коацерватных капель. По-видимому, за длительный период (1,5 млрд. лет) химической эволюции было испытано много различных систем передачи информации. Гипотетически мож-

но представить существование в конце химической эволюции промежуточных форм, обеспечивших переход специализирующихся «абиотических» нуклеиновых кислот к первым живым формам. Они, возможно, имели саморепродуцирующиеся нуклеиновые кислоты. Открытие Томасом Чеком в 1982 году каталитической активности РНК позволяет предположить, что молекулы РНК были первыми биополимерами на Земле. Пока непонятно, как древнейшая РНК стала кодировать аминокислотную последовательность. Скорее всего, короткие участки РНК, кодирующие пептидные цепочки, способные к каким-либо полезным функциям, были разделены не содержащими кодирующую информацию последовательностями, называемыми сегодня интрогенами.

Так возникла жизнь в виде первых целостных организмов, обладающих всеми свойствами живого. Они являлись *гетеротрофами*, так как питались органическими соединениями из окружающей среды. Все жизненные процессы происходили *анаэробно*, поскольку свободного кислорода в атмосфере не было. Вероятно, запасы готовых органических веществ были ограничены, не успевали возобновляться абиогенным путем. В силу этого отбор был направлен на дифференцировку питания, то есть на создание *автотрофов*. Такие формы, использующие энергию солнечного света для построения органических соединений из CO_2 и H_2O , появились в виде первых автотрофных организмов – цианей. Это привело к накоплению в атмосфере свободного кислорода и переключению в связи с этим первичных гетеротрофов на аэробный тип дыхания. Дальнейшее развитие было связано с зарождением первых настоящих животных и растений.

Один из вероятных путей их возникновения – симбиотический. Так, возникновение животных связано с появлением в теле более крупных анаэробных форм более мелких аэробных (прообраз митохондрий современных животных). Возможно, что создание первых животных – жгутиконосцев с оформленным ядром и митохондриями было связано с еще одним симбиотическим слиянием – со спирохетообразной формой.

При развитии растений возник симбиоз первых гетеротрофных жгутиконосцев с первичными автотрофами путем проникновения в тело гетеротрофа автотрофных существ типа цианей (прообраз – хлоропласты). Примерно, таким образом, мы можем представить сейчас возникновение первых животных и растений.

Важно отметить как новый качественный этап – появление *эукариот*, которые, в отличие от прокариот (доядерные бактерии и сине-зеленые водоросли) характеризуются наличием двойной оболочки ядра, которая отделяет ядро от цитоплазмы. Образуется компактное ядро, в котором сосредотачивается практически вся ДНК. Теперь эта ядерная мембрана исчезает лишь во время деления клетки.

Таким образом, проблема происхождения жизни еще далека от полного решения, но эволюционистам ясно, что движущая сила эволюции (естественный отбор) начала действовать с появлением самовоспроизводящихся систем и привела к современному многообразию органических форм.

Лекция 25. Основные этапы развития жизни на Земле. Характерные черты эволюции растительного и животного мира.

Биологическая эволюция на Земле длится около четырех миллиардов лет. С момента возникновения первых примитивных клеточных организмов благодаря естественному отбору возникло бесчисленное множество живых организмов.

Представления о геохронологической шкале. Об историческом развитии жизни на Земле судят по многочисленным палеонтологическим данным, собранным в разных регионах планеты в геологических породах и пластах, имеющих разный возраст. Это окаменелости, следы и отпечатки древних растений и животных, окаменевшие споры и пыльца, остатки панцирей и раковин древних водорослей и одноклеточных животных, раковины моллюсков и ряд иных остатков. По ним можно судить о строении и составить представление о характере древних местообитаний и ландшафтов и возрасте тех или иных отложений. Для этого используют так называемые ключевые окаменелости, возраст и условия обитания которых хорошо известны, а также изотопные методы определения возраста горных пород, всевозможных осадков и отдельных окаменелостей.

Для определения последовательных этапов развития жизни и геологических процессов широко используется геохронологическая шкала (рис. 25.1).

Основными единицами геохронологической шкалы являются следующие.

Эон - самая крупная единица геологического времени, объединяющая эры. Их всего два – *криптозой* (*скрытая жизнь, докембрий*) и *фанерозой* (*явная жизнь*).

Эра - единица геологического времени продолжительностью в сотни млн. лет (*катархей* - ниже древнейшего, *архей* - древнейший, *протерозой* - первичная жизнь, *палеозой* - древняя жизнь, *мезозой* - средняя жизнь, *кайнозой* - новая жизнь). Эры состоят из периодов.

Период - единица геологического времени продолжительностью в десятки млн. лет. Названия периодов отражают либо названия мест их описания (кембрийский, девонский, пермский, юрский периоды и др.), либо важнейшие результаты проявления жизни (каменноугольный, меловой и т. п.). В периодах выделяют эпохи.

Эпоха - единица геологического времени продолжительностью в тысячи лет, состоит из веков.

Век— единица геологического времени продолжительностью в сотню лет.

Общая схема развития жизни на Земле. Катархей. Происходит геологическая, химическая эволюция. Климат необычайно жаркий, интенсивная вулканическая деятельность. В конце эры, по всей видимости, зародилась жизнь.

Архейская эра. Появились первые живые организмы. Они были гетеротрофами, использовавшими в качестве пищи органические соединения «*первичного бульона*». Наличие пород органического происхождения - известняка, мрамора и других указывает на существование в архейскую эру прокариот - бактерий и цианей. В результате их деятельности вода в морях постепенно насыща-

лась кислородом. Это привело к появлению бактерий, способных жить в аэробной (кислородной) среде.

В архейскую эру произошли крупные ароморфозы: из прокариотических организмов возникли эукариотические, появились половое размножение, фотосинтез и многоклеточность. Возникновение фотосинтеза положило начало автотрофным организмам. Разделение организмов по способу питания привело к разделению единого ствола жизни на растения и животные. Возникновение многоклеточности повлекло за собой дальнейшее усложнение в организации живых существ. Первые многоклеточные животные напоминали современных кишечнорастных.

Протерозойская эра. Характеризовалась грандиозным горообразованием, многократными похолоданиями (льды доходят до экватора), усиленным образованием осадочных пород. На поверхности суши возникает почва как особое биокосное тело в результате взаимодействия абиотических и биотических (бактерии, цианеи) условий. Почвообразовательные процессы в протерозое подготовили условия для выхода настоящих растений на сушу. В атмосфере появляется фотосинтетический кислород, начинает формироваться *озоновый экран*. Происходит усложнение организмов, совершенствование способов питания и размножения. Господство сине-зеленых водорослей сменяется распространением зеленых водорослей. Крупнейшим ароморфозом этой эпохи считается появление животных с двусторонней симметрией тела (предки кольчатых червей, моллюсков и членистоногих). Следующим важнейшим ароморфозом было возникновение первичных хордовых животных. Их единственным представителем, сохранившимся до наших дней, по-видимому, можно считать ланцетника. Организмы постепенно существенно изменяют атмосферу, форму и состав земной коры, то есть живое становится мощным геологическим фактором.

Палеозойская эра. Характеризуется дальнейшим развитием животных и многоклеточных водорослей с расчлененным телом. В палеозойской эре выделяются следующие периоды.

Кембрийский период. Климат умеренный. Земля почти полностью покрыта морем. Господствующие формы - трилобиты - ныне вымершая группа членистоногих и водоросли - зеленые, красные, бурые и др. Возможно в этот период появились псилофиты – первые представители высших растений. Животный мир представлен большим многообразием беспозвоночных (губки, древние иглокожие, различные моллюски, членистоногие, кольчатые черви и др.).

Ордовикский период. Климат теплый, погружение древнего материка достигает максимума. Процвечают водоросли (единственные растения на Земле) и морские животные. Распространены иглокожие - морские лилии, морские ежи, морские звезды. Много губок, кораллов. Главное событие, происшедшее в ордовикских морях, - появление первых позвоночных животных – бесчелюстных щитковых.

Силурийский период. Климат засушливый и более холодный; происходит подъем суши. Концентрация кислорода в атмосфере достигает 2% (завершается формирование озонового экрана). Все больше обнажается суша, огромные пространства заняты теплыми морями. В морях царствуют морские скорпионы - членистоногие организмы, достигающие трех метров в длину. Главное событие

силурийского периода — завоевание суши растениями. На суше появляются некоторые виды растений — хвощей, плаунов, ряда грибов, мхов и папоротников. В результате ароморфозов возникли покровные, механические и проводящие ткани.

Девонский период. Климат резко континентальный, оледенение, дальнейший подъем суши. Образуются первые леса из гигантских хвощей, плаунов и папоротников. Главным событием периода считается появление необычайного разнообразия рыб, в частности кистеперых, двоякодышащих и распространение наземных споровых растений. Появились первые насекомые, а затем и первые амфибии (стегоцефалы).

Каменноугольный период. В северном полушарии климат жаркий и влажный, в южном — холодный и сухой. Господствуют споровые. В обширных болотах шло образование каменного угля из стволов появившихся папоротникообразных и первых хвойных. Появились древнейшие голосеменные, у которых вместо спор развиваются семена — важнейший ароморфоз, определивший дальнейшую эволюцию растений. От амфибий произошли первые типично наземные животные — первые рептилии.

Пермский период. Происходят мощные горообразовательные процессы, климат сменяется на более сухой и надвигается мощное оледенение. Все это определило вымирание многих органических форм, характерных для палеозойской эры. Сушу завоевывают позвоночные животные, претерпевшие такой ароморфоз, как внутреннее оплодотворение. У животных появляются наружные покровы, защищающие их от высыхания, совершенствуются дыхательная и кровеносная системы. Среди наземных животных преимущество получают рептилии. Среди растений наблюдается вымирание древовидных папоротникообразных и семенных папоротников. Преимущество получают семенные растения — голосеменные. Растения и животные окончательно осваивают сушу, приобретая ряд исключительно важных приспособлений.

Мезозойская эра — эра промежуточной жизни. Господствуют голосеменные растения и гигантские пресмыкающиеся. Мезозойская эра включает три периода — триасовый, юрский и меловой.

Триасовый период. Климат засушливый. Появляются пустыни. Начало дрейфа континентов. В органическом мире наблюдается господство голосеменных (*саговниковых, гинкговых, хвойных*), появление головоногих моллюсков (*белемнитов*). Из всех наземных животных лучше других к засушливому климату приспособлены пресмыкающиеся. Важное значение имеют две группы рептилий: динозавры и рептилии с чертами млекопитающих. В триасе появляются первые млекопитающие — предшественники всех последующих. В водной среде преобладали костистые рыбы и головоногие моллюски. Их изобилие, по-видимому, определило переход некоторых рептилий (*ихтиозавров*) в водную среду.

Юрский период. Климат — засушливый, материки подняты над уровнем моря; на суше большое разнообразие ландшафтов. Господствуют голосеменные и гигантские ящеры (*ихтиозавры, бронтозавры, диплодоки* и др.). Вымирают семенные папоротники и появляются первые покрытосеменные растения, распространившиеся на все материки. Рептилии занимают господствующее поло-

жение и представлены большим числом форм. Появляются летающие ящеры и первые птицы (*археоптерикс*).

Меловой период. Климат влажный (много болот). Завершается дрейф континентов, материки приобретают современные очертания. На дне теплых морей из остатков ракушек образуется мел. В морях процветают формы, похожие на современных акул и костистых рыб. Среди растений наблюдается вымирание голосеменных, их место занимают покрытосеменные растения, появившиеся в результате ароморфоза - развития цветка. В конце мелового периода в различных областях происходят горообразовательные процессы. Сокращаются площади океанов, увеличиваются зоны континентального климата. В этих зонах особые преимущества получают теплокровные – птицы и млекопитающие.

К концу мезозойской эры уже существовали одно- и двудольные растения. Развитие покрытосеменных было связано с параллельным развитием насекомых-опылителей. К этому времени в природе были представлены уже все животные формы, сохранившиеся до наших дней.

Кайнозойская эра. Начало кайнозойской эры связано с великим альпийским горообразованием (все высочайшие горные системы мира возникли приблизительно в это время). В течение кайнозойской эры происходило несколько материковых оледенений, захватывавших огромные площади (особенно в северном полушарии). Кайнозойская эра состоит из трех периодов - третичного (палеоген + неоген) и четвертичного (антропоген).

Третичный период. Климат теплый, к концу прохладный. Шло интенсивное горообразование, в процессе которого образовались Гималаи, Альпы, Анды, Скалистые горы. Характерно развитие степей, господство однодольных покрытосеменных. Развитие животного мира характеризуется дальнейшей дифференциацией насекомых, интенсивным видообразованием у птиц и быстрым прогрессивным развитием плацентарных млекопитающих. К концу периода встречаются уже все современные семейства млекопитающих. Одна из групп обезьян - австралопитеки — дала начало ветви, ведущей к роду человек.

В *четвертичном периоде* кайнозойской эры (2-3 млн. лет назад) наступило оледенение значительной части Земли. Теплолюбивая растительность отступает на юг или вымирает, появляется холодоустойчивая травяная и кустарниковая растительность, на больших территориях леса сменяются степью, полупустыней и пустыней. Формируются современные растительные сообщества. Самым характерным событием следует считать появление человека.

Так схематически по палеонтологическим данным выглядит историческое развитие живой природы на Земле.

Основные этапы и характерные черты эволюции растительного мира.

В протерозойскую эру (около 1 млрд. лет назад) эволюционный ствол древнейших эукариот разделился на несколько ветвей, от которых возникли многоклеточные растения (зеленые, бурые и красные водоросли), а также грибы. Большинство из первичных растений свободно плавало в морской воде (диатомовые, золотистые водоросли), часть прикреплялась ко дну.

Существенным условием дальнейшей эволюции растений было образование почвенного субстрата на поверхности суши в результате взаимодействия

бактерий и цианей с минеральными веществами и под влиянием климатических факторов. В конце силурийского периода почвообразовательные процессы подготовили возможность выхода растений на сушу (440 млн. лет назад). Среди растений, первыми освоившими сушу, были псилофиты.

От псилофитов возникли другие группы наземных сосудистых растений: плауны, хвощи, папоротники, размножающиеся спорами и предпочитающие влажную среду. Примитивные сообщества этих растений широко распространились в девоне. В этот же период появились и первые голосеменные, возникшие от древних папоротников и унаследовавшие от них внешний древовидный облик. Переход к размножению семенами имел большое преимущество, так как освободил половой процесс от необходимости водной среды (как это наблюдается еще у современных папоротников). Эволюция высших наземных растений шла по пути все большей редукции гаплоидного поколения (гаметофита) и преобладания диплоидного поколения (спорофита). Значительного разнообразия достигла наземная флора в каменноугольный период. Среди древовидных широко распространялись плаунообразные (лепидодендроны) и сигилляриевые, достигавшие в высоту 30 м и более. В палеозойских лесах богато были представлены древовидные папоротники и хвощеобразные каламиты. Из первичных голосеменных господствовали разнообразные птеридоспермы и кордаиты, напоминавшие стволами хвойных и имевшие длинные лентовидные листья.

Начавшийся в пермский период расцвет голосеменных, в частности хвойных, привел к их господству в мезозойскую эру. К середине пермского периода климат стал засушливее, что во многом отразилось на изменениях в составе флоры. Сошли с арены жизни гигантские папоротники, древовидные плауны, каламиты, и постепенно исчез столь яркий для той эпохи колорит тропических лесов.

В меловой период произошел следующий крупный сдвиг в эволюции растений — появились цветковые (покрытосеменные). Первые представители покрытосеменных были кустарниками или низкорослыми деревьями с мелкими листьями. Затем довольно быстро цветковые достигли огромного разнообразия форм со значительными размерами и крупными листьями (например, возникли семейства магнолиевых, платановых, лавровых). Опыление насекомыми и внутреннее оплодотворение создали значительные преимущества цветковых над голосеменными, что обеспечило их расцвет в кайнозое. В настоящее время число видов покрытосеменных составляет около 250 тыс., т. е. почти половину всех известных ныне видов растений.

Основные особенности эволюции растительного мира определил автотрофный способ питания. Выход на сушу в условиях автотрофного питания был связан с необходимостью развития приспособлений, обеспечивающих максимально полный контакт с той средой, которая служит источником питания растений, то есть с воздухом и почвой, так как из воздуха растение извлекает углекислый газ, а из почвы поступают растворы минеральных солей. Эти особенности сводятся к следующему:

- 1) Постепенный переход к преобладанию диплоидного поколения над гаплоидным. У многих водорослей все клетки (кроме зиготы) гаплоидны, у голо-

семенных и покрытосеменных почти полностью редуцируется гаметофит и значительно удлиняется в жизненном цикле диплоидная фаза.

2) Независимое половое размножение от капельножидкой среды. Мощное развитие спорофита, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение двойного оплодотворения и обеспечение зародыша запасами питательных веществ.

3) Совершенствование органов размножения и перекрестного опыления у цветковых в сопряженной эволюции с насекомыми. Развитие зародышевого мешка для защиты растительного эмбриона от неблагоприятных влияний внешней среды. Возникновение разнообразных способов распространения семян и плодов физическими и биотическими факторами.

4) В связи с прикрепленным образом жизни на суше растение расчленяется на корень, стебель и лист, развиваются сосудистая проводящая система, опорные и защитные ткани.

5) Огромная регенеративная способность растительного организма как следствие прикрепленного образа жизни. Растение не может уйти от неблагоприятных факторов, поэтому оно вынуждено в процессе эволюции выработать эту способность.

6) Необычайно широкий диапазон модификационных возможностей и большая автономность органов и систем.

Основные этапы и характерные черты эволюции животного мира.

История животных изучена более полно в связи с тем, что они обладают скелетом и поэтому лучше закрепляются в окаменелых остатках. Самые ранние следы животных обнаруживаются в конце докембрия (700 млн. лет). Предполагается, что первые животные произошли либо от общего ствола всех эукариот, либо от одной из групп древнейших. Наиболее близки к предкам простейших животных (*Protozoa*) одноклеточные зеленые водоросли. Не случайно, например, эвглену и вольвокс, способных и к фотосинтезу, и к гетеротрофному питанию, ботаники относят к типу зеленых водорослей, а зоологи - к типу простейших животных.

Разнообразие и количество палеонтологических документов в истории животных резко возрастают в породах, датируемых менее 570 млн. лет. В течение примерно 50 млн. лет довольно быстро появляются почти все типы вторичнополостных животных с прочным скелетом. Широко были распространены в морях силура трилобиты. Возникновение типа хордовых (*Chordata*) относится ко времени менее 500 млн. лет. Комплексы хорошо сохранившихся ископаемых найдены в сланцах Колумбии, содержащих остатки беспозвоночных, в частности мягкотелых организмов типа *Annelida*, к которому при надлежат современные дождевые черви.

Начало палеозоя отмечено образованием многих типов животных, из которых примерно треть существует в настоящее время. Причины такой активной эволюции остаются неясными. В позднекембрийское время появляются первые рыбы, представленные бесчелюстными - *Agnatha*. В дальнейшем они почти все вымерли, из современных потомков сохранились миноги.

В девоне возникают челюстные рыбы в результате таких крупных эволюционных преобразований, как превращение передней пары жаберных дуг в челюсти и формирование парных плавников. Первых челюстноротых представля-

ли две группы: лучеперые и лопастеперые. Почти все ныне живущие рыбы - потомки лучеперых. Лопастеперые представлены сейчас только двоякодышащими и небольшим числом реликтовых морских форм. Лопастеперые имели в плавниках костные опорные элементы, из которых развились конечности первых обитателей суши. Ранее из группы лопастеперых возникли амфибии, следовательно, все четвероногие позвоночные имеют своим далеким предком эту исчезнувшую группу рыб.

Наиболее древние представители амфибий - ихтиостеги обнаружены в верхнедевонских отложениях (Гренландия). Эти животные обладали пятипалыми конечностями, с помощью которых они могли переползать по суше. Все же ряд признаков (настоящий хвостовой плавник, покрытое мелкими чешуйками тело) свидетельствует о том, что ихтиостеги обитали преимущественно в водоемах. Конкуренция с кистеперыми рыбами заставляла этих первых земноводных занимать промежуточные между водой и сушей местообитания.

Расцвет древних амфибий приурочен к карбону, где они были представлены большим разнообразием форм, объединяемых под названием «стегоцефалы». Среди них наиболее выделяются лабиринтодонты и крокодилообразные. Два отряда современных амфибий — хвостатые и безногие (или червяги) — произошли, вероятно, от других ветвей стегоцефалов.

От примитивных амфибий ведут свое начало рептилии, широко расселившиеся на суше к концу пермского периода благодаря приобретению легочного дыхания и оболочек яиц, защищающих от высыхания. Среди первых рептилий особенно выделяются котилозавры - небольшие насекомоядные животные и активные хищники - терапсиды, уступившие в триасе место гигантским рептилиям, динозаврам, появившимся 150 млн. лет назад. Вполне вероятно, что последние были теплокровными животными. В связи с теплокровностью, динозавры вели активный образ жизни, чем можно объяснить их длительное господство и сосуществование с млекопитающими. Причины вымирания динозавров (примерно 65 млн. лет назад) неизвестны. Предполагают, в частности, что таковое могло быть следствием массового уничтожения яиц динозавров примитивными млекопитающими. Более правдоподобной кажется гипотеза, согласно которой вымирание динозавров связано с резкими колебаниями климата и уменьшением растительной пищи в меловом периоде.

Уже в период господства динозавров существовала предковая группа млекопитающих - небольших по размеру с шерстным покровом животных, возникших от одной из линий хищных терапсид. Млекопитающие выходят на передний край эволюции благодаря таким прогрессивным адаптациям, как плацента, вскармливание потомства молоком, более развитый мозг и связанная с этим большая активность, теплокровность. Значительного разнообразия млекопитающие достигли в кайнозое, появились приматы. Третичный период был временем расцвета млекопитающих, но многие из них вскоре вымерли (например, ирландский олень, саблезубый тигр, пещерный медведь).

Прогрессивная эволюция приматов оказалась уникальным явлением в истории жизни, в итоге она привела к возникновению человека.

Эволюция животного мира тесно связана с гетеротрофным питанием и неизбежным при этом подвижным образом жизни. Это привело к по-

явлению компактного, не разветвленного тела, построенного по законам четкой архитектоники. Органы (особенно у высших) связаны тесными коррелятивными связями и наиболее важные спрятаны во внутрь.

Наиболее существенные черты эволюции животного мира заключались в следующем:

1) Прогрессивное развитие многоклеточности и связанная с ним специализация тканей и всех систем органов.

2) Свободный образ жизни (способность к перемещению) в значительной мере определил совершенствование форм поведения, а также автономизацию онтогенеза — относительную независимость индивидуального развития от колебаний факторов среды на основе развития внутренних регуляторных систем.

3) Возникновение твердого скелета: наружного - у членистоногих, внутреннего - у позвоночных. Такое разделение определило разные пути эволюции этих типов животных. Наружный скелет членистоногих препятствовал увеличению размеров тела, именно поэтому все насекомые представлены мелкими формами. Внутренний скелет позвоночных не ограничивал увеличение размеров тела, достигших максимальной величины у мезозойских рептилий — динозавров, ихтиозавров.

4) Возникновение и совершенствование централизованно-дифференцированной стадии организации животных (от кишечнополостных до млекопитающих). На этой стадии произошло разделение насекомых и позвоночных. Развитие центральной нервной системы у насекомых характеризуется совершенствованием форм поведения по типу наследственного закрепления инстинктов. У позвоночных развился головной мозг и система условных рефлексов, наблюдается ярко выраженная тенденция к повышению средней выживаемости отдельных особей. Этот путь эволюции позвоночных привел к развитию форм группового адаптивного поведения, финальным событием которого стало возникновение биосоциального существа - человека.

Проблема эволюции биосферы. В последнее время часто подчеркивается важность исследования проблемы эволюции экосистемы. Эта проблема мало разработана и даже нечетко определены ее границы. Поэтому изложение материала по эволюции экосистем надо рассматривать как первую попытку обобщения имеющихся данных и суждений, часто несколько противоречивых.

Для более глубокого понимания общей картины всего процесса эволюции оказывается важным выяснить, *какие же особенности эволюции проявляются на уровне экосистем?* Заметим, что есть исследователи, считающие, что говорить об эволюции экосистем вообще невозможно, поскольку экосистемы не самовоспроизводятся (не размножаются), не скрещиваются и т. д. Однако так же, как при описании процессов макроэволюции, целесообразным оказалось обратить особое внимание на процессы развития отдельных крупных и мелких групп живых организмов, изменение их онтогенеза, общие эволюционные закономерности формирования органов и функций (хотя ясно, что воспроизводятся не органы и функции), также необходимо выделить в самостоятельный раздел процессы эволюции экосистемы. Это должно привести к более глубокому пониманию всего процесса эволюции.

Изучение палеонтологии *былых биосфер* (Н. И. Вернадский) показало, что в процессе эволюции жизни на Земле структура биогеоценозов и всех других экосистем существенно менялась. Первичные экосистемы были очень простыми и состояли, видимо, из *хемотрофов (анаэробных гетеротрофов)*, затем возникли *фототрофы* и *вторичные анаэробные гетеротрофы*. С возникновением *первичных фототрофных* организмов - фотосинтезирующих микроорганизмов, а также разных групп микроскопических водорослей, эволюционный этап формирования первичных экосистем на Земле завершается и цепь круговорота веществ в примитивной тогда биосфере планеты замыкается. В этих первичных экосистемах должны были создаваться *избыточные биогенные продукты*, что, несомненно, послужило одной из главных предпосылок формирования в последующем разнообразных потребителей органического вещества. Этот этап эволюции экосистем, по-видимому, был крайне длительным: высокая эволюционная устойчивость прокариотных организмов (которые принадлежат к r-стратегистам с огромными потенциями размножения, быстрой сменой поколений и т. д. способствовала ускорению эволюционного процесса и формированию сравнительно неустойчивых экосистем с быстро возникающими и распадающимися компонентами.

Возникновение многоклеточных организмов сопровождалось повышением устойчивости экосистем и открыло возможности для их развития в разных направлениях. Выход растений на сушу имел исключительное значение для ускорения процесса эволюции всей биосферы; происходит завоевание новой среды обитания, быстрое изменение состава атмосферы и уменьшение эрозии континентов и т. д. Но в то же время потребовались сотни миллионов лет, чтобы в экосистемах того периода возникло достаточное число *консументов зеленой массы*. Поэтому *огромное количество органического вещества* оказывалось не потребленным и *выводилось из биотического круговорота* в виде дошедших до нас биогенных горючих ископаемых - каменного угля, нефти, горючих сланцев.

Одним из революционных моментов в дальнейшем развитии экосистем биосферы Земли явилось, по-видимому, возникновение в середине мелового периода однолетников и травянистых растений. Они в сочетании с быстро эволюционировавшими вслед за ними животными и грибами способствовали *резкому ускорению круговорота биогенов* в экосистемах.

В процессе эволюции жизни на Земле важным успехом было образование *биотического круговорота* - создание таких экосистем, в которых одна и та же порция вещества могла многократно использоваться. Это стало возможным, когда экосистемы включили не только организмы - автотрофы (хемо- и фотосинтетиков), но и гетеротрофы. Так возникла вся *триада продуцентов – консументов - редуцентов*. Отсюда важнейшим направлением дальнейшей эволюции экосистем следует признать уменьшение потери вещества из биотических круговоротов и интенсификацию миграции химических элементов. Такая интенсификация биологического круговорота веществ у животных выражается, например, в возникновении теплокровности (млекопитающие затрачивают на создание своей биомассы всего около 1% потребленного ими вещества) и в возникновении однолетних травянистых растений. Как бы то ни было, совершенно ясно, что *в процессе развития жизни на нашей планете происходило усложнение экоси-*

стем, сопровождающееся возрастанием числа одновременно существующих видов, экспансией жизни, охватывавшей ныне всю поверхность планеты, усиливающейся дифференциацией этой живой оболочки на биогеографические области, биомы, формации. Результатом миллиардов лет эволюции экосистемы является современная биосфера Земли, дифференцированная на множество биогеоценозов и включающая более десятка миллионов ныне живущих видов. Повидимому, одним из результатов дифференциации биосферы в ходе эволюции должно было быть и повышение устойчивости биосферы в целом. Но этот вывод, как и многие другие заключения в области выяснения закономерностей и основных черт эволюции биосферы и составляющих ее экосистем, является пока в значительной степени еще умозрительным, предварительным и требует серьезного обоснования.

По своим масштабам и последствиям протекание эволюции на уровне экосистем как будто бы отражают *вековые сукцессии*, охватывающие многие десятки и сотни тысяч лет, и меняющие облик целых. В. Н. Сукачев называл такие вековые сукцессии *филоценогенезами*. В процессе филоценогенеза возникают новые типы фитоценозов, происходящие на основе становления совершенно новых, отсутствовавших ранее сочетаний разнородных организмов, тесно связанных в своей жизнедеятельности общностью судьбы (*консорции*). Филоценогенез сопровождается возникновением новых видов и изменением свойств ранее существовавших видов. Можно выделить, по крайней мере, четыре общие особенности такого процесса: усложнение структуры и насыщение видами; повышение целостности экосистемы; увеличение замкнутости и повышение автономности (повышение независимости внутриценозной среды от флуктуации внешних факторов); повышение степени преобразования абиотических компонентов среды.

Ч. Дарвин показал, что главным условием возникновения внутривидового и межвидового разнообразия оказывается естественный отбор. Нет оснований для сомнений в том, что *главным условием поддержания качественного разнообразия экосистем также является естественный отбор*. Первично действуя на уровне популяций каждого вида, естественный отбор, проходящий в биогеоценозе одновременно по сотням и тысячам популяций, может и должен приобретать новые, малоизученные сегодня формы. Несомненно, что естественный отбор должен в каких-то сложных формах действовать и на уровне целых экосистем. Подчеркнем, что этот отбор (*отбор экосистем*) отличается от упоминавшегося выше *группового отбора* прежде всего тем, что *в процессе отбора экосистем отбираются и сохраняются сложнейшие комплексы взаимосвязанных видовых популяций с конкретными занимаемыми ими местообитаниями*. Не вполне ясны пока результаты, к которым может вести такой отбор (кроме, естественно, выработки общей приспособленности, соответствия конкретным биогеоценозов и других типов экосистем абиотической среды). Так, еще неясно, может ли быть такой отбор направлен на повышение видового разнообразия (и возникновение новых видов) и биопродуктивности экосистем, степени утилизации и повышения эффективности использования источников энергии, повышение информационной емкости и т. п. общих характеристик экосистем. Идея отбора экосистем разделяется далеко не всеми исследователями.

Лекция 26, 27. Происхождение и эволюция человека (антропогенез)

Развитие представлений о происхождении человека. Вопрос о происхождении человека до сих пор, в известной мере, остается одной из сложной проблем. Люди с глубокой древности интересуются своим происхождением. Попытки понять и объяснить, как возник человек, мы встречаем у самых различных племен и народов в их верованиях, легендах, сказаниях. На протяжении многих веков религия мешала сделать вопрос о происхождении человека предметом научного исследования.

Уже ученые античного мира определили прочное место человека в природе, признав животных его предками. Эти взгляды развивали Анаксимандр, Аристотель, который в своей классификации животных разделил их на две группы, поместив в группу «кровяных» человека, а меж ним и другими животными – обезьян. Карл Линней пошел дальше и выделил отряд приматов, вмещающий полуобезьян, обезьян и род людей с одним видом – «человек разумный». Не всеми единодушно было принята система Линнея, где человек в виде рода входил в отряд приматов. Существовали варианты системы, в которых ранг группы людей был чрезвычайно завышен до особого царства природы.

Русский натуралист Афанасий Каверзнев в анонимно опубликованной в Германии книге еще в 1775 году прямо писал о происхождении человека от обезьяны. Надо сказать, что не все ученые упускали из виду своеобразие биологии человека. Тот же Линней писал об отличии человека и обезьян, заключающемся в способности накапливать и передавать в поколениях опыт, используя речь, письменность и печать.

Первая стройная гипотеза о происхождении человека была предложена Ламарком. По его мнению, какое-то наиболее развитое «четверорукое», благодаря обстоятельствам утратило привычку лазить по деревьям, приспособившись ходить на двух ногах. Через несколько поколений эти «четверорукие» должны были превратиться в двуруких, для которых четвероногое хождение стало затруднительным. Все это сопровождалось соответствующими изменениями органов. Положительным в гипотезе было:

- впервые было предложено схематическое представление о естественных факторах, определивших появление человека (прямохождение, переход к новому питанию, общественная жизнь и т.д.);

- высказана идея о животном происхождении человека; сделана попытка раскрыть последовательность постепенного приобретения предками человека «человеческих свойств» (двуногое хождение – новые формы групповой деятельности – речь). Но Ламарк лишь по – новому поставил проблему, не вдаваясь в фактическое доказательство отдельных положений.

Научное разрешение эта проблема получила только после появления эволюционной теории. Дарвин обратил внимание на глубокое сходство в строении и развитии организма человека и позвоночных животных. Он предложил принципиальное решение вопроса и привел многочисленные доказательства развития человека из нижестоящих животных форм. При этом Дарвин опирался не только на собственные исследования, но и на достижения других ученых (Гексли, Геккель, Сеченов, и др.), фактический материал и обобщение которых помогли

обосновать вывод о животном происхождении человека в процессе эволюции. Дарвин синтезировал огромный материал, накопившийся к 70-м годам прошлого века, и убедительно доказал, что человек, как и другие живые существа, произошел путем постепенных изменений его предков, что у него, как и у всех других организмов, можно пронаблюдать явления изменчивости, наследственности, борьбу за существование, естественный отбор. Ч. Дарвин в книге «Происхождение человека и половой отбор» (1871 год) приводит многочисленные факты, подтверждающие развитие человека из более низко организованных форм животного мира:

- факты, убеждающие в сходстве строения и функций человека и других животных;
- факты о сходстве зародышевого развития человека с таковыми у животных;
- рудиментарные органы как доказательства животного происхождения человека.

Доказательства происхождения человека от животных. Место человека в системе животного мира. О родстве человека с животными свидетельствуют данные сравнительной анатомии. У человека нет ни одного органа, который не был бы типичен для млекопитающих. Общими для них являются единый план строения тела. Все кости его скелета могут выдержать сравнение с соответствующими костями обезьяны, летучей мыши или тюленя. То же самое замечается и относительно его мышц, нервов, органов пищеварения и дыхания. Как и у всех млекопитающих, полость тела человека разделена особой мышцей – диафрагмой на грудную и брюшную полости. Имеется замкнутая кровеносная система. Сердце четырехкамерное. Эритроциты крови содержат гемоглобин.

Человек, как и все млекопитающие, рождает детенышей, которые вынашиваются в теле матери и затем вскармливаются молоком.

На ранних этапах развития зародыш человека трудно отличить от зародышей других позвоночных животных. В возрасте 1,5-3 месяцев у него имеются жаберные щели, а позвоночник оканчивается хвостом. В пять месяцев весь зародыш покрыт нежными мягкими волосами, причем расположение волос у него такое же, как у обезьян. Специфические (видовые) человеческие особенности возникают лишь на самых поздних стадиях развития. В процессе зародышевого развития у человека появляется, а затем исчезает ряд подобных признаков. Таким образом, вся жизнь человека является быстрым повторением тех изменений и превращений, которые пройдены предками в течение длительного исторического развития.

Некоторые из признаков животных сохраняются у взрослого человека в виде рудиментов и атавизмов.

Рудименты (лат. – остаток) являются остатками более развитых органов наших далеких предков. Такие органы обычно почти не выполняют свойственной им и ставшей ненужной функции. Например, рудиментами являются мелкие редкие волосы на теле, являющиеся остатками волосяного покрова. До сих пор в коже человека сохранились и мельчайшие мышечные волокна, при помощи которых поднимаются от страха или холода волоски, рассеянные по всему его телу. Во внутреннем углу глаза сохранился рудимент третьего века, хорошо развитого у птиц, пресмыкающихся. К рудиментарным органам относятся и зубы мудрости.

Копчик является рудиментом хвоста. Потерял свое первоначальное значение червеобразный отросток слепой кишки человека – аппендикс, который у многих млекопитающих принимает участие в переваривании пищи.

Рудиментарные органы обычно имеются у всех людей. Всего у человека насчитывают свыше 90 рудиментов. Все эти рудименты бесполезны для человека и являются наследием животных предков.

Атавизмы (лат. – отдаленный предок) являются необычайно сильно развитыми рудиментами. Иногда рождаются люди с наружным хвостом. Известны случаи, когда зародышевый волосяной покров не исчезает после рождения ребенка, а, сильно развиваясь, сохраняется на всю жизнь. У некоторых людей (и у мужчин, и у женщин) встречаются дополнительные соски.

Эти признаки далеких предков проявляются в том случае, если нормальное развитие организма нарушается какими-либо условиями. Существование рудиментов и атавизмов – одно из важных подтверждений происхождения человека от животных.

Приведенные выше сравнительно-анатомические и эмбриологические данные не оставляют сомнений в животном происхождении человека.

По строению и физиологическим особенностям к человеку ближе других животных стоят человекообразные обезьяны из отряда приматов: шимпанзе, гориллы, орангутанги и близкие к ним гиббоны.

Сходство с человекообразных обезьян с человеком проявляется и во внешнем облике, и в размерах тела, и в способе передвижения, и в строении различных систем органов. Как и у большинства приматов, у человека хорошо развит головной мозг. Есть все типы зубов: резцы, клыки, коренные, происходит полная смена молочных зубов на постоянные. Как все приматы, человек обладает пятипалыми, очень подвижными передними конечностями хватательного типа. Строение уха, глаз, кожи человека очень сходно со строением этих органов у человекообразных обезьян. Поведение человекообразных обезьян во многом напоминает поведение человека. Они выражают чувства радости, гнева, печали, нежно ласкают детенышей, заботятся о них, наказывают за непослушание. У них хорошая память, высокоразвитая высшая нервная деятельность.

Все это доказывает несомненное родство человека и человекообразных обезьян.

По своему физическому строению в традиционной системе человек занимает следующее положение в царстве животных: тип – Хордовые (Chordata), подтип – Позвоночные (Vertebrata), класс – Млекопитающие (Mammalia), инфракласс Плацентарные (Eutheria), отряд – Приматы (Primates), подотряд Высшие приматы или Человекоподобные (Anthropoidea), надсемейство – гоминоиды (Hominoidea), включающее семейства – гиббоновые (Hylobatidae) с 2 родами, человекообразные (Pongidae) (шимпанзе, карликовый шимпанзе бонобо, горилла, орангутан) и семейство – Люди (Hominidae), род – Человек (Homo) с единственным современным видом – Человек разумный (Homo sapiens). Различие между человеком и человекообразными обезьянами этой системой принято на уровне семейств.

Однако, существуют 2 подхода к реконструкции филогенеза, которые нередко применяются совместно. Первый основан на изучении ископаемых форм,

второй – на сравнительном анализе ныне живущих организмов. Последний базируется на предположении, что степень сходства видов является мерой их родства. Располагая оценками сходства или различия таксонов, можно построить филогенетическое дерево изучаемой систематической группы, например, отряда приматов.

Палеонтологическая летопись приматов очень фрагментарна. Более или менее полно, да и то с пробелами, «задокументирован» только последний отрезок филогенетической линии человека протяженностью около 4 млн. лет. Более надежную информацию дает сравнение ныне живущих форм. В настоящее время наиболее точные филогенетические реконструкции получают путем сопоставления нуклеиновых кислот и белков.

Сходство геномов человека (% гомологичных локусов) с шимпанзе, полученное с помощью генетических и молекулярно-биологических методов (метод молекулярной гибридизации ДНК, иммунологический метод и др.), – 91%, гориллой – чуть меньше, гиббоном – 76%, макака-резус – 66%, блохой – 6%. Для сравнения между мышью и крысой (2 рода одного семейства) сходство всего лишь 64%.

Одно из первых исследований молекулярной эволюции приматов, основанное на иммунологических сравнениях белков сыворотки крови, провел в начале 60-х годов Гудмен. Было показано, что по ряду белков африканские человекообразные обезьяны (шимпанзе и горилла) более сходны с человеком, чем с азиатскими человекообразными обезьянами (орангутаном и гиббоном). К тому же выяснилось, что генетическая близость шимпанзе и гориллы не больше сходства каждой из этих обезьян с человеком. Такие результаты противоречили традиционной систематике, согласно которой шимпанзе, горилла и орангутан объединяются в семейство понгид, а человек выделяется в отдельное семейство гоминид.

Определение возраста общих предков дивергировавших видов по результатам сравнений нуклеиновых кислот и белков основано на применении гипотезы молекулярных часов, предложенной в 1962 г. Цукеркандлем и Полингом. Идея этих часов выражается формулой $d = 2\lambda t$, где d – эволюционное расстояние между двумя сравниваемыми видами или число мутационных замен, накопленных в двух ветвях, их соединяющих; λ – скорость замен; t – время, прошедшее с момента расхождения сравниваемых видов. Для определения времени t при известном эволюционном расстоянии d необходимо знать скорость замен λ . Последнюю можно оценить в том случае, если имеется надежная палеонтологическая или иная датировка времени расхождения хотя бы одной сравниваемой пары видов. Получение такой оценки называется калибровкой молекулярных часов. В 1967 г. Сэррич и Уилсон, основываясь на результатах иммунологического сравнения альбуминов приматов, сделали вывод о правильности гипотезы молекулярных часов. Откалиброванные ими молекулярные часы «показали», что человек и шимпанзе разошлись около 5 млн. лет назад. Позднее она была подтверждена в других, более обстоятельных исследованиях. С учетом дополнительных исследований был сделан вывод, что человек и орангутан разошлись 13 – 16 млн. лет назад. Эта датировка считается очень надежной и чаще всего используется для калибровки молекулярных часов при реконструкции эволюционной ис-

тории приматов. Ныне большинство специалистов отказались от идеи универсальных молекулярных часов и приняло концепцию локальных часов, согласно которой скорость накопления мутационных замен может быть относительно постоянной только в определенных временных интервалах и не для всех информационных молекул.

Согласно расчетам, учитывающим это обстоятельство, гиббоны отделились от других гоминоидов 17,9 млн. лет назад, орангутаны от людей, шимпанзе, горилл – 13,9 млн. лет, гориллы от шимпанзе и людей – 7,2 млн. лет, люди от шимпанзе 4,9 – 5,9 млн. лет назад. По некодирующим нуклеотидным последовательностям человек и шимпанзе различаются на 1,6%, человек и горилла – на 1,8%. По аминокислотным последовательностям секвенированных белков первые одинаковы на 99,6%, вторые – на 99,3%. Кардинальные изменения в представлениях о филогении гоминоидов, вытекающие из данных молекулярной эволюционной генетики, требуют пересмотра систематики этого надсемейства. В «ДНКовой» классификации приматов все представители надсемейства Hominoidea включаются в семейство Hominidae, то есть семейство людей. Между тем традиционные системы обычно подразделяют указанное надсемейство на три семейства Hylobatidae (гиббоновые), Pongidae (понгид), включающее орангов, горилл и шимпанзе, и Hominidae. Необычайная генетическая близость человека с шимпанзе приводит к мысли о возможности их объединения не только на уровне подтрибы, но даже на уровне рода.

Отличие человека от человекообразных обезьян. Как бы ни была велика степень сходства между человеком и человекообразными обезьянами, между ними имеются существенные различия.

Важнейшие отличительные особенности в строении человека связаны с его прямохождением. Вертикальное положение туловища у человека обусловило ряд изменений в строении скелета (в особенности позвоночника, таза, кисти), мускулатуры, в расположении внутренних органов и т.д.

Различия человекообразных обезьян и человека наблюдаются также в строении черепа и мозга. Череп человека не имеет сплошных надбровных дуг, мозговая часть преобладает над лицевой, лоб высокий, челюсти слабые, клыки маленькие, на нижней челюсти имеется подбородочный выступ. У обезьян, наоборот, сильнее развита лицевая часть, особенно челюсти.

Мозг человека примерно в 2,5 раза больше мозга человекообразных обезьян по объему (1400—1600 см³ против 600 см³) и в 3,5 раза - по площади его поверхности. У человека сильно развиты мозговые борозды и извилины, теменные, лобные и височные доли, с которыми связаны главнейшие центры высшей нервной деятельности.

Главной отличительной чертой человека является его способность к изготовлению орудий и их использование в труде и общественной жизни. Созданные орудия облегчили жизнь человека и приобрели решающее значение в становлении человека.

Основные этапы и направления антропогенеза. Учеными найдены многочисленные ископаемые остатки (отдельные кости, зубы, фрагменты скелета, орудия и др.), которые отражают определенные стадии в становлении человека. Палеонтологические данные представляют собой прямые доказательства

эволюции человека. Изучение современных и ископаемых приматов дают материал, позволяющий понять, каким образом возникли характерные особенности человека, которые в итоге вывели его за пределы мира животных.

Человек относится к отряду приматов (Primates), и эволюционная история человека есть часть филогенеза этой группы. Приматы возникли от примитивных насекомоядных млекопитающих (*Insectivora*), отдельные группы которых перешли к лазающей древесной жизни. К основанию эволюционного ствола приматов, возможно, близки древесные землеройки — тупайи (*Tupaiaidae*), обитающие ныне в тропических лесах Малайского полуострова и Филиппинских островов.

Эволюционная ветвь насекомоядных, ведущая к приматам, обособилась, вероятно, еще до конца мезозоя. Из позднемеловых отложений известны ископаемые остатки животных, которых ряд палеонтологов рассматривает уже в качестве примитивных приматов. Это были пургатории (*Purgatorius*) - мелкие зверьки с признаками приспособлений к лазающей древесной жизни. Вероятно, они имели ночную активность, как и другие мезозойские млекопитающие, и питались насекомыми и плодами деревьев.

Из самых нижних горизонтов палеоцена известны остатки лемуroidей (*Lemuroidea*) - наиболее примитивной группы среди современных приматов. Лемуры ныне обитают в тропических лесах Мадагаскара, Африки и Южной Азии. Они ведут сумеречный и ночной древесный образ жизни. Это небольшие животные, в среднем достигающие размеров кошки, с длинным хвостом, пушистым мехом и удлинённой мордочкой. Глаза у лемуров обращены еще не прямо вперед, как у более высокоразвитых приматов, а несколько косо — вперед и вбок. У лемуров сохраняется довольно хорошо развитое обоняние. Этих симпатичных зверьков иногда называют «полуобезьянами», подчеркивая, что они еще не приобрели всего комплекса признаков, характерного для высших приматов, и занимают по уровню организации промежуточное положение между последними и древесными землеройками.

От каких-то примитивных лемуров в первой половине палеогена возникли настоящие обезьяны - антропоиды (*Anthropoidea*). Вероятно, их обособление от лемуров было связано с переходом к дневной активности, сопровождавшимся усилением роли зрения, увеличением размеров и совершенствованием строения головного мозга, развитием стайного образа жизни и связанных с ним социальных форм поведения.

По мнению ряда антропологов, от общего корня с антропоидами произошли тарзиевые, или долгопяты (*Tarsioidea*), — своеобразная обособленная группа ночных насекомоядных приматов, в организации которых причудливо сочетаются примитивные и специализированные черты.

Древнейшие (фрагментарные) остатки антропоидов известны из среднеэоценовых отложений Алжира (*Algeripithecus*) и верхнеэоценовых слоев Бирмы и Египта. В раннем олигоцене существовали уже достаточно разнообразные их представители. Наиболее известен из них парапитек (*Parapithecus*), близкий по уровню организации к низшим мартышкообразным обезьянам (*Cercopithecidae*) и, возможно, принадлежавший к группе, которая была предковой для более высокоразвитых антропоидов.

Из нижнеолигоценовых отложений Египта известны кроме парапитеков ископаемые остатки более высокоразвитых обезьян, названных проплиопитеками (*Propliopithecus*). Проплиопитек, судя по особенностям строения его нижней челюсти и зубов, мог быть предком гиббонов (*Hylobatidae*), которых многие ученые рассматривают уже как низших представителей человекообразных, или антропоморфных приматов (*Hominoidea*, или *Anthropomorpha*). Помимо гиббонов к антропоморфным приматам традиционно относят семейства высших человекообразных обезьян (*Pongidae*, или *Simiidae*), к которым принадлежат современные шимпанзе (*Pan*), гориллы (*Gorilla*) и орангутаны (*Pongo*), и семейство людей (*Hominidae*).

Виды людей являются потомками ближайшего общего предка современных африканских человекообразных обезьян и человека. Возможным прототипом этого предка служит карликовый шимпанзе, или бонобо (*Pan paniscus*), который по некоторым морфометрическим параметрам удивительно сходен с самыми ранними гоминидами - австралопитеками. Гипотеза шимпанзоидного предка показывает, что по пропорциям тела обыкновенный шимпанзе (для бонобо нет сопоставимых данных) проделал в 5 раз более короткий путь от общего с человеком предшественника, чем человек. Этот предковый вид, очевидно, жил в Африке, поскольку все его близкие родичи родом из Африки

Некоторые антропологи полагают, что общим предком человекообразных приматов (антропоморфов) является проконсул (*Proconsul*), ископаемые остатки которого были обнаружены в раннемиоценовых отложениях Восточной Африки в Кении. Проконсул был типичной мозаичной формой, в организации которой соединились некоторые признаки низших обезьян, гиббонов и шимпанзе.

Расхождение филогенетических стволов, ведущих к двум семействам антропоморфов — человекообразным обезьянам (понгидам) и людям (гоминидам), произошло, возможно, уже в миоцене (по разным оценкам от 15 до 25 млн лет назад). Из верхнемиоценовых отложений Европы известны ископаемые остатки обезьян - дриопитеков (*Dryopithecus*), которые по основным особенностям строения и по размерам тела напоминали современных шимпанзе. Многие антропологи рассматривают дриопитеков как возможных непосредственных предков всех высших антропоморфов, т. е. понгид и гоминид.

В качестве наиболее древних и примитивных представителей эволюционного ствола гоминид многие антропологи рассматривают рамапитека (*Ramapithecus*) и близкого к нему сивапитека (*Sivapithecus*), ископаемые остатки которых были обнаружены в верхнемиоценовых отложениях Индии, с абсолютным возрастом около 12 млн лет, а также в близких по времени возникновения отложениях в Китае, Кении и Венгрии. У рамапитековых, как и у гоминид, зубные ряды левой и правой сторон сзади расходятся друг от друга, а не идут параллельно, как у большинства обезьян; клыки относительно малы, а коронки крупных коренных зубов покрыты толстым слоем эмали. Вероятно, сивапитеки и рамапитеки были уже полностью наземными всеядными обезьянами. Они широко расселились в Африке, Европе и Южной Азии в конце миоцена и существовали, вероятно, с 14 до 8 млн. лет назад. Теперь эти формы рассматривают чаще, как предки орангутана.

Сегодня виды гоминид обычно подразделяются всего на два рода: настоящих людей (*Homo*) и австралопитеков (*Australopithecus*). Молекулярные систематики предлагают выделить австралопитеков в отдельный подрод рода *Homo*. До середины 90-х гг. древнейшим известным предком современного человека считался афарский австралопитек (*A. afarensis*), живший 3-4 млн. лет назад. К этому виду принадлежит знаменитая Люси, хорошо сохранившийся скелет которой был найден в 1974 г. в Эфиопии. В последнее время на роль нашего древнейшего известного прародителя выдвигается не так давно описанный *Ardipithecus ramidus*. Возраст его остатков, также обнаруженных в Эфиопии, составляет около 4.5 млн. лет. По мнению специалистов, он не может быть признан ни человекообразной обезьяной, ни человеком и, видимо, представляет собой то самое "недостающее звено" в генеалогии *Homo sapiens*, которое так долго искали антропологи. Изучение его внешнего облика подтверждает гипотезу шимпанзоидного предка. Известны и более древние остатки австралопитековых возрастом 5-6 млн. лет. Однако они слишком фрагментарны для того, чтобы их можно было как-то идентифицировать.

Афарского австралопитека сменил мало отличающийся от него африканский (*A. africanus*), живший 2-3 млн. лет назад. Оба эти вида принадлежат к числу грацильных (тонких, стройных) австралопитеков. И тот и другой считаются нашими предками. Однако некоторые палеоантропологи помещают африканского австралопитека в самое основание тупиковой ветви, ведущей к так называемым массивным австралопитекам (*A. robustus* и *A. boisei*), существовавшим 1,3-2,2 млн. лет назад. Последние, по общему мнению, не относятся к числу наших прародителей.

Австралопитеки ходили на двух ногах (в Танзании обнаружены следы двуногих существ, датируемые 3,6 млн. лет), хотя их походка по своему механизму несколько отличалась от нашей. Объем мозга этих приматов, остатки которых были найдены в Восточной и Южной Африке, составлял 350-500 см³.

Первый известный нам представитель рода *Homo* появился более 2 млн. лет назад. Это был *Homo habilis* - человек умелый. По ряду признаков, например по строению лица и зубов, он мало отличается от своего вероятного предшественника - африканского австралопитека. Какими соображениями руководствовались исследователи, причислившие его к настоящим людям?

Прежде всего, они приняли во внимание, что объем мозга *H. habilis*, достигающий 650-700 см³ и даже, в одном случае, 750-800 см³, существенно превышает объем мозга австралопитековых, а его нижние конечности лучше приспособлены к передвижению на двух ногах. Они также учли, что самки этого вида имели большую ширину таза, что позволяло им рожать детенышей с более крупной головой. Интересно, что этот вид характеризуется, как и виды австралопитеков, громадным половым диморфизмом: самки гораздо мельче самцов.

Таким образом, эволюционный переход к человеку умелому ознаменовался сопряженным, и притом значительным, изменением признаков, определяющих два главных человеческих качества: "ум" и бипедию, т.е. двуновость. Он обладал и третьим основным качеством человека: комплексом "тру-

довой руки". Название вида призвано подчеркнуть его умение изготавливать каменные орудия. Технология, применявшаяся при создании этих примитивных орудий, получила название олдувайской культуры, поскольку первые находки ее возможных творцов были сделаны в ущелье Олдувай на территории Танзании. Этот, как считают, редкий вид, ареал которого охватывал Восточную и Южную Африку, исчез около 1.75 млн. лет назад.

Древнейшие люди (архантропы). Второй вид *Homo* появился как раз тогда, когда исчез *H. habilis*. Это был человек прямоходящий - *Homo erectus* (название оказалось не совсем удачным, так как теперь известно, что прямохождение возникло задолго до появления этого вида). Объем его мозга варьирует от 800 до 1300 см³ (среднее значение - 1100 см³), а пропорции тела, если не брать в расчет голову, близки к пропорциям современного человека. В отличие от *H. habilis*, вероятным потомком которого он был, у него менее массивное лицо, меньшие по размеру коренные зубы и более короткие руки. Однако у него, как и у ранних гоминоид, нет выраженного подбородка, который появился только у современного человека. Он существенно усовершенствовал каменные орудия и стал создателем ашельской культуры, названной так по местечку Сент-Ашель во Франции.

H. erectus, в отличие от *H. habilis*, - вид-долгожитель. Самые древние его остатки найдены в Восточной Африке и имеют возраст 1.7 млн. лет. (В Южной Африке обнаружены фрагменты черепа, приписываемого *H. erectus* и датированного 1.8 млн. лет. Однако есть мнение, что они принадлежат *H. habilis*. Это первый широко распространенный вид гоминоид, который освоил и Африку, и Европу. Его расселение по просторам последней началось не позднее 1 млн. лет назад. К виду *H. erectus* принадлежат знаменитые синантроп, или "пекинский человек" и питекантроп, или "яванский человек". Люди этого вида умели поддерживать огонь. Самое древнее их кострище, возрастом 1.5 млн. лет, найдено в Кении. Без использования огня они вряд ли смогли бы расселиться по Европе, переживавшей во времена их миграции ледниковый период, который наступил как раз около 1 млн. лет назад. Самые поздние остатки *H. erectus* датируются 250 тыс. лет. Надо отметить, что некоторые авторы выделяют, помимо двух упомянутых, и другие виды ископаемых настоящих людей, а именно, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. antecessor*, *H. neanderthalensis*. Существует также мнение, что *H. erectus* не принадлежит к числу наших прародителей.

Здесь принята наиболее устоявшаяся на сегодня концепция человеческой родословной. Она лучше всего соответствует тенденции к понижению рангов таксонов гоминоидов, отчетливо проявившейся в последние годы. Эта тенденция выдвигает убедительную альтернативу неоправданному дробительству, свойственному многим палеоантропологам.

Древние люди. Древнейших людей сменили древние люди или **палеоантропы**. Останки их были обнаружены в Европе, Азии и Африке. Жили они около 200-500 тыс. лет назад. Таксономический статус их остается дискуссионным. Многие рассматривают их как промежуточную стадию между архантропами и человеком современного типа - *Homo sapiens* в качестве особого вида, названного по месту первой европейской находки древних людей в долине р. Неандер-

таль – неандертальцами – *Homo neandertaliensis*. В последнее время они чаще рассматриваются как подвид *Homo sapiens neandertaliensis*.

Они появились более полумиллиона лет назад. Средний объем их мозга, равный приблизительно 1400 см^3 , был таким же, как у современных людей, чего нельзя сказать о форме черепа. Низкие и длинные черепа этих ранних представителей *H. sapiens* частично сохранили такие примитивные черты, как сильно выраженные, не разделенные на части надбровные дуги, утолщенные кости и несколько выступающее "обезьяноподобное" лицо. Человек такого типа получил название *архаичного H. sapiens*. Где и когда он возник, пока неясно, хотя многие уверены, что в Африке. Наиболее древние его остатки были найдены в Африке и Европе, а менее древние – в Азии. К числу наиболее ранних африканских находок принадлежат фрагменты черепа из Бодо (Эфиопия), возраст которых составляет 600 тыс. лет, и сходные по возрасту остатки из Южной Африки. Хорошо известны еще более древние, хотя и проблематичные остатки из Тигенифа (Алжир), датируемые 800-700 тыс. лет, которые ранее причислялись к *H. erectus*. Древнейшие европейцы нашего вида, жившие около 500 тыс. лет назад, известны по берцовой кости из Боксгроува (Англия) и знаменитой челюсти из Мауэра, близ Гейдельберга (в связи с этим архаичных *H. sapiens* иногда выделяют в отдельный вид *H. heidelbergensis*). На протяжении длительного времени архаичные *H. sapiens* были современниками *H. erectus*, вымерших, как уже было сказано, четверть миллиона лет назад появились местные разновидности *H. sapiens*. Среди них наиболее известна европейская разновидность – *неандертальский человек*. Обычно его выделяют в отдельный подвид под названием *H. sapiens neanderthalensis*.

Эволюция его предшественников, по-видимому, протекала в Европе, где были обнаружены промежуточные формы ("пренеандертальцы"), связывающие неандертальцев с самыми ранними представителями *H. sapiens*. Физическое своеобразие этих людей связано с их приспособленностью к суровому климату ледникового периода. Во время оледенения, начавшегося 110 тыс. лет назад, в холодных северных районах Западной и Центральной Европы обитали более выраженные ("классические") неандертальцы, чем в южных и восточных. Средний объем головного мозга представителей этого подвида – 1500 см^3 . Они имели продолговатые, относительно низкие черепа с выступающей затылочной областью (костным "шиньоном"), крупные лица, зубы и надбровные дуги.

Их довольно развитая культура изготовления орудий получила название мустьерской, так как впервые орудия такого типа были найдены в пещере Ле-Мустье на юго-западе Франции. Вымерли неандертальцы около 30-35 тыс. лет назад.

Ископаемые люди современного типа (неоантропы). Восточно-азиатские и африканские современники неандертальца сильно отличались от него и друг от друга. Наибольшим сходством с современным человеком обладали поздние архаичные *H. sapiens* из Африки (типа так называемого "родезийского человека"), изготовлявшие ашельские орудия. Именно они, по мнению большинства палеоантропологов, и стали предками нашего подвида *H. sapiens sapiens* (рис. 26.4, б), который первоначально появился, если судить по костным

остаткам, около 100 тыс. лет назад. Сначала он обитал только в Африке и Передней Азии, а затем расселился по всей Ойкумене.

Возникновение людей современного физического типа, сменивших древних людей, произошло относительно недавно, около 40 тыс. лет назад. По месту первой находки (грот Кро-Маньон во Франции) эти люди были названы *кроманьонцами*. Вымершие кроманьонцы и ныне существующие люди принадлежат к одному виду – Человек разумный – *Homo sapiens sapiens*. Внешне кроманьонцы почти не отличались от ныне живущих людей. Однако они характеризуются небывалым психическим развитием. Емкость черепа осталась такой же, как у древних людей (около 1400 см³), но форма его существенно изменилась: большое развитие получили лобные доли и зоны, связанные с развитием речи. Лицевая часть черепа уменьшилась, подбородочный выступ хорошо развит, что свидетельствует о развитой речи.

О высоком умственном развитии кроманьонцев свидетельствуют резкие изменения, происшедшие в их жизни. Орудия *H. s. sapiens* были более совершенны, чем орудия современных им неандертальцев.

Техника изготовления орудий труда и предметов была много совершеннее, чем у неандертальцев. Человек умел шлифовать, сверлить, знал гончарное дело. Изучение орудий труда кроманьонцев показывает, что уже в то время человек умел сшивать шкуры животных и изготавливать из них одежду, жилье. Все это делало человека менее зависимым от климатических условий. Именно поэтому люди начинают осваивать ранее недоступные для них районы земного шара. Остатки кроманьонцев были обнаружены в Европе, Азии, Африке и Австралии.

Кроманьонцы ловили рыбу, охотились на крупных животных – диких лошадей, северных оленей, шерстистых носорогов, мамонтов. Охота на крупных животных таила постоянную опасность, борьба с ними была рискованной и не всегда приносила успех. Поэтому кроманьонцы начали приручать диких животных, которые стали для людей ходячей мясной кладовой. Первой была приручена собака, затем были одомашнены свиньи, овцы, козы, коровы.

Крючковатыми ветками, каменными и роговыми мотыгами кроманьонцы разрыхляли почву и высевали зерна злаков. Созревшие колосья они обрезали каменными серпами и ножами, а зерна растирали на каменных зернотерках. Бродячий охотник превратился в оседлого земледельца, который стал жить в поселках и выращивать хлеб.

На этом этапе произошло еще одно крупное событие в жизни людей – возникло искусство. В пещерах на стенах обнаружены великолепные рисунки, на которых изображены эпизоды охоты, пляски, люди. Рисунки сделаны охрой и другими минеральными красками или нацарапаны.

Кроманьонцы жили родовым обществом. В их развитии особую роль стали играть воспитание, обучение, передача опыта. Оберегая свое потомство – свое будущее – и стариков – живых носителей накопленного опыта (знание способов охоты, выделки орудий, традиций, обычаев), человек обретает способность жертвовать собой во имя популяции, племени, семьи.

Вопрос о центрах происхождения человека. Надо сказать, что вопрос о месте возникновения современного человека долгое время был, да и сейчас еще остается, предметом дискуссий. Основных конкурирующих гипотез - две.

Согласно первой все современные люди имеют общее происхождение, согласно второй - люди разных рас имеют различное происхождение.

Первая, называвшаяся ранее теорией моноцентризма, предполагает возникновение современного человека на каком-то одном континенте с последующим замещением других популяций человека мигрантами.

Расовые признаки являются результатом приспособления к разным условиям существования на разных географических территориях и носят адаптивный характер. Расы – географические подвиды единого вида. С позиций моноцентризма современные человеческие расы сформировались относительно поздно, 25—35 тыс. лет назад, в процессе расселения неантропов из области их возникновения. В настоящее время гипотеза моноцентризма свелась к гипотезе африканского происхождения современных людей.

Вторая, называвшаяся прежде теорией полицентризма, основана на представлении о параллельной непрерывной эволюции местных континентальных разновидностей *H. erectus*, приведшей в конечном итоге, через стадию архаичных *H. sapiens*, к появлению рас *H. s. sapiens*. Сторонники теории полицентризма (впервые обоснованной Ф. Вайденрайхом в 1939 - 1943 гг.) утверждают, что человек разумный возник в нескольких местах планеты из разных предковых форм, принадлежащих к палеоантропам, или даже архантропам. Вейденрейх считал, что от синантропа произошли монголоидная и американская расы, от яванского питекантропа – австралийская раса, от родезийского человека – негроидная, от неандертальцев – европоидная раса. Согласно этой гипотезе расовые признаки определяются генетическими особенностями предков. Расы – отдельные виды, поэтому они неодинаковы, в том числе и по умственным способностям.

Таким образом, теория полицентризма считает более вероятной параллельную эволюцию нескольких филетических линий гоминид с независимым приобретением особенностей последующих стадий, от архантропов до неантропов, на разных континентах Старого Света. Современные большие расы человека — европеоиды, негроиды, монголоиды и австралоиды — выводятся при этом от разных подвидов палеоантропов или даже архантропов.

Аргументом против крайнего полицентризма (понимаемого как длительная, полностью независимая и параллельная эволюция разных филетических линий) является биологическое единство современного человечества, представляющего собой единый биологический вид, в пределах которого происходило и происходит свободное скрещивание расовых группировок любого ранга. В этом отношении человек отличается от большинства других видов организмов, у которых внутривидовая дифференциация с возникновением подвидов обычно ведет к обособлению некоторых из них в качестве новых филетических линий, теряющих генетическую связь с родоначальной формой. Может быть, эта особенность человека как-то связана со специфическим характером его эволюции, определяемым наличием особой социальной среды и фонда материальной культуры, опосредующих взаимоотношения людей с внешним миром и позволяющих человеку приспосабливаться к изменениям внешних условий, не изменяя своих основных биологических характеристик.

Ныне большинство палеоантропологов склоняется к гипотезе широкого моноцентризма. Согласно представлениям широкого моноцентризма, каждый

новый вид рода *Номо*, соответствовавший новой стадии антропогенеза, формировался в пределах какой-то определенной части ареала предкового вида и затем расселялся из этого центра, постепенно вытесняя предковую форму и отчасти гибридизируясь с нею. Так, в концепции широкого моноцентризма прародиной неантропов считают обширную территорию, включавшую Переднюю Азию и, возможно, Юго-Восточную Европу (некоторые ученые в качестве прародины неантропов рассматривают Африку). Основанием для этого является, с одной стороны, наличие ряда прогрессивных особенностей (слабо развитый надглазничный валик, более высокий лоб и др.) у неандертальцев, населявших указанные области, с другой - уже упоминавшиеся трудности, возникающие при попытках вывести неантропов от ряда периферических популяций палеоантропов, в частности от классических неандертальцев Западной Европы. Причина этих затруднений в наличии у последних специфических особенностей, которые, возможно, возникли в связи с развитием приспособлений к жизни в суровых условиях приледниковой зоны. Расовые признаки по этой гипотезе с одной стороны определяются гибридизацией смешивающихся форм человека, а с другой - адаптивными особенностями как результата приспособления к новым условиям существования.

В целом, эволюция рода *Номо* наиболее точно соответствует модели сетчатой эволюции. Во всяком случае, какую бы из рассмотренных нами концепций антропогенеза ни принимать, фактом является биологическое единство современного человечества, будущее развитие которого (после ликвидации расовых барьеров, имеющих историческое и социальное происхождение), вероятно, пойдет по пути постепенного слияния всех рас.

В тесной связи с этими гипотезами находится вопрос о происхождении рас человека.

Расы современного человека. Расы человека по своему происхождению соответствуют подвидам, т. е. крупным аллопатрическим популяциям, которые складываются в различных областях видового ареала, в какой-то мере обособленных друг от друга. Обычно подвиды приобретают под контролем естественного отбора особенности, являющиеся приспособительными к условиям их обитания. Некоторые отличительные особенности больших человеческих рас поддаются истолкованию как приспособительные признаки. Так, темная пигментация кожи у представителей негроидной и австралоидной рас, очевидно, является адаптацией к жизни в тропическом поясе, защищая организм от ультрафиолетового облучения. Точно так же курчавые волосы, образующие густую «шапку», предохраняют голову от перегрева, а характерные для южных рас пропорции тела с относительно коротким туловищем и длинными конечностями более благоприятны для увеличения теплоотдачи. Противоположный тип телосложения монголоидной расы позволяет, напротив, уменьшить теплоотдачу за счет уменьшения отношения поверхности тела к его массе, что может иметь приспособительную ценность в условиях резко континентального климата Центральной Азии, с сильными морозами и ветрами в зимний период. Характерный узкий разрез глаз представителей монголоидной расы, прикрытых продольными складками верхних век, возможно, уменьшает риск засорения глаз пылевыми частицами при сильном ветре. Труднее объяснить приспособительный смысл

основных признаков европеоидной расы (светлая кожа, высокая переносица и длинный узкий нос, обильный волосяной покров и др.). Возможно, некоторые из них, как и вообще многие внешние отличительные расовые признаки у человека, не имея собственной приспособительной ценности, возникли коррелятивно как результат плейотропного эффекта генов или взаимодействия разных морфогенетических систем в онтогенезе при отборе каких-либо приспособительно важных, но менее заметных признаков (например, большей устойчивости к простудным заболеваниям или артритам, столь частым во влажном и прохладном климате Европы).

Так или иначе, но многие из расовых отличий сами по себе, вероятно, не имеют существенной адаптивной ценности. На этом основании ряд ученых считают, что закрепление таких признаков в процессе расогенеза происходило при участии дрейфа генов. Повышению роли дрейфа генов при обособлении малых популяций человека должно было способствовать снижение интенсивности естественного отбора по многим фенотипическим признакам, адаптивная роль которых была в значительной степени компенсирована развитием фонда материальной культуры.

Так возникли большие группы людей, отличающиеся некоторыми признаками строения, например чертами лица, цветом кожи, разрезом глаз, формой носа, губ, волос и др. Эти группы называют расами. Выделяют три основные расы: европеоидную (белую), негроидную (черную) и монголоидную (желтую). Для каждой расы характерно единство происхождения и формирования на определенной территории.

Формирование рас началось у кроманьонцев. Все основные «человеческие» признаки были приобретены предками человека до момента расхождения вида на отдельные расы. Поэтому различия между расами касаются лишь второстепенных признаков, обычно связанных с частными приспособлениями к конкретным условиям существования. Особенности, составляющие человеческую сущность, такие, как трудовая деятельность, сознание, речь, у всех рас едины.

Современные расы живут не изолированно друг от друга, поэтому они кровно смешаны и, следовательно, никаких «чистых» рас не существует. В настоящее время почти половина человечества – результат расового смешения. Это говорит о единстве происхождения разных рас.

Народы разных рас стоят на различных уровнях развития культуры. Это связано не с биологическими особенностями людей разных рас, а с социальными условиями развития общества. В одинаковых социальных условиях представители всех рас способны к высоким достижениям в любой области человеческой деятельности.

Дети негров, воспитанные вместе с детьми европейцев, не уступали им по уму и одаренности. Уровень культуры зависит не от биологических особенностей рас, а от общественно-экономических условий, в которых живут народы.

Негроидная раса формировалась в условиях тропического пояса с его палящими солнечными лучами. Темная кожа негров защищает организм от ожогов ультрафиолетовыми лучами. Выющиеся волосы создают воздушную прослойку, предохраняющую голову от перегрева. В широкой носовой полости происходит охлаждение воздуха. Широкие губы увеличивают теплоотдачу. В негроидной

расе выделяют две ветви – африканскую и австралийскую (иногда их считают отдельными расами).

Признаки *монголоидной расы* формировались в условиях открытых степных просторов, низких температур, сильного ветра и пыльных бурь. Плоское лицо уменьшало возможности обморожения. Косой разрез глаз, узость глазной щели могли предохранять глаза от засорения лёссовой пылью в засушливых местах. К азиатско-американской (монголоидной) расе относится коренное население Центральной и Восточной Азии, Индонезии, Сибири, Северной и Южной Америки.

Европеоидная раса формировалась в северном регионе с низкими температурами и коротким световым днем зимой. Светлая кожа хорошо пропускает ультрафиолетовые лучи, необходимые организму в небольших количествах для образования витамина Д. Узкий выступающий нос обеспечивает согревание холодного воздуха; узкие губы уменьшают теплоотдачу. Сейчас европеоиды живут на всех материках, но сформировались они в Европе и Передней Азии.

С развитием общественных связей, ростом миграций и смешанных браков обособленность человеческих рас постепенно сглаживается, и различия в признаках строения между ними уменьшается. В связи с этим имеется множество смешанных рас и переходных форм, которые сформировались в зонах контактов больших рас. Следовательно, все человечество с его расами представляет один биологический вид.

Некоторые ученые преувеличивают значение различий между расами. Они утверждают, что эти различия носят биологический характер. Такие идеи легли в основу расизма и социал-дарвинизма.

Сущность *расизма* состоит в утверждении, что человеческие расы якобы неравноценны: одни - высшие, другие - низшие. Расисты считают, что каждая раса происходит от своего предка и не связана родством с другими. Отсталость в социальном развитии некоторых народов расисты стремятся объяснить их биологической и умственной «неполноценностью».

Расистов можно встретить среди представителей любой расы. Они стремятся доказать, что именно их раса стоит выше других. Расизм используют для дискриминации отдельных групп населения, сегрегации, апартеида, а во многих случаях и геноцида. Одним из проявлений расизма является фашизм.

К расизму примыкает *социальный дарвинизм*. По мнению его сторонников в человеческом обществе действуют те же законы, что и в мире животных: борьба за существование, выживание приспособленных, естественный отбор. Это делается с целью оправдания социального неравенства людей, войн как необходимого средства «борьбы за жизненное пространство» и способа быстрого регулирования численности населения.

С научной точки зрения социал-дарвинизм и расизм несостоятельны, так как все человеческие расы биологически равноценны, а уровень их развития определяется социальными условиями.

Движущие силы антропогенеза и их специфика.

Биологические факторы эволюции человека. Биологические факторы эволюции являются общими для всех живых существ, в том числе и для человека. К ним относятся наследственная изменчивость, естественный отбор, изоляция, вол-

ны численности. Благодаря биологическим факторам организм древней человекообразной обезьяны претерпел ряд изменений, в результате которых выработалась вертикальная походка, разделились функции рук и ног.

Мутационный процесс – единственный эволюционный фактор, который сохраняет прежнее значение в человеческом обществе, поддерживая уникальность каждого индивидуума. В последнее время темпы мутационного процесса в ряде районов планеты повышаются за счет радиоактивного и химического загрязнения. Это влечет за собой рождение неполноценных детей и общее снижение жизнеспособности особей, несущих вредные гены. Однако с развитием науки человек получает возможность предупреждать проявление вредных признаков и усиливать проявление полезных.

Естественный отбор. С возникновением общества действие естественного отбора как основной и направляющей силы эволюции резко ослабевает. Он перестает быть ведущим эволюционным фактором. Однако было бы неправильно полностью отрицать существование отбора в человеческом обществе. Отбор остается в виде силы, сохраняющей биологическую организацию человека. Он выполняет в основном стабилизирующую роль.

Отбор действует у человека главным образом на уровне зародышевых клеток. У человека не менее 40 % оплодотворенных яйцеклеток быстро гибнет, зародыш или не образуется, или его развитие прекращается на самых ранних стадиях беременности. Это связано с крупными генетическими нарушениями в половых клетках родителей. Так что дети рождаются в основном из здоровых в генетическом отношении половых клеток.

Ярким примером действия стабилизирующего отбора в популяциях людей служит большая выживаемость детей, масса которых близка к средней величине. Однако благодаря медицине в ряде стран в последние десятилетия отмечается снижение смертности новорожденных с низкой массой тела. Стабилизирующий эффект отбора становится при этом менее действенным. Сохраняется отбор на устойчивость к заразным болезням, от которых нет вакцин и лекарств (врожденный видовой иммунитет).

Изоляция. Роль этого фактора эволюции в прошлом была огромной, о чем свидетельствует возникновение рас. Развитие средств перемещения привело к постоянной миграции людей, в результате чего на планете почти не осталось генетически изолированных групп населения. В дальнейшем эти процессы неизбежно будут приобретать все более широкое значение.

Популяционные волны. Данный фактор еще сравнительно недавно играл заметную роль в развитии человечества. Например, во время эпидемии холеры и чумы всего лишь несколько сот лет назад население Европы сокращалось в десятки (!) раз. К аналогичным последствиям приводили вспышки и других инфекционных заболеваний. В настоящее время численность населения не подвержена таким резким колебаниям. Поэтому влияние волн численности как эволюционного фактора может сказываться лишь в очень ограниченных локальных условиях. Например, стихийные бедствия, приводят к гибели сотен и тысяч людей в отдельных районах планеты.

Биологическая эволюция человека будет и дальше замедляться благодаря ослаблению естественного отбора. В связи с этим не приходится ожидать какого-

либо существенного изменения биологического облика человека, сложившегося уже у кроманьонцев.

Однако человек как индивид остается во власти биологических законов. Биологические факторы эволюции по-прежнему имеют определенное значение. Следовательно, в пределах сформировавшегося вида эволюция человека продолжается.

Совершенно иное дело оказывается в отношении действия эволюционных факторов в человеческом обществе.

Социальные факторы эволюции человека. К социальным факторам эволюции человека относятся труд, общественный образ жизни, сознание и речь. Они приобретают ведущее значение в развитии человечества.

Труд – важнейший фактор эволюции человека. Специфическая черта человека – целенаправленное создание и применение орудий труда, с помощью которых он изменяет среду своего обитания, делая ее более благоприятной.

Высокоорганизованные животные могут употреблять предметы в качестве готовых орудий, но не способны создать их. Животные лишь используют то, что дает им природа, человек сам производит то, что ему нужно.

В качестве предпосылок трудовой деятельности рассматривают двуногое хождение с высвобождением передних конечностей для захвата предметов, определенный объем головного мозга, всеядное питание и стадный образ жизни.

Трудовая деятельность человека возникла не вдруг, а была подготовлена предшествующей эволюцией. Понадобились миллионы лет, для того чтобы наши обезьяноподобные предки перешли от использования предметов окружающей природной среды в качестве орудий к их изготовлению. Появление самых первых и очень примитивных орудий труда резко снизило зависимость человека от природы, ослабило действие естественного отбора.

Труд начинается с изготовления орудий труда. Это, по словам Энгельса, «первое основное условие всей человеческой жизни, и притом в такой степени, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека». С появлением орудий труда возник вид деятельности, присущий только для человека – *производство*.

Трудовая деятельность была решающей в процессе становления человека. Особи и группы особей, способные к выполнению более разнообразных трудовых актов (совместная охота, изготовление примитивных орудий), оказывались гораздо более приспособленными, следовательно, имели больше шансов выжить.

Значение труда в истории человечества огромно. Благодаря труду создавались и создаются неисчислимые материальные и культурные ценности.

Общественный образ жизни как фактор эволюции человека. Человек формировался в условиях сообщества. Групповое сотрудничество обеспечивало оборону в условиях открытых ландшафтов, где обитали предки человека. При коллективной охоте человек получал значительное преимущество в конкуренции с другими видами. Совместная охота на крупных млекопитающих помогала создавать запасы пищи впрок и освобождала времени для изготовления более совершенных орудий, воспитания детей, заботы о стариках и т.п.

С развитием трудового процесса все яснее становилась польза взаимной поддержки и взаимопомощи. Старшие члены общества обучали младших отыскивать природные материалы и изготавливать орудия, учили приемам охоты и сохранения огня.

Победителями в борьбе за существование оказывались не обязательно самые сильные, а те, кто сохранял слабых: детей – будущее популяции и стариков – хранителей информации о способах выжить (приемы охоты, изготовление орудий и т.п.). Победа популяции в борьбе за существование обеспечивалась и способностью жертвовать собой во имя семьи, племени.

Сознание и речь. На первых порах весь процесс изготовления орудий труда проходил методом проб и ошибок. Постепенно в воображении человека складывался мысленный образ такого орудия. Материальной обработке предметов труда стала предшествовать их переработка в мыслях. Труд начинался с того момента, когда предок человека стал сознательно обрабатывать естественные предметы с преднамеренной целью. В способности к мышлению заключается качественное отличие человека от животных. Человек, потерявший способность мыслить, ничем не отличается от животного.

Совместная охота и трудовая деятельность членов общества вызвали необходимость сигнализации жестами, звуками.

Речь возникла на определенной ступени умственного развития наших предков и повлияла на дальнейшее развитие мозга, на процесс мышления. Слово стало важнейшим средством общения между людьми. Оно помогало передавать опыт старших поколений последующим.

Способности к коллективной трудовой деятельности, мышлению и речи не передаются по наследству. Эти специфические качества формируются у каждого человека в процессе его индивидуального развития только в обществе благодаря воспитанию и образованию. Чтобы стать «человеком», необходимо воспринять опыт предыдущих поколений, то есть воспитываться среди людей. Человек как социальное существо эволюционирует быстрее, чем как существо биологическое. Поэтому, несмотря на огромные достижения цивилизации, между человеком, жившим тысячелетия назад и живущим сейчас нет существенных биологических различий.

Средствами, контролирующими эволюцию человека, являются: предохранение от действия мутагенных факторов, разработка методов лечения наследственных болезней, создание оптимальных условий для обучения и воспитания молодежи, повышение культурного уровня и благосостояния всего общества.

Лекция 28. Современные проблемы и значение эволюционной теории.

Было бы неправильно считать, что современная теория эволюции уже решила все проблемы и на все вопросы имеет готовые ответы. Бесконечное поступательное развитие науки определяет постановку новых проблем перед любой, самой совершенной и, казалось бы, законченной научной теорией. Дарвинизм – не исключение из этого правила. Как и всякое, действительно живое научное направление, эволюционное учение постоянно обращается к нерешенным прежде или вновь возникающим проблемам. И в процессе их решения либо углубляет и

детализирует уже сложившиеся точки зрения, либо выясняет ограничения сферы действия тех закономерностей, которые прежде казались всеобщими, либо вскрывает новые закономерности, включая прежде открытые в качестве частных случаев. Наконец, в процессе исследования каких-то проблем иногда оказывается, что сами эти проблемы были сформулированы неверно.

Проблема неदारвиновской эволюции. В связи с успехами молекулярной биологии в анализе генетического кода возникла концепция так называемой «недарвиновской» эволюции. Эта концепция основана на предположении о *селективной нейтральности* многих мутаций. В свою очередь предположение о нейтральности мутаций основано на явлении *вырожденности генетического кода*: не один, а несколько (до шести) нуклеотидных триплетов могут кодировать синтез ряда аминокислот. Например, синтез аминокислоты серина кодируется триплетами УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ и изменения (мутация) в одном из триплетов не скажутся на результате синтеза. Таких нейтральных мутаций должно быть много - не менее 30 % от возникающих на молекулярном уровне, и их распространение в популяции, не контролируемое естественным отбором, позволяет предполагать большую роль стохастических, ненаправленных процессов на молекулярном уровне, чем это представлялось еще недавно. Исходя из нейтральности этих мутаций, предполагается также, что их накопление в геноме может идти с постоянной скоростью. Таким образом, обнаруживая различия в строении белков разных организмов, можно вычислить время расхождения их от общего предка (концепция *молекулярных часов*). Подчеркивая различие в характере протекания эволюционного процесса на молекулярно-генетическом и фенотипическом уровнях, сторонники концепции нейтральности полностью не отрицают действие естественного отбора, как единственного направленного эволюционного фактора: *«теория нейтральности не противоречит устоявшемуся взгляду на естественный отбор как на движущую силу эволюции морфофизиологических особенностей организма, а раскрывает лишь иную сторону эволюционного процесса, подчеркивая большую роль мутаций и случайного дрейфа генов в эволюции на молекулярном уровне»*.

Общая концепция молекулярной эволюции сформулирована в виде следующих эмпирических правил (М. Кимура): 1) скорость эволюции любого белка постоянна и одинакова в разных филогенетических ветвях; 2) функционально менее важные молекулы или их части эволюционируют быстрее важных; 3) мутационные замены аминокислот с меньшими нарушениями структуры и функции белков являются наиболее обычными; 4) функционально новый ген появляется в результате дупликации; 5) случайная фиксация нейтральных (или очень слабо вредных) мутаций в ходе эволюции происходит чаще благоприятных мутаций.

При этом нейтральные (или «почти нейтральные») мутации рассматриваются исходным материалом для адаптивной эволюции, так как при взаимодействии и суммации их эффекта они приобретают адаптивную значимость в определенных условиях. Это дает основание для крайних сторонников указанной теории рассматривать события на молекулярном уровне только как результат закрепления нейтральных мутаций.

Конечно, вырожденность генетического кода определяет нейтральность каких-то мутаций. Однако есть факты, прямо противоречащие концепции нейтральности. Так, селективная нейтральность малых мутаций не подтверждается экспериментально: *во всех без исключения специальных исследованиях таких мутаций было обнаружено, что все они оказывали определенное влияние на жизнеспособность особей-носителей.*

Точное изучение белкового полиморфизма на большом материале разных популяций и подвидов внутри некоторых видов дрозофилы показало, что *все перестановки в последовательности аминокислот оказываются в популяциях в состоянии сбалансированного полиморфизма и часто носят клинальный характер.* Эти два обстоятельства указывают на серьезное адаптивное значение таких изменений (хотя адаптивное значение каждой конкретной перестановки может еще долго оставаться неясным).

В свое время критика ведущего, творческого значения отбора в эволюции часто была вызвана недостаточно глубоким изучением биологии отдельных видов. Например, возникало сомнение в том, как отбор может «улавливать» ничтожные изменения характера распределения пигмента на крыле бабочки или едва заметные изменения общего тона окраски полевок. Детальное изучение таких случаев в природе показало высокую эффективность отбора и его способность «подхватывать» даже такие признаки.

Отбор по многим аллелям и соотбор, приводящий к возникновению *шлейфа автоматически соотбираемых мутаций*, показывают, что, в конечном счете, нет мутаций нейтральных, вредных или полезных относительно к условиям. Любая мутация может быть в одном случае явно вредной, в другом — явно полезной, а в третьем, при рассмотрении ее без учета целостности генотипа, кажущейся нейтральной. Поэтому утверждать, что число различий в последовательности аминокислот оказывается нейтральным - значит принимать наши современные, неизбежно ограниченные знания за абсолютную истину. Логичнее все же предположить, что такие различия, совпадающие, в общем, с глубиной морфофизиологических различий между сравниваемыми формами, отражают какие-то неясные еще сегодня, но тем не менее функционально важные особенности изучавшихся групп.

Направленность и ограниченность эволюционного процесса. Одной из интересных современных проблем эволюционного учения является *проблема направленности эволюции* определенной группы. Выше часто подчеркивалась возможность действия естественного отбора по любому признаку или свойству, а также изменения любого наследственного признака в чреде поколений. Однако было бы неверным на основании этого делать вывод о безграничности возможностей эволюции конкретной группы.

В проблеме направленности два основных аспекта: собственно проблема направленной эволюции и проблема реально существующих *ограничений* в эволюции того или иного филума. Рассмотрим эти направления более подробно.

В конце XIX в. Т. Эймер выдвинул идеалистическую концепцию *ортогенеза* (прямолинейное развитие), которую он противопоставил теории Ч. Дарвина. Согласно ей (впоследствии с близкой системой взглядов — концепцией *номогенеза* - выступил Л. С. Берг) эволюция осуществляется не на основе отбора

случайно возникающих наследственных уклонений, как предполагал Ч. Дарвин, а на основе реализации неких внутренних законов («номо» - закон); такая эволюция (номогенез) была противопоставлена дарвиновской эволюции как эволюции на основе случайности (*тихогенез*).

Сейчас можно сказать, что подобное противопоставление оказалось неточным уже потому, что *статистическая природа многих явлений жизни (в том числе и эволюционных закономерностей) определяет важную роль случайности и не исключает, а предполагает проявление необходимости.*

Говоря о развитии на основании определенных «внутренних законов», можно привести множество примеров, вроде бы подтверждающих прямолинейный характер эволюции: например, от пятипалого предка до однопалой современной лошади можно провести прямую линию, внешне как бы выражающую реализацию «внутренней закономерности» потери пальцев ноги. Адаптации, внешне производящие впечатление направленности, реализуются в ходе эволюции всех достаточно подробно изученных филогенетических стволов.

Теория отбора дает всем этим случаям однозначное и ясное объяснение: на каждом из этапов эволюции естественный отбор оставлял особи с особенностями, лучшими в определенных условиях. Если условия существования группы сохранялись стабильными достаточно длительное время, направление действия отбора в ряду поколений также оставалось стабильным. *Именно отбор направлял эволюцию по определенному руслу.* Внешняя направленность, выражающаяся в развитии определенных особенностей строения в ходе эволюции, обусловлена не имманентными «внутренними», а вполне материалистическими внешними закономерностями - действием отбора.

Однако у проблемы направленности в эволюции есть и второй аспект: существование тех или иных *эволюционных запретов*. Например, у червеобразного существа практически нет онтогенетических предпосылок для формирования крыльев, но такие предпосылки есть у млекопитающих (в виде подвижного скелета конечностей и подвижной кожи). У человека нет онтогенетических предпосылок для формирования кисточки на кончике хвоста, потому что у него нет развитого хвоста, но такие предпосылки есть у других млекопитающих с развитым хвостом. Эти несколько упрощенные примеры наглядно показывают, что *изменчивость признаков и свойств в пределах популяции у любого вида живых организмов всегда ограничена.*

Выяснение системы запретов в эволюции той или иной группы в настоящее время является перспективным подходом предвидения возможных путей эволюции группы в дальнейшем. Часто такие системы запретов бывают связаны с некоторыми физико-химическими или структурно-механическими свойствами живых организмов. Необходимость снабжения листа зеленого растения питательными веществами, оттока синтезированных продуктов в другие части растения, а также необходимость механической поддержки листовой пластинки определяет систему структурно-механических запретов в эволюции формы листовой пластинки, включающую все возможные варианты формы листа как органа фотосинтеза.

Выражением существования неких «объективных эволюционных запретов» является и то обстоятельство, что природа за миллиарды лет эволюции не

«изобрела» колеса как эффективного способа передвижения. Несомненно, это произошло потому, что существует определенная система структурно-механических запретов. Выяснение таких систем запретов - не простое дело, как может показаться на первый взгляд. Известно, например, что акуловые рыбы могут жить на значительных глубинах и в поверхностных слоях воды, в открытом море и на мелководье, но не могут жить в пресных водах - у них иной тип вводно-солевого обмена со средой, нежели у костистых рыб. Налицо существование запрета, основанного на морфофизиологических особенностях организации группы. Однако известны два (!) вида акул, способных жить в пресных водах. Каким-то образом в процессе эволюции здесь система запрета оказалась преодоленной. Изучение таких исключений из правила чрезвычайно интересно. Они - свидетельство необычных путей эволюционного процесса.

Чем выше ранг таксона, тем меньше в целом число запретов. Млекопитающие как класс освоили все имеющиеся на планете адаптивные зоны, тогда как отдельные отряды млекопитающих в процессе специализации приобрели многочисленные системы запретов, препятствующие проникновению в ту или иную зону (например, китообразные - систему запретов жизни на суше, рукокрылые — жизни под землей и т. п.).

Итак, *в основе направленности эволюции лежит, с одной стороны, направленное действие естественного отбора на протяжении значительного числа поколений, а с другой стороны, система запретов (обусловленная организацией данной группы, а в конечном итоге - ее генотипическими особенностями)*. Однако, как многократно подчеркивалось ранее, любые морфофизиологические, онтогенетические и генотипические особенности сами по себе - результат предшествующей эволюции (и действия отбора в прошлом).

Таким образом, современная эволюционная теория не только не отвергает явление направленности в эволюционном развитии, но, напротив, подчеркивает его как необходимое следствие дарвиновского понимания характера эволюции.

Дискуссионные проблемы происхождения надвидовых таксонов. Решение этой проблемы - пример того, как накопление новых данных заставляет ограничить сферу приложимости некоторых, еще недавно казавшихся всеобщими принципов.

Принцип монофилии - происхождения групп от одной предковой формы - основа филогенетической систематики. Однако в современной трактовке принципа монофилии произошли изменения. Еще Ч. Дарвин считал, что новый вид происходит не от одной, а от многих особей. Сегодня это положение полностью подтверждено развитием учения о микроэволюции: ясно, что элементарная эволюционная единица не особь, а отдельная популяция, поэтому выражение «происхождение от единого предка» нельзя понимать буквально. *Монофилетической называется группа, происходящая от одной группы того же таксономического ранга.* Например, семейства современных ластоногих, млекопитающих (ушастые и настоящие тюлени) произошли от групп видов, принадлежащих, видимо, даже к разным семействам отряда хищных. Однако это не дает основания для признания современного отряда ластоногих *полифилетической группой*: весь отряд ластоногих произошел от одного

Другой пример. Класс млекопитающих характеризуется определенным набором основных признаков и свойств, отличающих их от рептилий. Этот набор признаков (постоянная теплокровность, живорождение, вскармливание детенышей молоком, развитие мозга, особенности локомоции, строение органа слуха и другие особенности) возник, как показывают палеонтологические данные, не у одного вида или группы близких видов, а в разных стволах одного пучка филогенетически близких групп рептилий, причем не одновременно. Тем не менее, весь класс млекопитающих надо считать монофилетической группой; он возник от одного таксона того же ранга (от класса рептилий).

Сейчас много примеров того, как по мере накопления данных по морфологии, палеонтологии, особенностям образа жизни отдельных групп их приходится разделять на самостоятельные. Так было с отрядом грызунов, в который еще недавно включали в качестве подотряда зайцеобразных. Теперь нет сомнения, что сходство этих животных с грызунами внешнее, конвергентное, и ныне они выделены в самостоятельные отряды *Lagomorpha* и *Rodentia*, имеющие разное происхождение. Еще недавно в один отряд хищных птиц объединяли соколов и сов - две совершенно различные по происхождению группы птиц. Как только выясняется полифилетический характер таксонов, их следует разделять; вся современная филогенетическая система прочно основана на принципе монофилии.

Однако проблема монофилии не исчерпывается признанием концепций *широкой монофилии* (происхождением одного таксона от другого такого же систематического ранга). Ранее приводились некоторые из многочисленных примеров гибридогенного видообразования. Напомним, что многие виды ирисов, табаков, полыни, костров, мятликов и других растений имеют, несомненно, гибридогенное происхождение (путем аллополиплоидии - гибридизации с последующим удвоением числа хромосом). Это означает, что *на микроэволюционном уровне полифилия возможна*. Возможность возникновения нового рода посредством гибридизации, т. е. полифилетически, доказана экспериментально. Сейчас известен ряд природных межродовых гибридогенных форм. Среди них рябинокизильник (*Sorbocotaneaster*), распространенный на юге Якутии, ячмень-клинэлимусовый гибрид (*Hordeum x Clinelymus*), распространенный на Памире, гибрид алычи и абрикоса - в Молдавии.

Интересными примерами гибридогенного видообразования служат некоторые виды амфибий (из группы европейских зеленых лягушек) и рептилий (кавказские скальные ящерицы). В последнем случае видообразованию способствует возникновение партеногенетических форм.

Итак, существующие генетические механизмы (аллополиплоидия, партеногенез) позволяют в определенных случаях прорвать барьер внешней стерильности, характерный для видовых форм в природе; это и ведет к полифилетическому возникновению видов. В этих случаях так называемое *сетчатое родство*, которым связаны все популяции внутри вида, обменивающиеся генетической информацией, *оказывается частично характерным и для групп видового ранга*.

Другим фактором, заставляющим по-иному взглянуть на всеобщность и обязательность проявления принципа монофилии в возникновении природных таксонов, является существование огромной и разнообразной группы лишайни-

ков. Известно, что лишайники - своеобразные комплексные организмы, которые состоят из зеленых водорослей и грибов аско- или базидиомицетов. Образующие лишайники грибы не могут жить без водорослей. Существует около 10 000 видов лишайников, выделяемые как особый класс (Lichenes). При этом возникает своеобразная ситуация: одновременно существуют филогенетические системы, включающие порознь водоросли, с одной стороны, а аско- и базидиомицеты - с другой. В то же время существует особая, самостоятельная филогенетическая система для лишайников. В целом как систематическая группа организмов они имеют полифилетическое происхождение.

При обсуждении проблемы полифилии приходится вспомнить и гипотезу о симбиогенном происхождении основных групп современных организмов путем последовательного объединения аэробных бактерий и микоплазм. Если гипотеза верна, то это позволяет говорить о полифилетическом происхождении типов и царств живой природы.

Итак, *разнообразие эволюционных путей живой природы оказывается большим, чем это предполагалось еще недавно*: в некоторых специальных случаях в процессе эволюции могли на разных уровнях вторично возникать полифилетические таксоны. В изученных случаях полифилии на видовом уровне ведущими эволюционными силами оказывались хорошо известные из микроэволюционного учения элементарные факторы эволюции: естественный отбор, изоляция, мутационный процесс, волны численности.

Проблема вида и видообразования. В проблеме вида много интересных вопросов, заслуживающих исследования. Современные генетико-эволюционные определения вида (и популяции) относятся обычно к перекрестно-размножающимся организмам. Генетическое единство как главный критерий неприменимо в полной мере к популяциям агамных, облигатно-партеногенетических и самооплодотворяющихся видов. Однако и у таких организмов вид как качественный этап эволюционного процесса должен реально существовать. Формулировка понятия вида (и популяции) у таких форм, видимо, должна быть основана на общности исходного генетического материала и на точном учете места, занимаемого данной формой в биогеоценозе или целой системе биогеоценозов.

До конца не решена проблема вида в палеонтологии. В палеонтологии понятие «вид» не вполне сопоставимо с таковым в неонтологии. В неонтологии в данный момент времени мы всегда имеем как бы срез одной из ветвей филогенетического древа. Именно в плоскости этого среза и осуществляется обмен генетической информацией между отдельными популяциями - главный процесс, интегрирующий вид как единое целое в эволюции. В палеонтологическом материале исследователь имеет дело обычно с другой плоскостью рассмотрения филогенетического ствола — всегда по вертикали, по временной оси. Выше говорилось, что участок филогенетического ствола, эквивалентный виду в неонтологии, в палеонтологии правильнее называть не видом, а *фратрией*.

Рано или поздно, с накоплением палеонтологических данных о распространении вымерших организмов со значительным уточнением возраста ископаемых остатков, с проникновением в палеонтологию генетических методов исследования, несомненно, возникнет возможность более точно сопоставить вид

(фратрию) в палеонтологии и вид в неонтологии. Пока же всегда надо иметь в виду, что палеонтологические «виды» не вполне эквивалентны видам современным.

Проблема *содержания вида* встает и при сопоставлении видов из разных групп. У птиц, например, преобладающим путем видообразования является географическое - возникновение географической, как правило, изоляции какой-либо группы популяций исходного вида (на островах и т. п.). У растений и некоторых беспозвоночных часты случаи видообразования, связанные с хромосомными перестройками (например, полиплоидией), бок о бок обитающих исходных форм. Сказываются ли таким образом пути видообразования на морфофизиологическом содержании новых видов? Видимо, да, поскольку обычно виды, возникающие при географическом видообразовании, обнаруживают больше отличий, чем на путях симпатрического видообразования.

С видообразованием связан и другой интересный феномен, привлекающий внимание эволюционистов: существование групп тесно связанных видов одного рода с как бы *размытыми границами* в некоторых участках совместного их обитания. Описывается все большее число примеров, когда виды, хорошо отличающиеся на большей части ареала, становятся плохо различимыми в каких-то узких (более или менее) гибридных зонах, возникают как бы *цепи форм*. Похоже, что подобные ситуации встречаются в природе чаще, чем это предполагалось еще недавно, и они заслуживают пристального внимания.

Кроме того, в отличие от дарвинизма, признающего лишь направляемый отбором процесс видообразования, захватывающий много (часто сотни и тысячи) поколений, существуют представления о сальтационном, внезапном образовании новых видов, вне действия отбора, путем крупных скачков. Эта идея своими корнями восходит к глубокой древности, к допущениям возможности возникновения сложных организмов из неорганических веществ или сотворения их сверхъестественным путем. Со временем эти идеи старались поставить на «научную» основу, привлекая внимание на наличие «организационных признаков», выходящих якобы за рамки обычных приспособлений (А. Келликер, Э. Зюсс, О. Шиндевольф), или внезапное появление видов путем крупных мутаций (С. И. Коржинский, Г. де Фриз, В. Бэтсон, Р. Гольдшмидт).

После появления дарвинизма такие подходы стали противопоставлять дарвиновскому тезису о непрерывности и постепенном ходе эволюции, происходящей путем естественного отбора - *градуализму*. Заметим, что сам Ч. Дарвин, хотя вслед за Лейбницем указывал на отсутствие в природе скачков («*Natura non facit saltum*»), не отрицал возможность возникновения эволюционных новшеств «по законам роста и корреляций».

В последние годы идея о скачкообразном характере возникновения видов вновь находит сторонников. С. Гоулд, С. Стэнли, Н. Эддридж выдвинули гипотезу *прерывистого равновесия*, или *пунктуализма*. Суть пунктуализма (рис. 28.1) состоит в допущении, что эволюция идет только скачками, в промежутки между которыми наблюдается длительный застой, стазис. При изучении ископаемых остатков пресноводных моллюсков в отложениях африканского озера Туркана, а также некоторых рептилий и млекопитающих, не удалось обнаружить переходных форм между видами, характерными для разных горизонтов отложений. Пе-

риоды же стазиса для некоторых видов моллюсков, по их подсчетам, продолжались около 10^5 — 10^7 поколений. Затем виды моллюсков за сравнительно короткое время (10^3 — 10^4 поколений) якобы обнаруживали изменчивость и давали начало дочерним видам. По мнению пунктуалистов, таким путем образованы примерно 95 % видов. Это должно было произойти в результате преимущественного преобразования периферических изолятов в пределах единой популяции и без участия отбора (вымирание предкового вида допускается без конкуренции, новый и предковый виды не отличаются по адаптивности). При объяснении вымирания некоторых крупных рептилий сальтационистские тенденции проявляются в поиске причин в глобальных катастрофах космического характера - падение метеоритов, геомагнитные инверсии, резкое повышение радиационного фона Земли из-за изменения солнечной активности и т. д.

Сальтационизм проявился и в молекулярной биологии в стремлениях объяснить возможности быстрого возникновения видов и более крупных таксонов на основе случайного заноса целых блоков генов от низших организмов к высшим или от одних групп организмов к другим с помощью фагов и вирусов (*горизонтальный перенос генов*). При таком переносе предполагают возникновение крупных изменений вне действия естественного отбора. В этом же ключе объясняется даже быстрое возникновение Человека разумного как результат резких мутаций, которые могли иметь место в районах повышенного радиационного фона в Африке.

Было бы неправильно огульно отвергать возможности эволюционных изменений на основе сальтаций. Факты говорят о том, что они вполне вероятны и реальны. Так, на примере растений допускается возможность внезапного (быстрого) эволюционного преобразования спорангия (путем агрегации и срастания споронных частей водорослей), семязпочек (путем таких же изменений микроспорангиев), преобразования четырехчленного цветка из пятичленного, однодольных из двудольных и т. д. (А. Л. Тахтаджян).

Сальтационные изменения и их эволюционная фиксация характерны и для животных: перенос периферических сосудов или нервов с одного ствола на другой (например, перенос сонных артерий у птиц на правую дугу аорты, а у млекопитающих — на левую, уменьшение или увеличение числа шейных или туловищных позвонков и т. д.).

Однако возможность возникновения признаков, видов и даже других таксономических единиц на основе каких-то резких уклонений не дает оснований для принятия гипотезы пунктуализма и тем более сальтационизма как не согласующихся с палеонтологическими данными.

Пути и способы видообразования, как видно из предыдущего изложения, разнообразны и, возможно, даже не исчерпываются описанными. Надо полагать, что в эволюции отдельных групп организмов преобладает какой-либо один из них или они проявляются в сочетании. Однако несомненным при этом является *приспособительный характер процесса видообразования*. Нет специальной «видообразовательной» изменчивости. Видообразование — сложный процесс возникновения адаптивных генных комплексов, что возможно только в результате действия естественного отбора. Масштабы изменчивости могут влиять и влияют на темпы эволюции. Однако сам процесс видообразования, создающий такие

комплексы, немислим без отбора. В признании этого - принципиальное отличие дарвинизма от сальтационизма.

Практическое и общенаучное значение эволюционной теории. Знание закономерностей эволюционного развития живой природы важно по двум причинам. Во-первых, только эволюционный подход дает возможность достаточно глубоко понять, обобщить и сопоставить данные любой специальной биологической дисциплины. Во-вторых, эволюционный подход необходим для сознательного планирования, предвидения результатов вмешательства человека в развитие биосферы Земли.

Одна из главных проблем человечества сегодня - это проблема взаимоотношения его с биосферой. Человечество с момента возникновения все более активно вторгается в биосферу. Благодаря все возрастающей технической оснащенности человечества, растет власть человека над природой. Еще две тысячи лет назад Европа была покрыта дремучими лесами, а теперь даже зона степей исчезает как ландшафт. Сельскохозяйственное освоение больших территорий с широким распространением монокультур привело к уничтожению целых природных комплексов и массовым, невиданным размножениям многих видов сорняков и вредителей. На наших глазах происходит уничтожение, дестабилизация и дезинтеграция многих биогеоценозов - естественной основы устойчивости биосферы.

Изучение последствий изменения равновесного состояния в любых развивающихся сообществах организмов - важная эволюционная проблема. Без ее исследований нельзя рационально вмешиваться в процессы, протекающие в биосфере Земли.

Эволюционное учение ставит сложный комплекс проблем, прямо касающихся и вида *Homo sapiens*. Человек, с одной стороны, — результат биологической эволюции и подчиняется биологическим закономерностям, с другой стороны, — существо социальное. Признавая социальные закономерности ведущими в развитии человеческого общества, было бы неправильно игнорировать те эволюционно-биологические закономерности, которые сформировали человека как биологический вид. Человек как вид возник в условиях чистой атмосферы, минерализованной лишь естественными соединениями пресной воды и т. д.

Глобальные изменения некоторых на первый взгляд несущественных компонентов среды в современной биосфере могут оказаться основой возникновения совершенно нежелательных биологических последствий, ликвидация которых представит значительные трудности для общества.

Решение таких проблем лежит, конечно, в сфере действия медицины, охраны окружающей среды, но оно будет неполным без многих положений эволюционного учения.

Эволюционное учение важно и для изучения вопроса о дальнейшей эволюции самого человека. Уже отмечалось действие различных элементарных эволюционных факторов в человеческом обществе, и был сделан вывод о значительном снижении давления таких факторов, как естественный отбор, изоляция и волны численности. Последствия такого перераспределения отно-

сительного значения эволюционных факторов заслуживают тщательного анализа; они должны быть учтены в будущих перспективных планах развития общества.

Следовательно, человек как биологический вид никогда полностью не освободится от власти эволюционных законов. Поэтому знание законов и учет возможных результатов их действия оказываются важными и необходимыми для развития человечества в целом.

Трудно преувеличить значение эволюционного учения для практики. В основу научной селекции должен быть положен эволюционный подход, поскольку только он в состоянии служить основой крупномасштабного планирования направлений селекционной работы, в частности для повышения биологической продуктивности биосферы нашей планеты. Население Земли увеличивается примерно на 3% в год, а современные методы хозяйствования, включая селекцию новых, более продуктивных сортов и пород, явно отстают от демографического взрыва. Выход из этого положения заключается только в широком, эволюционно-грамотном подходе к природе. Разумное изменение природы - «управляемая эволюция» - должна коснуться не только создания новых пород и сортов (на основе отдаленной гибридизации и полиплоидии) и введения в культуру новых групп микроорганизмов, растений и животных из огромного (пока) числа диких видов, но и перехода от монокультур в сельском хозяйстве к поликультурам.

Видимо, именно переход к поликультурам будет означать теоретически наиболее дальновидную форму - «управляемой эволюции» в области сельскохозяйственного производства, в которой должны быть интегрированы достижения таких отдельных этапов овладения эволюцией, как прогнозирование эволюции отдельных видов, управление равновесным состоянием сложных систем и др.

Серьезным направлением практически важных эволюционных работ ближайшего будущего представляется и перевод потенциально богатых рыбных, лесных, зверобойных, охотничьих и других промыслов на рельсы хозяйства путем изменения генотипического состава популяций в желаемом направлении (например, посредством воздействия на элементарные эволюционные факторы).

Все сказанное - свидетельство того, что только широкий эволюционно-грамотный подход способен подсказать оптимальные пути повышения биологической продуктивности биосферы Земли - стать основой перспективного планирования «биологического» хозяйства человечества на Земле.

Современное эволюционное учение и его центральное ядро — теория естественного отбора, основаны на объективно установленных материальных явлениях: существовании наследственной изменчивости особей, реальных в популяциях процессах микроэволюции и т. д. Весь эволюционный процесс в целом и полностью объясним деятельностью материальных факторов без привлечения каких-либо иных сил.

Сила и убедительность современного эволюционного учения столь велика, что даже католическая церковь вынуждена признать естественным про-

исхождение человека как биологического существа. В энциклике «Происхождение человека» (1950) Римский папа Пий XII вынужден был провозгласить: «Учение церкви на запрещает эволюционному учению в соответствии с современным состоянием человеческой науки и теологии быть предметом исследований ... специалистов до тех пор, пока они производят исследования о происхождении человеческого тела из уже существующей живой материи, несмотря на то, что католическая вера обязывает нас придериваться взгляда, что души созданы непосредственно богом».

Сегодня эволюционное учение позволяет интегрировать достижения всех специальных биологических дисциплин (определяя в значительной степени направления каждой из них), завтра эволюционное учение станет теоретической основой оптимальной стратегии взаимоотношения развивающегося Человечества и биосферы Земли.

ПРАКТИЧЕСКИЙ БЛОК

Предисловие

Методические указания включают в себя материалы для самостоятельной подготовки к семинарским занятиям по основным темам эволюционной теории, названия которых и основные изучаемые вопросы представлены в «Содержании», являющимся по существу планом семинарских занятий. Все содержание пособия скомпоновано в 3 логически связанные между собой блока.



←Под таким значком представлены материалы, содержащие наиболее общую информацию, необходимую для предварительного изучения каждого из вопросов данной темы. Для детального изучения проблемы необходимо изучить рекомендованные литературные источники под номерами, соответствующими номерам в общем списке основной и дополнительной литературы, представленным в конце пособия.

Этот перечень обозначен значком →



Таким значком обозначены тематические тестовые задания, позволяющие не только проверить себя, но и применить теоретические знания, полученные в ходе изучения предыдущих двух разделов для решения практических задач. При затруднении с ответом, вернитесь к ранее рассмотренной информации.

Методические указания предназначены для студентов, как дневного, так и заочного обучения биологических специальностей университетов, где эта дисциплина изучается наиболее полно. С пользой они могут быть использованы также студентами медицинских вузов, учреждений образования сельскохозяйственного профиля, учителями профильных биологических классов.

Семинарские занятия

1. Критический анализ представлений о происхождении органического мира в додарвиновский период.



1. Представления о происхождении органического мира в античной науке.

Идея об изменяемости органического мира – идея эволюции – стара, как мир. Эта идея прослеживается уже во взглядах древних философов Индии, Китая, Египта, и особенно проявились в Греции в античный период.

В учениях древних мыслителей уже содержались, правда, в зародышевой форме, основные положения эволюционных представлений, а именно:

1) идея единства живой и неживой природы и вытекающие отсюда представления о естественном возникновении живых существ (Фалес, Анаксимандр, Анаксимен, Гераклит, Анаксагор, Левкипп, Демокрит);

2) идея единства и многообразия живых форм, воплотившаяся в представления о «лестнице существ» Аристотеля и, следовательно, прогрессивном развитии;

3) идея всеобщей изменчивости и превращения одних живых форм в другие (присуща всем мыслителям античности, включая Платона);

4) начальные представления о борьбе живых существ за жизнь и выживание наиболее гармоничных и приспособленных форм (Эмпедокл, Лукреций Кар);

5) идея естественного возникновения живого (чарваки, очень четко у Эмпедокла)

6) идея целостности организма, нашедшая отражение в учении Аристотеля о корреляциях.

2. Развитие естествознания в Средневековье.

В Средневековье (с VI по XV века) развивается в основном идеалистическое мировоззрение. Знания в этот период концентрировались преимущественно в монастырях, которым принадлежали лучшие земельные угодья. В частности, немецкий монах Альберт Больштедтский (1207 – 1270) в многочисленных трактатах о растениях и животных дает описание ряда новых форм. Если для натурфилософов древности природа была действительностью, то для человека Средневековья – она лишь символ божества. Это привело к догме, что Вселенная и все, что в ней имеется, создано творцом. Наряду с другими ложными обобщениями, сделанными в схоластический период (понимание развития как развертывания уже существующего, учение о предустановленной богом гармонии природы и органической целесообразности) эта догма легла в основу *креационизма* (*creation – творю*) – учение о сотворении мира и его неизменности.

3. Борьба креационизма и трансформизма во второй половине ХУШ в. и в начале XIX веков.

Для метафизического периода (XV – XVIII вв., эпоха Возрождения) характерно мировоззрение, согласно которому вещи и явления в окружающем нас мире создаются творцом и существуют в неизменном состоянии. Представление о природе как о чем-то застывшем и окостенелом было следствием не только механического переноса в естествознание проповедей богословия, но и односто-

ронного применения аналитического метода и абсолютизации полученных при этом результатов. Тем не менее, даже такое одностороннее использование аналитического метода было прогрессивно. Оно позволяло тщательно изучить фактический материал, что необходимо для перехода к причинному анализу. Метафизический метод был крайне необходим для понимания сущности происходящих явлений. Он ускорил процесс дифференциации естествознания на конкретные науки, накопившие большое количество фактов. В биологии возникают и развиваются такие дисциплины, как систематика, анатомия, морфология, физиология животных и растений. Позднее, со второй половины XVIII ст. разрабатываются основы сравнительной анатомии.

Первыми ботаническими трудами этого периода были комментарии к сочинениям Теофраста, Плиния Старшего и др. В дальнейшем появляются оригинальные «травники» - краткие описания лекарственных растений. В 1583 г. А. Чезальпино сделал попытку создания классификации растений на основе строения семян, цветков и плодов.

С введением анатомирования человеческого тела блестящих успехов добивается анатомия человека, что отражено в классическом труде А. Везалия «О строении человеческого тела» (1543). Работы анатомов подготовили великое открытие 17 века - учение У. Гарвея о кровообращении (1628).

Назрела необходимость классифицировать все живые организмы, привести их в систему. В области *систематики* Дж. Рей описал в «Истории растений» (1686 - 1704) свыше 18 тысяч видов, сгруппированных в 19 классов. Он же определил понятие «вид» и создал классификацию позвоночных, основанную на анатомо-физиологических признаках. Ж. Турнефор распределил растения по 22 классам. Но важнейшим достижением в этой области была «Система природы» шведского ученого К. Линнея (1735). Разработанная им система живой природы была построена по принципу сходства, но она имела иерархическую структуру и наводила на мысль о родстве между близкими видами живых организмов. Анализируя эти факты, ученые приходили к выводу об изменяемости видов.

Создание микроскопа расширило возможности изучения живых существ. Плеяда микроскопистов открывает тонкое строение растений (Р. Гук, М. Мальпиги, Н. Грю) и их половые различия (Р. Камерариус и др.), мир микроскопических существ, эритроциты и сперматозоиды (А. Левенгук), изучает строение и развитие насекомых (Мальпиги, Я. Сваммердам и др.). Эти открытия привели к возникновению противоположных направлений в эмбриологии — овизма и анималькулизма. Принципиальной разницы между овистами и анималькулистами не существовало, так как они были объединены общей идеей, которая владела умами биологов, вплоть до 19 столетия, Это идея преформизма, по которой будущий организм в миниатюрном виде уже имеется в яйцеклетке (овисты), или сперматозоиде (анималькулисты). Таким образом, преформизм сводил эволюцию к механистическому, количественному развертыванию предшествующего зародыша. Вначале с позиций преформизма (теории вложения зародышей) объясняли только индивидуальное развитие организмов, но затем она была перенесена на весь органический мир (филогенез). Это сделал швейцарский естествоиспытатель Шарль Боннэ (1720 – 1793). Опираясь на представления, что в организме первичной самки данного вида заложены все будущие поколения, Боннэ

делает вывод о predeterminedности всякого развития. Распространив этот взгляд на весь органический мир, Боннэ создает учение о лестнице существ, которую он представлял как предустановленное развитие природы от низших форм (огонь, воздух, вода, земля, минералы), через органические тела (растения, животные, обезьяны, человек) до высших (ангелы и боги). Лестница существ Боннэ статична, лишена движения и преемственности, отражала лишь соседство ступеней, но все же положительно повлияла на формирования эволюционных представлений.

В середине XVIII века идее преформизма была противопоставлена идея эпигенеза, которую обосновал Каспар Фридрих Вольф (1735 – 1794). Он установил, что в эмбриональных тканях растений и животных нет и следа будущих органов, что они постепенно образуются из недифференцированной зародышевой массы, развиваются как новообразования под влиянием неких, присущих только живой материи внешних сил. Идеи преформизма и эпигенеза были в те времена несовместимы. Преформация – идеализм и теология, эпигенез – механистический материализм. Но сейчас обе эти идеи качественно преобразовались. Теперь можно сказать, что в развитии организмов одновременно имеет место преформизм (в виде генетической информации) и эпигенез (формообразование на основе генетической информации под влиянием внешних условий).

Со второй половины 18 столетия начали распространяться новые взгляды и принципы. Наиболее ярко их выражали французские философы материалисты Дидро, Гольбах, Ламетри, М.В. Ломоносов. Природа рассматривалась ими в движении, а материальная сущность природы (молекулы, атомы) остаются постоянными. Особое значение имело представление о том, что источник движения, а, следовательно, и развития следует искать в самой природе, и поэтому природа развивается по естественным законам. В этом ярко проявляется идея трансформизма. Распространение этих взглядов в естествознании способствовали возникновению и быстрому развитию нового направления – трансформизма в биологии. Он ограничивался представлением о превращении одних видов в другие и не развивал его до представления о последовательном историческом развитии природы от простого к сложному. Эволюция не рассматривалась как всеобщее явление живой материи.

Сторонник ограниченного трансформизма Ж. Бюффон построил смелую гипотезу о прошлой истории Земли, разделив её на ряд периодов. В отличие от приверженцев сотворения мира он относил появление растений, животных и человека к последним периодам. В качестве причин изменения видов приводились следующие: влияние факторов внешней среды, скрещивание, влияние одомашнивания.

В начале XIX века среди систематиков все чаще обсуждается идея о естественных группах. Большое значение имели работы крупнейшего зоолога первой половины XIX века, основателя сравнительной анатомии и палеонтологии французского ученого Жоржа Кювье (1769 -1832). Он целиком отвергал принцип исторического развития и не признавал идеи изменчивости видов. Но объективно и независимо от его личных взглядов он в значительной степени содействовал подготовке фактической базы эволюционной теории.

Прежде всего, это касается выяснения границ естественных групп животных. В систематике Кювье к характеристике систематических групп привлекал не отдельные признаки, а совокупность признаков, в том числе анатомических.

Это привело его к выводу, что каждая естественная группа характеризуется целостной системой всегда закономерно (коррелятивно) сосуществующих взаимосвязанных признаков – «планом композиции», который можно обнаружить у всех представителей данной группы.

Исходя из этих принципов, Кювье пришел к выводу о существовании 4 изолированных типов, между которыми нет связей и переходов. Эта идея оказала прогрессивное влияние на создание естественной системы.

Кювье реконструировал большое количество вымерших животных и устанавливает факт смены фаун во времени. Это послужило Кювье поводом для того, чтобы имевшиеся в природе сдвиги объяснить внезапными катастрофами, которые не изменяли внутреннего состояния организмов и были обусловлены геологическими процессами (опусканием земной коры, извержением вулканов, наступлением моря).

Добытый им фактический материал имел огромное значение для обоснования идеи эволюции, но сам Кювье был слишком далеко от этой идеи и был ярким противником трансформизма и эволюционизма. Это особо проявилось в его споре с представителем позднего трансформизма Сент-Илером.

Этьен Жофруа Сент-Илер (1772 -1844)- выдающийся зоолог и трансформист, на основе сравнительно-анатомических исследований создает универсальное учение, защищающее мысль о том, что все животные построены по единому структурному плану и что их различия, как бы они глубоки не были, лишь вариации этого общего плана. Идею единства плана строения или организации, Сент-Илер распространил на весь животный мир.

Такое широкое, абстрактное и произвольное толкование единого плана совершенно противоречило конкретным фактам и вскоре привело к знаменитому спору между Сент-Илером и Кювье. Сент-Илер защищал идею всеобщности единства плана, а Кювье ограничивал единство композиции пределами типа, указывая, что разные типы обладают разными планами строения. Хотя в споре победил Кювье, но в общей исторической перспективе идеи Сен-Илера, несомненно, должны расцениваться как очень важные предпосылки для разработки эволюционной теории, хотя ее он, конечно, не создал, оставаясь сторонником идеи ограниченной изменяемости видов.

Таким образом, биология в рассматриваемую эпоху базировалась на метафизическом мировоззрении и носила в основном описательный характер. Однако по мере развития различных отраслей естествознания накапливались факты, противоречащие метафизическому представлению о полной неизменяемости природы. Возникали гипотезы и теории, отвергавшие застой и неподвижность. Главнейшими среди них были: 1) идея движения, как неотъемлемого признака материи; 2) идея превращения природы; 3) мысль о времени как важном факторе превращений; 4) идея изменяемости видов; 5) идея родства как причины сходства; 6) идея прототипа; 7) идея ступенчатого повышения организации; 8) идея эпигенеза и преформизма.

Все эти очень важные идеи не были, однако, объединены какой-либо обобщающей идеей, нитью, и оставались внутренне не связанными, отдельными. Но они послужили основой для создания первых эволюционных концепций.

4. Сущность эволюционной концепции Ж.Б. Ламарка.

Наибольшую известность получила теория французского ученого Жана-Батиста Ламарка (1744-1829). В своей книге «Философия зоологии» (1809), Ламарк впервые изложил целостную концепцию эволюции, содержащую описание как предпосылок (изменчивость и наследственность), так и причин эволюции (внутренний закон прогресса и изначальная целесообразность при реагировании на изменение внешних условий).

Органическая эволюция по Ламарку осуществляется следующим образом. Все живые формы не существовали извечно, а возникли в определенное время. Первые организмы произошли путем самозарождения из тел неорганической природы. Флюиды придают живой материи качество простейших организмов, способных к реакциям на влияние факторов среды, к обмену веществ, к жизнепроявлениям, к развитию и превращениям.

В результате постепенных изменений они совершенствуются, и в ходе превращения определяется 2 основных направления развития – градация (ступенеобразное повышение уровня организации) и приспособление к условиям внешней среды.

Градационный процесс, как главное направление эволюции, обеспечивается врожденным стремлением органических форм к повышению организации. Этот процесс самостоятелен, автономен и совершается в силу установленного творцом порядка природы.

Он сопровождается другим, более частным, процессом приспособления к условиям существования, который происходит внутри классов. У высших форм он осуществляется под косвенным, а у низших – под прямым влиянием факторов среды. Приспособительный процесс разнообразит частные видовые и родовые признаки, но он не меняет врожденного стремления к повышению организации и не отражается на главном направлении эволюции, то есть на градационном процессе. Существование в настоящее время и низших и высших форм жизни Ламарк объяснял постоянным самозарождением: низшие существа недавно возникли и еще не успели продвинуться по пути градации.

Таким образом, движущими силами эволюции по Ламарку являются заложенные в организмах стремление к совершенствованию и врожденная (предзаложенная) возможность изменяться так, как того требуют условия среды.

Ж.-Б. Ламарк не нашел ответа на главный вопрос – в чем причина поразительной приспособленности и приспособляемости живых организмов.



1(с.5-28); 2(с.4-16); 3(с.3-37); 4(с.5-34); 5(с.3-5); 7(с.13-14); 9(с.7,13-18); 10 (4-16); 11(12-20); 12 (7-13); 13 (29-43).



Проверьте себя

1. Кто впервые ввел в философию и науку о природе четкое представление о постоянном изменении: а) Гераклит; б) Пифагор; в) Фалес; г) Анаксимен.
2. «Лестницу существ» придумал: а) Аристотель; б) Анаксимандр; в) Фалес; г) Линней.

3. Идеалистическое учение в биологии, утверждающее, что все живое на Земле является результатом акта божественного творения – это направление в развитии биологии называется: а) трансформизмом; б) креационизмом; в) материализмом г) верного ответа нет.
4. «Всё живое создано Богом и остаётся неизменным» - такое направление в развитии биологии средневековья называют: а) метафизическими взглядами; б) креационизмом; в) трансформизмом; г) теориями катастроф.
5. Первым дал определение вида: а) Аристотель; б) Кювье; в) Ламарк; г) Д. Рэй.
6. Вид – совокупность сходных по строению особей, дающих плодовитое потомство, - такое определение вида дал: а) Д. Рэй; б) Линней; в) Ламарк; г) Кювье.
7. Первым ввёл бинарную номенклатуру: а) Кювье; б) Аристотель; в) Геродот; г) Линней.
8. «Видов столько, сколько различных форм создал в начале мира Всемогуший», - утверждал: а) Анаксимен; б) Кювье; в) Аристотель; г) Линней.
9. Представления об изменении и превращении форм организмов, происхождении одних организмов от других, - это направление в развитии биологии носит название: а) креационизм; б) теория катастроф; в) трансформизм; г) верного ответа нет.
10. Ж. Ламетри, Д. Дидро, Р. Гук, Ж. Бюффон – это представители: а) трансформизма; б) Креационизма; в) теории катастроф; г) метафизических взглядов.
11. Классификация К. Линнея: а) отражала историческое родство между группами организмов; б) не отражала исторического родства между группами организмов; в) основывалась на большом количестве определенных признанных признаков; г) естественная.
12. Преформизм – это: а) учение о завершённой эволюции; б) учение о предопределённости изменений; в) учение об едином плане строения всех организмов; г) учение о направленном развитии мира.
13. Эпигенез – это: а) учение о том, что наш мир – наилучший из миров; б) учение о том, что онтогенез особи зависит от филогенеза предыдущих поколений; в) учение о том, что при превращении куколки в бабочку и обезьяны в человека действуют одни и те же законы; г) учение о том, что онтогенез особи зависит от влияния внешних сил.
14. Правильное толкование происхождения органической целесообразности первым дал: а) Э. Дарвин; б) Ж. Бюффон; в) Ж. Ламетри; г) верного ответа нет.
15. Основным трудом Ламарка был: а) «Происхождение видов путём естественного отбора»; б) «Философия зоологии»; в) «Изменение домашних животных и культурных растений»; г) верного ответа нет.
16. Первую эволюционную теорию предложил: а) Кювье; б) Дарвин; в) Линней; г) Ламарк.
17. Высказывание «вид без эволюции» принадлежит: а) Ж.-Б. Ламарку; б) К. Линнею; в) Ч. Дарвину; г) Ж. Кювье.
18. Высказывание «эволюция без видов» принадлежит: а) Ж.-Б. Ламарку; б) К. Линнею; в) Ч. Дарвину; г) Ж. Кювье.
19. Ступени восхождения от простого к сложному – градации первым предложил: а) Кювье; б) Ламарк; в) Линней; г) Дидро.

20. Из приведенных «законов» эволюции Ж.-Б.Ламарк выдвинул: а) «Закон прямого приспособления»; б) «Закон упражнения и неупражнения органов»; в) «Закон наследования благоприобретённых признаков»; г) а + б + в.
21. Результатом действия какого «закона эволюции», по Ж.-Б.Ламарку, является образование различных вариаций листьев у стрелолиста: а) «закона прямого приспособления»; б) «закона упражнения и неупражнения органов»; в) «закона наследования благоприобретённых признаков»; г) а + б + в.
22. Образование плавательной перепонки между пальцами у водоплавающих птиц, по Ж.-Б.Ламарку, является результатом действия: а) «закона прямого приспособления»; б) «закона упражнения и неупражнения органов»; в) «закона наследования благоприобретённых признаков»; г) а + б + в.
23. Величайшая заслуга Ж.-Б. Ламарка в том, что он: а) был первым деистом; б) создал теорию наследования благоприятных признаков; в) допустил возможность несовершенства видов; г) ввёл бинарную номенклатуру.
24. По Ж.-Б. Ламарку, длинная шея появилась у жирафа вследствие: а) естественного отбора; б) упражнения органа в процессе его использования; в) акта творения; г) соотносительной изменчивости.
25. В основе естественной системы животного мира, по Ж.-Б. Ламарку, лежит принцип: а) целесообразности; б) родства между организмами; в) выбора произвольных признаков; г) внешнего сходства.
26. Один из трудов Ж.-Б. Ламарка называется: а) «Система природы»; б) «Лестница природы»; в) «Происхождение человека и половой отбор»; г) «Философия зоологии».
27. Представление о катастрофах на поверхности Земли в прошлом, уничтоживших живые существа, развил: а) К. Линней; б) Ж. – Б. Ламарк; в) Ж. Кювье; г) Ж. Бюффон.
28. Существование переходных форм между растениями и животными предсказал: а) Ж. – Б. Ламарк; б) К. Линней; в) Г. Лейбниц; г) Ж. Кювье.
29. Создателем естественной системы животного мира, в основе которой лежит принцип родства между организмами, был: а) К. Линней; б) Ж. Кювье; в) Ж. – Б. Ламарк; г) Ч. Дарвин.
30. Основной причиной эволюции, по Ж.-Б. Ламарку, является: а) изменчивость; б) наследственность; в) стремление организмов к усовершенствованию; г) борьба за существование.

2. Сущность эволюционной концепции Ч. Дарвина.



Основные положения теории Ч. Дарвина были опубликованы в 1859 г. в книге «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». В 1871 г. Ч. Дарвин опубликовал труд «Происхождение человека и половой подбор». Здесь общая теория эволюции конкретизирована в процессе решения вопроса о естественном происхождении человека из животного мира. Основные понятия теории Дарвина — изменчивость живых организмов, борьба за существование, естественный отбор.

1. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости.

Все начинается с изменения отдельных особей, индивидуальная изменчивость - основа эволюционного процесса. Дарвин выделил две основные формы изменчивости - *определенную* и *неопределенную*.

Определенная (массовая) изменчивость возникает как прямой результат данных конкретных воздействий внешней среды, или словами Дарвина: *«когда все или почти все потомство особей, подвергавшееся известным условиям, изменяется одинаковым образом»*. Эта изменчивость служит приспособлением именно к тем условиям, в которых она возникла. Это, например, изменение роста в зависимости от количества и качества пищи, изменение волосяного покрова под влиянием климата и т.д. Иначе говоря, определенная изменчивость является массовой, т.е. захватывает все поколения и выражается у каждой особи в одном направлении. При исчезновении вызвавших ее условий определенная изменчивость организмов не передается их потомкам.

Неопределенная, или индивидуальная изменчивость - проявляется у каждой особи своеобразно, т.е. она единична по своему характеру.

«Мы видим неопределенную изменчивость, - писал Дарвин, - в тех бесконечных, разнообразных незначительных особенностях, которыми отличаются особи того же вида и которые невозможно объяснить унаследованием их от одного из родителей или от более отдаленных предков. Все подобные изменения организации, крайне незначительные или более резко выраженные, проявляющиеся у многих особей, живущих вместе, могут рассматриваться как неопределенные воздействия условий существования на каждый индивидуальный организм, подобно тому, как простуда, действует неопределенным образом на различных людей соответственно сложению их тела или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаление различных органов».

Неопределенная изменчивость не имеет прямого приспособительного значения, возникает случайно у немногих особей, но устойчиво передается потомству.

При скрещивании особей возникает *изменчивость в результате скрещивания* (комбинативная), которая носит случайный, по существу, неопределенный характер.

Дарвин выделяет также *соотносительную* или коррелятивную изменчивость, при которой изменение в каком-нибудь одном органе, является причиной изменений других органов. Например, у собак с плохо развитым шерстным покровом обычно недоразвиты зубы; голуби с оперенными ногами имеют перепонки между пальцами, у голубей с длинным клювом обычно длинные ноги, белые кошки с голубыми глазами, как правило, глухи.

Определив формы изменчивости, Дарвин приходит к заключению: для эволюционного процесса важны лишь наследуемые изменения, так как только они могут накапливаться из поколения в поколение.

2. Анализ происхождения пород домашних животных и сортов культурных растений.

Наличие наследственной изменчивости подтверждается фактами огромного многообразия пород и сортов, весьма сильно отличающихся друг от друга. Дарвин опровергает представление о том, что каждый сорт или порода имеют собственную исходную форму и доказывает, что многочисленные сорта и породы являются потомками немногих или даже одного измененного вида (рис. 2.1).

Но тогда объяснить столь большое различие между породами и сортами, произошедшими от одного предка только изменчивостью, проявляющейся в

мелких незначительных изменениях, нельзя. Внимательное изучение различий между породами или сортами показывает, что, например, сорта капусты различаются по листьям и, в то же время цветы различных сортов капусты почти неотличимы друг от друга. В тоже время Анютины глазки, столь богатые оттенками цветов окраски их лепестков, имеют практически одинаковые листья. Это значит, что породы и сорта отличаются по признакам, интересующим человека (в капусте листьями, у анютиных глазок – цветками). Именно по таким признакам и происходит дифференцировка сортов и пород с явным участием человека. *«Ключ к объяснению, - пишет Дарвин, - заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора: природа доставляет последовательные изменения; человек слагает их в известных, полезных ему направлениях».*

Причина возникновения пород и сортов, приспособленных к нуждам человека, кроется, по Дарвину, в очень важном факторе – *искусственном отборе*.

3. Учение об искусственном отборе.

Породообразующее и сортообразующее действие искусственного отбора Дарвин понимал так:

1. В стаде скота, в голубиной стае или в поле человек среди многих особей живых существ подмечает отдельное животное или растение, обладающее каким-либо, хотя и мелким, незначительным изменением, но таким, которое нужно человеку.

2. Такие изменившиеся особи отбираются человеком в качестве производителей (подбор производителей).

3. Производители скрещиваются, а в их потомстве снова проводится подбор тех особей, которые унаследовали отбираемый признак.

4. Новый признак из поколения в поколение усиливается, так как человек методически отбирает на племя тех производителей, у которых избранный признак выражен резко.

5. В то же время человек не только усиливает отбираемый признак, но, скрещивая различных производителей, комбинирует в одном животном или растении ряд хозяйственно полезных признаков.

6. Методически проводимый из поколения в поколение отбор постепенно усиливает и накапливает последовательные изменения.

7. В силу закономерностей соотносительной (коррелятивной) изменчивости отбор косвенно ведет к перестройке и других признаков.

В итоге с течением времени данная порода или сорт подвергаются коренной перестройке, то есть превращается в новый сорт или породу. Таким образом, искусственный отбор является творческим фактором эволюции культурных форм. Методический искусственный отбор позволяет накапливать и комбинировать наследственные изменения в совершенно определенном направлении, которое ведет к эволюции приспособлений культурных форм в интересах человека. Накапливающее действие отбора характеризуется одной особенностью, которую Дарвин тщательно подчеркивает. Она состоит в том, что накопление новых признаков достигается в процессе *расхождения (дивергенции)* первоначально близких форм. Ч. Дарвин указывает, например, что *«в ранний период истории люди какого-либо одного племени нуждались в легких и быстрых лошадях, а дру-*

гого – в тяжелых, грузных. По мере выведения и тех, и других промежуточные формы теряли свое хозяйственное значение и их переставали разводить. Благодаря этому, легкие и грузовые лошади все больше расходились по своим признакам».

Таким образом, творческая роль искусственного отбора теснейшим образом связана с дивергенцией как необходимым условием и в то же время неизбежным следствием отбора. Промежуточные формы при этом отмирают. Вследствие этого между разошедшимися породами часто нет прямых связей.

4. Условия, благоприятствующие искусственному отбору.

Ч. Дарвин отмечает следующие обстоятельства, благоприятствующие отбору: 1) значительная степень изменчивости (чем шире изменчивость, тем больше вероятность создания новых форм); 2) количество особей (чем больше особей, тем шире проявляется изменчивость и больше возможности для отбора); 3) устранение нежелательных скрещиваний и тщательный отбор производителей; 4) накапливающее действие отбора, то есть усиление нужных признаков в поколениях.

5. Учение Дарвина Ч. об эволюции видов в природе.

Концепция естественного отбора.

Исходя из того, что породы домашних животных и сорта культурных растений представляют результат накапливающего действия искусственного отбора индивидуальныхклонений в признаках, интересующих человека, Дарвин высказывает предположение, что, быть может, сходным путем происходило образование видов и разновидностей в природе.

Сущность дарвиновской концепции эволюции сводится к ряду логичных положений, проверяемых в эксперименте и подтвержденных огромным количеством фактических данных:

1. В пределах каждого вида живых организмов существует огромный размах индивидуальной наследственной изменчивости по морфологическим, физиологическим, поведенческим и любым другим признакам. Эта изменчивость может иметь непрерывный, количественный, или прерывистый качественный характер, но она существует всегда.

2. Все живые организмы размножаются в геометрической прогрессии.

3. Жизненные ресурсы для любого вида живых организмов ограничены, и поэтому должна возникать борьба за существование либо между особями одного вида, либо между особями разных видов, либо с природными условиями. В понятие «борьба за существование» Дарвин включил не только собственно борьбу особи за жизнь, но и борьбу за успех в размножении.

4. В условиях борьбы за существование выживают и дают потомство особи, имеющие те отклонения, которые случайно оказались адаптивными к данным условиям среды. Отклонения возникают не направленно - в ответ на действие среды, а случайно. Немногие из них оказываются полезными в конкретных условиях. Потомки выжившей особи, которые наследуют полезное отклонение, позволившее выжить их предку, оказываются более приспособленными к данной среде, чем другие представители популяции.

Формы, обладающие менее полезными изменениями	Выбраковываются человеком	Вымирают (элиминируются)
Живые формы оказываются приспособленными	К интересам человека	К условиям среды
Непрерывный процесс отбора приводит	К накоплению изменений, приспособленных к потребностям человека, к образованию пород и сортов	К накоплению изменений, приспособленных к среде обитания и образу жизни, к образованию новых видов

Как видим, сущность различий состоит в том, что искусственный отбор в основном идет через выбор человеком наилучших форм, тогда, как естественный отбор осуществляется путем элиминации менее приспособленных, то есть искусственный отбор есть позитивный процесс, естественный же строится на негативной основе. Механизмы же процессов у них параллельны.



1(с.28-90); 2(с.16-29;40-46); 3(с.42-94); 4(с.41-110); 5(с.3-11;41-57); 7(с.16-36;75-81, 98-108;129-141); 9(с.19-32); 10 (с.16-29); 11(39-59); 12 (14-22); 13 (53-68).



Проверьте себя

1. Ч. Дарвин создал первую логически непротиворечивую: а) теорию эмбриогенеза; б) эволюционную теорию; в) клеточную теорию; г) гипотезу происхождения жизни на Земле.
2. Выберите наиболее полный перечень, включающий научные предпосылки теории Ч. Дарвина: а) развитие капитализма, утверждение клеточной теории; б) рост городов, успехи сельского хозяйства в Англии, учение Ж. Кювье; в) утверждение клеточной теории, учение Ж.-Б. Ламарка, успехи сравнительной эмбриологии и палеонтологии; г) утверждение клеточной теории, учение Ж. Кювье, развитие капитализма и успехи сельского хозяйства в Англии, достижения палеонтологии.
3. Термин «эволюция» впервые был использован в биологии: а) Ч. Дарвином; б) К. Линнеем; в) Ш. Бонне; г) Ж. Бюффеном.
4. Учение о «свободной конкуренции» разработал: а) Ч. Дарвин; б) А. Смит; в) Т. Мальтус; г) Ф. Вёлер.
5. Создатель теории народонаселения: а) Ч. Дарвин; б) А. Смит; в) Т. Мальтус; г) Ф. Вёлер.
6. По теории Т. Мальтуса численность населения: а) возрастает в арифметической прогрессии; б) возрастает в геометрической прогрессии; в) не изменяется; г) постепенно уменьшается.
7. По теории Т. Мальтуса, средства для существования населения: а) возрастают в арифметической прогрессии; б) возрастают в геометрической прогрессии; в) постепенно уменьшаются; г) остаются неизменными
8. Какая из видов борьбы за существование происходит наиболее остро: а) межвидовая борьба; б) борьба с неблагоприятными условиями; в) внутривидовая борьба; г) верного ответа нет.
9. Первым эволюционную теорию предложил: а) Уоллес; б) Дарвин; в) Линней; г) Ламарк.

10. Теория Дарвина объясняет появление приспособленности: а) комбинативной изменчивостью и естественным отбором; б) комбинативной изменчивостью и искусственным отбором; в) мутационной изменчивостью и искусственным отбором; г) мутационной изменчивостью и естественным отбором.
11. Схему образования новых видов Ч.Дарвин построил на основе: а) полифилии и дивергенции; б) монофилии и дивергенции; в) полифилии и конвергенции; г) монофилии и конвергенции.
12. Какое свойство всех организмов лежит в основе эволюционного учения Ч.Дарвина: а) способность к направленным мутациям; б) способность к миграциям; в) способность к размножению в геометрической прогрессии; г) способность к размножению в арифметической прогрессии.
13. Наиболее важной формой изменчивости, с точки зрения эволюционных изменений, Ч.Дарвин считал: а) мутационную; б) модификационную; в) наследственную; г) соотносительную.
14. Какое из перечисленных понятий можно поставить в центр логической структуры учения Ч.Дарвина: а) изменчивость; б) естественный отбор; в) наследственность; г) стремление организмов к усовершенствованию.
15. Из перечисленных форм борьбы за существование, с точки зрения Ч.Дарвина, наиболее важной для эволюционного процесса является: а) межвидовая борьба по типу «хищник – жертва»; б) межвидовая борьба по типу «продуцент – консумент»; в) внутривидовая борьба во всех её формах; г) внутривидовая борьба в виде прямой и косвенной конкуренции.
16. Основными движущими силами эволюции, по Ч.Дарвину, являются: а) внутреннее стремление организмов к прогрессу; б) определённая изменчивость; в) конкуренция и естественный отбор на основе наследственной изменчивости; г) борьба за существование и интенсивность размножения.
17. Результатом эволюции не является: а) наличие ископаемых форм древних видов; б) многообразие современных видов; в) вымирание редких видов растений; г) приспособленность организмов.
18. Решающим фактором в формировании мировоззрения Ч.Дарвина о происхождении видов послужило: а) достижения естественных наук XIX века; б) развитие капиталистических производственных отношений в Англии; в) достижения сельского хозяйства в Англии; г) путешествие на корабле «Бигль».
19. Прямым следствием борьбы за существование является: а) искусственный отбор; б) соотносительная изменчивость; в) наследственность; г) естественный отбор.
20. С появлением теории Ч.Дарвина было опровергнуто следующее из представлений Ж.-Б.Ламарка: а) живые организмы приспособляются к среде обитания; б) только благоприобретённые признаки наследуются; в) живые организмы изменчивы; г) иногда трудно отличить один вид от другого по морфологии.
21. Все сорта капусты произошли от: а) листовой капусты; б) савойской капусты; в) дикой капусты; г) кормовой капусты.
22. Все породы голубей произошли от: а) китайского чайкообразного голубя; б) сизого скалистого голубя; в) английского зобастого голубя; г) кипрского голубя.
23. Основы первого учения об эволюции органического мира разработаны: а) К. Линнеем; б) Ж.-Б. Ламарком; в) Ч. Дарвином; г) Ж. Кювье.
24. Одной из социально-экономических предпосылок теории Ч. Дарвина является: а) учение Ж.-Б. Ламарка; б) клеточная теория; в) развитие капитализма и достижения сельского хозяйства в Англии; г) достижения сравнительной эмбриологии.

25. Выберите правильный перечень результатов эволюции по Ч. Дарвину: а) конвергенция признаков, многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания; б) многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания, повышение уровня организации живых существ; в) дивергенция признаков, повышение уровня организации живых существ, изменчивость; г) дивергенция признаков, наследственность, многообразие видов.
26. Значение теории Ч. Дарвина для естествознания заключается в: а) создании биогенетического закона; б) создании первого эволюционного учения; в) установлении движущихся сил эволюции; г) объяснении происхождения жизни на Земле.
27. Главными причинами борьбы за существование, по Ч. Дарвину, являются: а) появление летальных мутаций, изменение условий среды, медленное размножение живых существ; б) изменение условий среды, быстрое размножение живых существ, недостаток кормовых ресурсов; г) быстрое размножение живых существ, избыток кормовых ресурсов, появление летальных мутаций.
28. Движущие силы эволюции, по Ч. Дарвину: а) естественный отбор, наследственность; б) борьба за существование, естественный отбор, наследственность, изменчивость; в) борьба за существование, наследственность, изменчивость; г) наследственность, изменчивость.
29. Какие из форм изменчивости открыл Ч. Дарвин: а) модификационную, определенную, неопределенную; б) мутационную, модификационную; в) индивидуальную, групповую, коррелятивную; г) определенную, неопределенную, мутационную.
30. Основными результатами эволюции, по Ч. Дарвину, являются: а) многообразие видов, живых организмов, совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания; б) одновременное существование форм, различающихся по уровню организации; в) многообразие видов живых организмов, совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания, одновременное существование форм, различающихся по уровню организации; г) наличие переходных ископаемых форм, многообразие видов живых организмов, борьба за существование.

3. Многообразие проявлений изменчивости в органическом мире и ее значение для эволюции



1. Ч. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости.

Изучая изменчивость животных и растений под влиянием одомашнивания и селекции, Дарвин выделил 4 типа изменчивости:

- *Определенная* изменчивость - все или почти все потомство особей, подвергшихся одинаковым условиям, изменяется сходным образом.
- *Неопределенная* изменчивость - возникновение бесконечно разнообразных слабых различий, которые отличают друг от друга особей одного вида и которые не могли быть унаследованы ни от родителей, ни от более отдаленных предков. При этом, изменения внешних условий играют роль стимула, усиливающего неопределенную изменчивость, но никак не влияющих на ее специфику, т.е. качество изменений.

- *Изменчивость в результате скрещивания* – возникновение у потомства от скрещивания родителей новых особенностей, вызванных комбинированием наследственных задатков.

- *Соотносительная изменчивость*) - существование у организмов определенных соотношений между различными органами и структурами, при изменении одной из которых закономерно изменяется и другая.

2. Современные представления о формах и причинах изменчивости. Генотип и Фенотип.

Справедливость представлений Дарвина подтвердили дальнейшие исследования. В сущности, теперь признают те же формы изменчивости, но только с новой терминологией, что ясно видно из этой таблицы:

По Ч. Дарвину	Современная терминология
Вся наблюдаемая изменчивость:	Фенотипическая изменчивость:
1. Наследственная неопределенная индивидуальная изменчивость	1. Изменчивость генотипическая (мутации)
2. Изменчивость, возникающая в результате скрещивания	2. Комбинативная изменчивость
3. Соотносительная изменчивость	3. Коррелятивная изменчивость
4. Ненаследственная определенная массовая изменчивость	4. Изменчивость паратипическая (модификации)

В связи с этим следует проанализировать новую терминологию. Прежде всего, постоянно будут встречаться понятия «генотип» и «фенотип», предложенные еще Иоганнсенем (1903). Фенотип – это вся совокупность признаков и свойств любого индивидуума – является результатом взаимодействия между генотипом и средой. Генотип – это взаимосвязанная система единиц наследственности – генов. Наследственная программа развития. Иначе говоря, генотип – это набор генов, имеющих в организме, а фенотип – набор свойств и признаков организма, возникший в результате реализации генетической программы в данных конкретных условиях внешней среды. Как правило, различные генотипы обуславливают развитие различных фенотипов. Изменение генотипов влечет за собой и изменение фенотипов.

3. Наследственные изменение - мутации и их роль в эволюционном процессе.

Эволюция была бы невозможной, если бы генетические программы воспроизводились абсолютно точно. Как вы знаете, копирование генетических программ – репликация ДНК - происходит с высочайшей, но не абсолютной точностью. Изредка возникают ошибки - мутации. Важнейшее положение и генетики, и теории эволюции - представление о том, что мутации не направлены и случайны. Это означает, что новая мутация не адекватна вызывающему ее фактору. Например, полиплоидия, вызываемая колхицином, не защищает организм от этого алкалоида, а мутации, вызываемые ионизирующим излучением, не способствуют выработке веществ - радиопротекторов. Представление о не направленности мутаций не подразумевает их беспричинности. Мутации возникают либо под действием факторов среды, к которым организмы не могли приспособиться в ходе предшествующей эволюции (радиация, химические мутагены и т.п.), либо по причинам, обусловленным сложностью организации генетического аппарата

(тепловые колебания атомов в молекуле ДНК). Эти так называемые спонтанные мутации отличаются от индуцированных только тем, что мы не знаем причин их возникновения, а не отсутствием причин. Представление о не направленности мутаций в то же время не опровергается наличием мутагенов с четко определенным спектром действия. Мутации неопределенны в том смысле, что они не адаптивны.

Частота мутаций не одинакова для разных генов, для разных организмов. Средняя частота мутаций у бактерий оценивается как 10^{-9} на ген на клетку за поколение. У человека и других многоклеточных она выше и составляет 10^{-5} на ген на гамету за поколение. Казалось бы, это ничтожно малая величина. Следует помнить, однако, что генов в каждой гамете очень много.

Таким образом, несмотря на чрезвычайную редкость каждой отдельной мутации, в каждом поколении появляется огромное количество носителей мутантных генов. Благодаря мутационному процессу генотипы всех организмов, населяющих Землю, постоянно меняются; появляются все новые и новые варианты генов (аллели), создается огромное генетическое разнообразие, которое служит материалом для эволюции.

Следующим важнейшим эволюционным свойством является встречаемость мутаций в природных популяциях. Мутации в конечном итоге определяют синтез новой полипептидной цепи. Раз новой, значит, чаще всего, рецессивной, значит, в фенотипе не проявляется и поэтому накапливается в популяции. Еще 30 - 40 годы 20 столетия С.С. Четвериков сделал вывод о насыщенности всех популяций разнообразными мутациями.

Мутации различаются по своим фенотипическим эффектам. Большинство мутаций, по-видимому, вовсе никак не сказываются на фенотипе. Их называют нейтральными мутациями. Большинство оказывается вредными. Они нарушают скоординированное в ходе предшествующей эволюции взаимодействие генетических программ в развивающемся организме, и приводят либо к его гибели, либо к тем или иным отклонениям в развитии. Только очень малая доля вновь возникающих мутаций может оказаться полезной. Следует помнить, однако, насколько условна эта классификация. Полезность, вредность, или нейтральность мутации зависит от условий, в которых живет организм. Мутация нейтральная или даже вредная для данного организма и данных условиях, может оказаться полезной для другого организма и в других условиях, и наоборот. Жуки и комары не могли знать заранее, что люди изобретут ДДТ и другие инсектициды и подготовить мутации защиты. Тем не менее, эти мутации возникали - они обнаруживаются даже в тех популяциях насекомых, которые с инсектицидами не встречались. В то время, когда насекомые не сталкивались с инсектицидами, эти мутации были нейтральными. Но как только люди стали применять инсектициды - эти мутации стали не просто полезными, они стали ключевыми для выживания. Те особи, которым по наследству досталась такая мутация, вовсе не нужная их родителям, жившим в доинсектицидную эру, приобрели колоссальное преимущество перед теми, кто такой мутации не имел.

Все перечисленные выше характеристики верны для всех типов мутаций - генных, хромосомных, геномных и внеядерных.

Таким образом, такие характерные особенности мутаций, как достаточно высокая и постоянная частота возникновения, затрагивание мутациями любых, в том числе и биологически важных признаков, насыщенность природных популяций мутациями свидетельствует о том, что мутации как элементарные единицы наследственной изменчивости могут рассматриваться в качестве *элементарного материала для эволюции*. Элементарного потому, что, во-первых, мутации вредны в каждый конкретный момент времени, а эволюция идет по полезным признакам. Во-вторых, первично возникшие мутации, как правило, в фенотипе не проявляются, и их эволюционная судьба становится ясной только после того, как они выщепятся в гомозиготе. Но это проявляется не сразу, поэтому мутации как бы возможный в будущем материал для эволюции и в этом смысле элементарный.

4. Значение комбинативной изменчивости в эволюции.

В целом причины комбинативной изменчивости следующие:

- кроссинговер (обмен гомологичными участками хроматид гомологичных хромосом в профазе мейоза);
- независимое распределение родительских хромосом в мейозе;
- случайное объединение гамет при оплодотворении;
- все виды скрещивания.

Любая новая мутация возникает и распространяется в популяции всегда только в гетерозиготном состоянии, то есть в весьма ослабленном выражении. В этом случае даже многие летальные мутации мало сказываются на общей жизнеспособности организма. Так как при скрещивании с нормальными особями они передаются половине потомства вновь в гетерозиготном состоянии, то такие мутации свободно размножаются и при половом воспроизведении распространяются в популяции.

Поэтому сплошь и рядом наблюдается, что относительный вредный эффект мутаций при таком комбинировании их с другими качествами снижается или нейтрализуется. Если же гетерозигота не обладает сниженной жизнеспособностью в данных условиях, то она будет свободно распространяться до тех пор, пока не начнутся более частые скрещивания между гетерозиготами и не появятся гомозиготы с характерными для них мутантными признаками. Однако в любой природной популяции распространяется не одна мутация, а очень и очень многие. При половом размножении все они комбинируются самым различным образом. При комбинировании мутаций наблюдается не простое суммирование признаков, а интеграция новых качеств. В результате комбинирования возможны не только нейтрализация неблагоприятных выражений разных мутаций, но и возникновение совершенно новых физиологических и морфологических свойств организма, которые в данных условиях существования получает значение положительного приобретения.

Расчеты показывают, что число возможных комбинаций, которые могут дать 2 скрещивающиеся особи, описывается в общей форме формулой $[r(r+1)/2]^n$, где n – число локусов, а r – число аллелей.

Это значит, что комбинирование делает потомство более многообразным как генетически, так и фенотипически. К тому же комбинирование стимулирует

новые проявления наследственной изменчивости, которую мы называем комбинативной.

Таким образом, значение комбинативной изменчивости заключается в следующем:

- 6) стимулирует возникновение новых наследственных изменений;
- 7) повышает генотипическое и фенотипическое многообразие потомства;
- 8) повышает жизнеспособность потомства;
- 9) нейтрализует вредное влияние мутаций.

По всем этим причинам комбинации с включенными в них через скрещивание мутациями становятся фактическим неисчерпаемым *непосредственным материалом* для эволюции, за счет которого и разворачивается внутривидовой эволюционный процесс.

5. Коррелятивная изменчивость и ее значение в эволюции.

Коррелятивная изменчивость - это вторичные изменения, возникающие в ходе онтогенетического развития под влиянием какого-либо первичного изменения. Фенотипически корреляции выражаются в соотносительном изменении функций и структуры органа или его части в зависимости от изменений в функции и структуре другого органа или его части. Корреляции могут быть морфогенетическими, то есть приуроченными преимущественно к эмбриональной стадии онтогенеза, или эргонетическими (греч. «эргон» - работа), которые по преимуществу относятся к постэмбриональному периоду онтогенеза, но особенно характерны для юношеского периода, когда при становлении органов и систем происходит взаимное приспособление органов (развитие костей и мышц, суставных поверхностей и т.д.).

Между отдельными частями и органами устанавливаются взаимозависимые связи. Поэтому можно сказать, что благодаря наличию корреляций организм в ходе индивидуального развития формируется не как механический агрегат частей, а как целостность. Поэтому и значение корреляций в эволюции прежде всего заключается в том, что при коррелятивной изменчивости эволюирует весь организм в целом, со всеми его достоинствами и недостатками.

Кроме того, корреляции определяют «пригодность» данной мутации ко всему организму. Поэтому корреляции являются проводниками в жизнь конкретных мутаций, являясь инструментом, который определяет их жизнеспособность (конечно, через борьбу за существование). Благодаря корреляциям, мутации превращаются из элементарного материала для эволюции в непосредственный.

6. Ненаследственные изменения-модификации и их значение для эволюции.

Термин «модификация» был предложен датским генетиком В. Иогансеном. В широком смысле слова под модификациями следует понимать ненаследственные изменения, возникшие под влиянием факторов абиотической и биотической среды в пределах реализации одной нормы реакции. Совокупность всех этих факторов вызывает ненаследственные фенотипические изменения более или менее глубокого характера. Модификации не связаны с преобразованием генотипа, но масштабы модификационной изменчивости ограничиваются генотипически детерминированной нормой реакции, то есть модификации образуются

в пределах нормы реакции генов. Модификации не наследуются, но лишь в том понимании, что если исчезает вызывавший их фактор, то не проявляются и они. Диапазон модификационной изменчивости у каждого организма определяется его генотипом. Модификации, как правило, не нарушают нормального равновесия физиологических процессов организма и его соответствия окружающей среде. Большинство случаев модификации оказываются адаптивными для их обладателей.

Модификации всегда строго закономерны и специфичны, то есть один и тот же фактор вызывает у разных организмов различные модификации в соответствии с различиями их генотипов (их норм реакции). Другой особенностью модификационной изменчивости является тот факт, что модификационные изменения одного и того же организма оказываются различными на разных стадиях развития и при разных физиологических состояниях. Третьей особенностью модификаций является их не наследственность. Это вытекает из того, что поколение одной и той же формы в разных условиях дает разные модификации.

Значение модификаций. В эволюции большую роль играют адаптивные модификации. Модификационный полиморфизм, являясь ярким показателем индивидуальной пластичности организма, дает предпосылки для быстрого его изменения в случае резкого изменения условий существования. Обуславливая переживание особей, модификации, как и другие регуляторные механизмы, позволяют накапливать большое число мутаций скрытом виде.

Способность к приспособительным модификациям допускает непосредственное расселение организмов в новых биотопах, если условия жизни в них укладываются в пределы норм его приспособительного реагирования. Так, у животных большое значение приобретают формы легко обратимого физиологического реагирования, которые проявляются, в частности, в виде приспособительного поведения. Они в свою очередь способствуют процветанию вида и его дальнейшей прогрессивной эволюции. Поэтому модификации – проводники в жизнь мутаций.

Таким образом, мутации не обеспечивают эволюционного процесса, так как они относительно вредны, в то время, как эволюционное развитие приспособлений, то есть полезных изменений, которые, следовательно, неравнозначны мутациям. Отсюда ясно, что мутационная изменчивость обеспечить приспособительный характер эволюционного процесса не может.

Комбинации не обеспечивают эволюционного процесса, так как они возникают стихийно и случайно. Поэтому через комбинирование могут возникнуть как приспособленные и неприспособленные формы. Однако популяции вида всегда состоят из более или менее приспособленных форм. Значит не сама комбинация, а что-то другое обеспечивает приспособительную эволюцию;

Модификации и корреляции тоже не обеспечивают эволюционного процесса, потому что, во-первых, модификации не наследственны и поэтому не могут сами по себе обеспечить закрепление новых особенностей. Во-вторых, модификации могут быть различными – вредными, полезными или индифферентными. Однако в популяции вида, населяющей конкретную стацию, модификации носят, как правило, адаптивный характер. Значит, должен существовать особый фактор, который сохраняет только приспособительные модификации. И

в этом случае видно, что модификации не обеспечивают приспособительного характера эволюции. То же самое можно сказать и о корреляциях. И они сами не обеспечивают гармоничных форм;

Наследственность не обеспечивает стойкой видовой формы. Подобно тому, как различные формы изменчивости не объясняют поступательного эволюционного процесса, так и фактор наследственности недостаточен для объяснения стойкости видовой формы, стойких признаков конкретных организмов, учитывая темпы и характер изменчивости.

Все это показывает, что объяснить эволюционный процесс действием только изменчивости и наследственности практически невозможно. И изменчивость, и наследственность, являются необходимыми и обязательными предпосылками процесса эволюции, но не более.



1(с.96-100); 2(с.48-74); 3(с.115-123); 4(с.218-246); 5(с.12-41); 7(с.167- 196); 9(с.99-108); 10 (47-72); 11(77-90); 12 (22-30); 13 (84-96).



Проверьте себя

1. Основой разнообразия живых организмов является: а) модификационная изменчивость; б) генотипическая изменчивость; в) фенотипическая изменчивость; г) ненаследственная изменчивость.
2. Границы фенотипической изменчивости называются: а) вариационным рядом; б) вариационной кривой; в) нормой реакции; г) модификацией.
3. Ненаследственные изменения генотипа, которые напоминают наследственные заболевания – это: а) фенкопии; б) морфозы; в) мутации; г) анеуплоидия.
4. Изменение структуры гена лежит в основе: а) комбинативной изменчивости; б) модификационной изменчивости; в) мутационной изменчивости; г) полиплоидии.
5. Мутации, которые затрагивают лишь клетки тела называют: а) соматические; б) генные; в) генеративные; г) хромосомные.
6. Постоянным источником наследственной изменчивости являются: а) модификации; б) морфозы; в) фенкопии; г) мутации.
7. Изменчивость, которая не затрагивает гены организма и не изменяет наследственный материал, называется: а) генотипической изменчивостью; б) комбинативной изменчивостью; в) мутационной изменчивостью; г) фенотипической изменчивостью.
8. Ненаследственные изменения генотипа, которые возникают под действием фактора среды, носят адаптивный характер и чаще всего обратимы – это: а) модификации; б) морфозы; в) фенкопии; г) мутации.
9. Явление изменения числа хромосом, кратное гаплоидному набору называется: а) полиплоидия; б) полисомия; в) делеция; г) трисомия.

10. Кроссинговер – это механизм: а) комбинативной изменчивости; б) мутационной изменчивости; в) фенотипической изменчивости; г) модификационной изменчивости.
11. Мутации, которые происходят в половых клетках (следовательно, наследуются), называются: а) соматическими; б) генеративными; в) полезными; г) генными.
12. Мутации, связанные с изменением структуры хромосом, называются: а) точечные; б) генные; в) геномные; г) верного ответа нет.
13. Мутационная изменчивость отличается от модификационной тем, что она: а) адекватна среде обитания; б) наследуется; в) не наследуется; г) проявляется одинаково у всех особей.
14. Модификационная изменчивость в отличие от мутационной: а) неадекватна среде обитания; б) носит приспособительный характер; в) носит индивидуальный характер; г) передаётся по наследству.
15. Мутационная изменчивость по сравнению с модификационной: а) играет большую роль в эволюции, обеспечивая появление новых признаков; б) обеспечивает приспособленность организмов к изменениям среды обитания; в) не играет роли в эволюции, так как не наследуется; г) возникает за счёт комбинации генов родителей в генотипе.
16. Элементарным эволюционным материалом является: а) популяция; б) организм; в) мутация; г) модификация.
17. Исход мутаций, вызывающих нескрещиваемость особей: а) исчезнут из популяции вместе с их носителями; б) не имеют значения, так как их носители бесплодны; в) включаются в генофонд популяции в скрытом рецессивном состоянии; г) включаются в генофонд популяции в доминантном состоянии.
18. Исход мутаций, не оказывающих отрицательного воздействия на особь: а) исчезнут из популяции вместе с их носителями; б) не имеют значения, так как их носители бесплодны; в) включаются в генофонд популяции в скрытом рецессивном состоянии; г) включаются в генофонд популяции в доминантном состоянии.
19. У столовых сортов свеклы согласованно изменяется окраска корнеплода, черенков и жилок листа. Это является примером: а) фенотипической изменчивости; б) мутационной изменчивости; в) комбинативной изменчивости; г) коррелятивной изменчивости.
20. При скрещивании белого и серого кроликов может появиться чёрное потомство. Примером какой формы изменчивости это является: а) фенотипической; б) мутационной; в) комбинативной; г) коррелятивной.
21. Белокочанная капуста в условиях жаркого климата не образует кочана. Примером какой формы изменчивости это является: а) модификационной; б) мутационной; в) комбинативной; г) коррелятивной.
22. Длинноногие животные имеют длинную шею. Примером какой формы изменчивости это является: а) фенотипической; б) мутационной; в) комбинативной; г) коррелятивной.
23. Значение соотносительной (коррелятивной) изменчивости для эволюции: а) приспособление к данным условиям среды, выживание и сохранение потомства; б) материал для естественного и искусственного отбора; в) распространение в популяции новых наследственных изменений, которые служат материалом для отбора; г) постоянство взаимосвязанных признаков, целостности организма как системы.

24. Значение мутационной изменчивости для эволюции: а) является приспособлением к данным условиям среды, выживанию и сохранению потомства; б) является материалом для естественного и искусственного отбора; в) распространение в популяции новых наследственных изменений, которые служат материалом для отбора; г) обеспечивает постоянство взаимосвязанных признаков, целостность организма как системы.
25. Значение коррелятивной изменчивости для эволюции: а) является приспособлением к данным условиям среды, выживанию и сохранению потомства; б) является материалом для естественного и искусственного отбора; в) распространение в популяции новых наследственных изменений, которые служат материалом для отбора; г) обеспечивает постоянство взаимосвязанных признаков, целостность организма как системы.

4. Популяция - элементарная единица эволюции.



1. Требования к элементарной эволюционной единице. Популяция - элементарная единица эволюции.

Если рассуждать логически, исходя из сущности эволюционного процесса, элементарная единица эволюции должна удовлетворять следующим требованиям:

- 1) она должна реально и конкретно существовать в природных условиях;
- 2) она должна быть как таковая далее не подразделима, элементарна, то есть выступать во времени и пространстве как некое единство;
- 3) она должна быть как таковая способна во времени, то есть наследственно изменяться в ряду большого числа биологических поколений.

Такой единицей, конечно, не может быть индивид, особь, во всяком случае, у большинства живых организмов, размножающихся половым путем. Особь хотя и элементарна, и реально существует в природе, не может существовать в течение большого числа поколений, в течение которых идет эволюция. Дарвиновская концепция, по которой основой эволюции служит индивидуальная генетическая изменчивость, а сам эволюционный процесс осуществляется через отбор организмов, а не отдельных генов этих организмов, рассматривает в качестве элементарной единицы группу особей, разнообразных и генотипически, и фенотипически, так как отбор может происходить только в группе особей.

Такие реально существующие в природе группы особей, как семья, род, стая, стадо, не могут быть элементарной эволюционной единицей, так как они не имеют собственной эволюционной судьбы, в силу их малочисленности, временного существования, или отсутствия скрещивания между особями (стая, стадо).

Раньше думали, что такой ареной эволюционных процессов является вид. В самом деле, виды реально существуют в природе в течение большого числа поколений, то есть имеют свою собственную эволюционную судьбу. Но мы знаем, что практически все виды живых организмов в пределах своего ареала распределены неравномерно: они либо распадаются на территориально разобщенные группы индивидуумов (например, березовые рощицы в лесостепи, сфагновый мох, или клюква, по верховым болотам в Беларуси), или, если индивиды распределены по всей территории, плотность населения может сильно варьировать от места к месту (при этом территории, густо населенные, отделяются

одна от другой территориями, слабо населенными). Эта неравномерность распределения особей вида в пределах ареала ведет к тому, что вся совокупность особей каждого вида в природных условиях подразделяется на ряд отдельных более или менее сильно изолированных друг от друга совокупностей особей, обычно именуемых популяциями (populus - население). Термин впервые ввел Йогансен для различения группы гетерозиготных особей от группы гомозиготных.

Иными словами, популяция может эволюировать как автономная единица, постепенно обособливаясь от всей остальной массы вида, и в то же время по ряду признаков как единое целое могут эволюировать и системы популяций (подвиды, виды). Но элементарной эволюционной единицей является только популяция - сообщество особей одного вида, занимающих определенную территорию и связанных друг с другом родственными узлами.

Каждая популяция в отличие от отдельной особи, семьи, стада, стаи, обладает собственной эволюционной судьбой в том смысле, что на протяжении жизни большого числа поколений она может существовать без какой-либо взаимосвязи с другими частями вида, изменяться, приспосабливаться к специфическим условиям, даже вступать в конкурентные отношения с другими популяциями того же вида или исчезать в процессе эволюции. Вид, как целое, тоже обладает собственной эволюционной судьбой, но поскольку он оказывается сложной системой, подразделяемой на меньшие единицы – популяции, то и роль элементарной эволюционной единицы отводится не ему, а популяции, отвечающей всем требованиям элементарным эволюционным структурам или единицам

2. Реальность существования, структура, экологическая неоднородность и определение популяции.

Итак, популяция реально существует в природе, она выступает во времени и пространстве как определенное единство. Различия между существующими в природе популяциями поддерживаются и усиливаются не только генетической разнокачественностью их, но и неизбежно возникающими внешними условиями. Это становится понятным, если учесть, что практически невозможно создать абсолютно одинаковые условия для нескольких территориальных группировок.

Основными критериями популяции является возможность свободного скрещивания между ее особями (панмиксия) и территориальная изоляция от других подобных групп на протяжении жизни достаточно большого числа поколений. При этом популяции можно дать достаточно строгое общее определение:

Популяция – территориальная совокупность свободносекрещивающихся особей одного вида, объединенная панмиксией и на протяжении достаточно длительного времени (не менее продолжительности жизни нескольких поколений) отделена той или иной степенью давления изоляции от подобных совокупностей особей.

Это определение не идеально и подходит фактически только для организмов, размножающихся половым путем. Определение же популяции, которое охватывает все группы организмов, кроме вирусов, следующее:

Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая опре-

деленное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Приведенные определения касаются в основном двуполых, перекрестно оплодотворяющихся форм. Но и у других организмов существуют совокупности индивидов, аналогичные популяциям. Поэтому выделяют панмиктические популяции и клональные. У клональных популяций репродуктивная устойчивость обеспечивается делением индивида на дочерние особи с образованием зачастую слитных колоний.

Основные экологические характеристики популяций. Основными экологическими характеристиками популяции являются величина занимаемого пространства (ареал), численность особей, возрастная и половая структура, а также популяционная динамика.

Популяционный ареал. Ареал, занимаемый популяцией, может быть неодинаковым как для разных видов, так и в пределах одного вида. Величина ареала популяции в значительной мере зависит от степени подвижности особей – «радиусов индивидуальной активности». Ареал популяции может быть репродуктивным (часть ареала, где особи данной популяции размножаются) и трофическим (пространство, где особи популяции находят себе пищу). Чаще эти ареалы совпадают, но нередко трофический ареал с репродуктивным не совпадает, например, у перелетных птиц.

Численность особей в популяции. Численность особей в популяции обеспечивает возможность скрещивания. В связи с размером ареала популяций численность популяций может значительно изменяться (от нескольких десятков до миллионов особей). Показателем, объединяющим величину ареала и численности, является плотность, выражающаяся обычно количеством особей на единицу площади или объема. Плотность обеспечивает панмиксию.

С вопросом о численности популяций связана проблема минимальной численности. В каждом конкретном случае минимальная численность популяции оказывается специфической для разных видов. Но во всех случаях минимальная численность популяции должна обеспечивать свободное, исключаящее близкородственное, скрещивание и быть таковой, чтобы при любых колебаниях численности популяции часть особей популяции оставалась в живых, то есть превышать коэффициент сокращения.

Динамика популяции. Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. Причины этого чрезвычайно многообразны и в общей форме сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов. Это имеет большое эволюционное значение, на что обратил внимание С.С. Четвериков, который назвал колебания численности популяции «волнами жизни».

Возрастной состав популяции. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои отношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения. Возрастная структура популяции может быть весьма простой, например, у бурозубки обыкновенной, или весьма сложной, например, в популяции дуба. Но во всех случаях возрастная структура популяции носит конкретный приспособительный характер.

Половая структура популяции. Как известно, генетический механизм определения пола обеспечивает расщепления потомства по полу в отношении **1:1**. В силу неодинаковой жизнеспособности мужского и женского организма это первичное соотношение порой уже заметно отличается от вторичного (характерного при родах у млекопитающих) и, тем более заметно отличается от третичного – характерного для взрослых особей.

Еще более важное значение имеет анализ основных *эволюционно-генетических характеристик популяций*.

Генетическая структура популяций. Генетическую структуру популяции можно описать, определив частоты генотипов в ее генофонде. Сравнение разных популяций по частотам аллелей дает нам информацию о генетической гетерогенности видов в разнообразных условиях его обитания. Сейчас известно, что все природные популяции гетерогенны, насыщены мутациями в силу постоянно идущего мутационного процесса. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии, то есть *при постоянстве и невысоко интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав может оставаться в среднем статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени*. Это является сущностью закона Харди – Вайнберга, этого треугольного камня современной популяционной генетики, четко отражающего суть явления генетической изменчивости популяций и позволяет дать ее количественную оценку. Закон Харди – Вайнберга указывает на постоянно существующие в популяции потенциальные возможности для ее стабилизации. Уравнение Харди-Вейнберга базируется на законах Менделя. Пусть доля сперматозоидов и яйцеклеток несущих аллель B равна p , а доля гамет несущих аллель b равна q . Если мы допускаем, что популяция достаточно многочисленна, и объединение гамет происходит случайно, то частоты возникших генотипов должны быть равны произведению частот гамет несущих аллели B и b .

$$(p(B)+q(b)) \times (p(B)+q(b)) = p^2(BB) + 2pq(Bb) + q^2(bb).$$

Эта закономерность носит статистический характер, т.е. она выявляется в том случае, если численность популяции достаточно велика. Биологический смысл этого уравнения заключается в том, что распределение частот генотипов в популяции при условии случайного скрещивания между особями однозначно определяется частотами аллелей.

Гетерогенность популяций. Мутации обычно возникают и сохраняются в рецессивном состоянии и не нарушают общего облика популяции. Поэтому генетическая гетерогенность природных популяций – главнейшая их особенность. Гетерогенность популяций проявляется в полиморфизме.

Существование двух и более генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется полиморфизмом.

Все многообразные случаи полиморфизма по механизму возникновения разделяются на две большие группы: гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию положительного отбора гетерозигот. При адапционном полиморфизме две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях. Гетерозиготный полиморфизм и адапционный полиморфизм составляют так называемый *мобилизационный резерв наследственной изменчивости* в популяции.

Генетическое единство. Несмотря на гетерогенность, любая популяция – сложная генетическая система, находящаяся в динамическом равновесии. Популяция – минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений.

3. Изменение генотипического состава популяции - элементарное эволюционное явление

Таким образом, популяция является элементарной эволюционной структурой, отвечающей всем требованиям, предъявляемым к элементарной эволюционной единице. Элементарным же эволюционным явлением должно считаться наследственное изменение этой эволюционной структуры.

Мы уже выяснили, что одно из основных свойств популяции – генетическая гетерогенность, которая определяется не только постоянным давлением мутационного процесса, но в большей степени комбинаторикой, рекомбинацией генотипов в процессе перекрестного скрещивания. В отсутствие каких-либо давлений со стороны или при сохранении постоянства условий генетический состав популяции, слегка флуктуируя, будет оставаться в среднем статистически неизменным долгое время (закон Харди – Вайнберга).

Если же популяция испытывает сильное давление со стороны каких-либо внешних факторов, то неизбежно произойдет изменение генотипического состава популяции. Если такое изменение генофонда окажется не только длительным, но и векторизованным, то есть направленным и необратимым, то можно говорить о происходящем эволюционно значимом событии – *элементарном эволюционном явлении – длительном, необратимом и векторизованном изменении генофонда популяции.* Элементарное эволюционное явление является неизбежным следствием нарушения закона Харди – Вайнберга в природных популяциях, где невозможна панмиксия и постоянно действуют факторы, вызывающие изменение генотипического состава популяции.

Элементарное эволюционное явление – еще не эволюционный процесс. Однако, без изменения генотипического состава популяции немислимо протекание эволюционного процесса любого, начиная от самого мелкого, до самого крупного масштаба.



1(с.92-93); 3(с.123-136); 4(с.248-251); 5(с.37-67); 9(с.103-112); 10(76-81); 11(90-99); 12 (31-37); 13 (90-96).



Проверьте себя

1. Микроэволюция – это процесс: а) надвидовых преобразований; б) внутривидовых преобразований; в) приводящий к образованию крупных систематических групп; г) приводящий к приобретению разными видами биологических отличий.
2. Термин синтетическая теория эволюции был предложен: а) Т. Гексли; б) Э. Майером; в) Дж. Холдейном; г) Дж. Хаксли.
3. В разработку современной синтетической теории свой вклад внес: а) К.А. Тимирязев; б) И.П. Павлов; в) С.С. Четвериков; г) И.И. Мечников.
4. Материалом для эволюции, с позиции синтетической теории эволюции, служит: а) особь; б) мутация; в) естественный отбор; г) модификационная изменчивость..
5. Популяция – это: а) группа особей, обитающих совместно в сходных условиях; б) группа особей свободно скрещивающихся между собой; в) самовоспроизводящаяся группировка особей одного вида, образующая эволюционно-устойчивую эколого-генетическую систему; г) совокупность особей, похожих по внешним признакам
6. Наименьшая эволюционирующая единица, по мнению сторонников синтетической теории эволюции: а) особь; б) семья; в) популяция; г) вид.
7. Из перечисленных объектов не способны эволюционировать: а) микрофлора кишечника человека; б) популяция домового воробья; в) популяция лютика едкого; г) отара овец.
8. Популяция домашних животных называется: а) породой; б) сортом; в) видом; г) клоном.
9. Эволюционно – генетическими характеристиками популяции являются: а) численность особей; ареал (местообитание конкретной популяции); норма реакции; б) возрастной состав; половой состав (количественное соотношение полов); численность особей; генетическое единство; в) динамика (изменение размеров популяции); возрастной состав; внутривидовой полиморфизм; генетическое единство; г) норма реакции; частота генов, генотипов и фенотипов; внутривидовой полиморфизм; генетическое единство.
10. Элементарным эволюционным явлением называются: а) факторы, способствующие изменению генофонда популяции; б) изменения частного характера, имеющие адаптивное значение, но не переводящее организм на качественно иной уровень организации; в) стойкие, происходящие на протяжении нескольких поколений изменения генофонда популяции в одном и том же направлении; г) колебания численности особей в популяции.
11. «Частота гомозиготных и гетерозиготных организмов в условиях свободного скрещивания при отсутствии давления отбора и других факторов (мутации, дрейф генов и т.д.) остаётся постоянной», - так звучит закон: а) Харди - Вайнберга; б) И.В. Мичурина; в) С.С. Четверикова; г) Г. К. Пирсона.
12. Различают...структуру популяции: а) половую; б) возрастную; в) генетическую; г) все ответы верны.
13. Подавляющее большинство видов живых организмов состоит из отдельных: а) популяций; б) особей; в) организмов; г) верного ответа нет.
14. Элементарной эволюционной единицей является: а) вид; б) особь; в) популяция; г) верного ответа нет.
15. В природных условиях популяции не смешиваются друг с другом. Этому препятствуют: а) географические преграды; б) морфологические отличия; в) разные сроки размножения; г) все ответы верны.
16. Генофонд вида представлен: а) генофондами особей; б) генофондами популяций; в) генофондами отдельных организмов; г) все ответы верны.

17. Элементарным эволюционным явлением называются: а) факторы, способствующие изменению генофонда популяции; б) изменения частного характера, имеющие адаптивное значение, но не переводящее организм на качественно иной уровень организации; в) стойкие, происходящие на протяжении нескольких поколений изменения генофонда популяции в одном и том же направлении; г) колебания численности особей в популяции.

5. Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов. Элементарные факторы эволюции.



Современное эволюционное учение часто называют синтетическим, потому что оно включает в себя не только дарвинизм, но и данные генетики, систематики, морфологии, биохимии, физиологии, экологии и других наук. Было определено, что элементарной эволюционной единицей, способной реагировать на изменения среды перестройкой своего генофонда, является популяция. Относительно длительное, необратимое, векторизованное изменение генотипического состава популяции - элементарное эволюционное явление - является неизбежным следствием нарушения закона Харди – Вайнберга в природных популяциях.

Для осуществления пусковых механизмов эволюции необходимы минимум 3 типа факторов, оказывающих давление на популяцию:

- факторы, обеспечивающие изменение генотипического состава популяции – мутационный процесс, дрейф генов, популяционные волны, миграции;
- факторы, расчленяющие одну исходную популяцию на две или несколько новых, то есть обеспечивающих существование популяции как относительно изолированной группы особей - изоляция;
- фактор или факторы, определяющие направленное изменение генотипического состава популяции, появление адаптаций, усложнение организации, то есть факторов, собственно направляющих эволюционный процесс. Таким фактором является естественный отбор. Перечисленные факторы называются элементарными факторами эволюции.

1. Мутационный процесс, его общая характеристика и эволюционное значение.

Мутационный процесс – это процесс возникновения новых наследственных изменений - постоянно действующий источник изменчивости. Мутационный процесс изменяет гены и порядок их расположения в хромосомах и тем самым увеличивает генетическое разнообразие популяций. Мутации (генные, хромосомные, геномные, внеядерные) возникают случайно и не направлены.

Создавая новые аллели генов, мутационный процесс изменяет частоты аллелей в популяциях. При этом мутационный процесс является случайным и ненаправленным. В общих чертах это определяется следующими обстоятельствами: 1) случайностью мутаций во времени; 2) случайностью в пространстве; 3) независимостью одной мутации от другой; 4) отсутствием закономерного соотношения вновь возникающего мутационного изменения с его адаптивностью к условиям внешней среды.

Поэтому один мутационный процесс без участия других факторов эволюции, в первую очередь естественного отбора, не может привести к направленному изменению популяции. Мутации беспорядочно возникают по любым признакам и свойствам и отклоняют нормальный средний тип популяции в любую сторону. Свободное накопление таких мутаций в популяции может привести лишь к разрушению тех сложнейших организованных систем, которыми являются и организм, и популяция, и вид целом.

Таким образом, мутационный процесс является лишь фактором - поставщиком элементарного эволюционного материала. Его давление на природные популяции всегда существует и поддерживает на высоком уровне гетерозиготность этих популяций. В то же время по своим основным свойствам мутационный процесс является фактором, не способным оказывать направляющее влияние на процесс эволюции.

2. Генетико-автоматические процессы (популяционные волны, дрейф генов и т.п.) и их роль в эволюции.

Популяционные волны. Важнейшим элементарным фактором микроэволюции считаются периодические и непериодические изменения численности особей, так называемые популяционные волны. В природе нет ни одного вида, численность особей у которого из года в год, из поколения поколение, оставалась бы строго стабильной, постоянной. Во всех популяциях происходит изменение численности, масштаб которого может быть огромным (у майских жуков, например, в несколько миллионов раз). В целом причины колебания численности быть весьма различными. Но каким бы ни был механизм колебания численности в каждом конкретном случае, ясно, на численность могут влиять одновременно многие факторы.

Значение популяционных волн, или «волн жизни» по С. С. Четверикову (1916) для эволюции очень велико. Он обратил внимание на то, что при изменении численности особей в популяции меняется и интенсивность естественного отбора. Другим, более важным последствием оказывается реально возникшая возможность резкого изменения генетической структуры популяции. Как и мутационный процесс, эволюционное действие популяционных волн носит в значительной степени случайный характер. Этот фактор является также не направленным. В геноме популяции происходят весьма существенные изменения, но заранее предсказать направление этих изменений невозможно.

Популяционные волны, действуя совершенно иначе, чем мутационный процесс, являются, однако, вместе с ним фактором – поставщиком элементарного эволюционного материала, выводящим ряд генотипов совершенно случайно и не направленно в качестве «кандидатов» на роль новых звеньев в протекающих эволюционных явлениях и процессах, обогащающих основной генофонд населения вида.

Дрейф генов. К генетико – автоматическим процессам кроме популяционных волн относится и так называемый дрейф генов – процесс случайного, ненаправленного изменения частот аллелей в популяциях (Ромашов, Дубинин). Дрейф генов представляет собой случайные изменения концентрации аллелей в генофонде популяции, вызванные неизбежной элиминацией и ограничением числа комбинаций в малочисленных группах. Дрейф генов в состоянии при-

водить к тому, что независимо от отбора аллель может исчезнуть из генофонда популяции или, наоборот, увеличить свою концентрацию и стать нормой. При этом генотипический состав популяций изменится.



Дрейф генов мало сказывается на частотах аллелей в многочисленных популяциях. Однако в периоды резкого спада численности его роль сильно возрастает. В такие моменты он может становиться решающим фактором

эволюции. В период спада частота определенных аллелей может резко и непредсказуемо меняться. Может происходить потеря тех или иных аллелей и резкое обеднение генетического разнообразия популяций. Потом, когда численность популяции начинает возрастать, популяция будет из поколения в поколение воспроизводить ту генетическую структуру, которая установилась в момент прохождения через «бутылочное горлышко» численности (рис.5.1).

3. Миграции как фактор эволюции.

С эволюционной точки зрения миграция осуществляется такими процессами, как *поток генов* и *интродукция генов*.

Поток генов – обмен генами между популяциями одного вида. Популяции одного вида, как правило, не изолированы друг от друга. Между ними постоянно происходит обмен генами. Животные из одной популяции переселяются в другую. Пыльца и семена растений переносятся ветром, течениями, животными из одной популяции в другую.

Интродукция генов – это обмен генами между популяциями разных видов в ходе межвидовой гибридизации или переноса генетического материала вирусами.

Эволюционным последствием миграции и обмена генами является нивелировка генетических различий между локальными популяциями. Обмен генами извне «страхует» популяцию от чрезмерной специализации. Он приводит к тому, что в каждой популяции постоянно поддерживается внутренняя генетическая гетерогенность. Благодаря миграциям создается тот запас изменчивости, который гарантирует возможность приспособления популяций к меняющимся условиям. Благодаря миграциям поддерживается генетическое единство вида.

В результате обмена мигрантами между двумя соседними популяциями, отличающимися по генетическому составу, частоты аллелей в каждой из них меняются из поколения в поколение. Поскольку мы определили эволюцию как изменение частот аллелей в популяциях, мы можем рассматривать миграцию как элементарный фактор эволюции.

4. Изоляция как фактор эволюции, ее формы и значение в эволюции.

Изоляция обеспечивает барьеры, исключающие свободное скрещивание организмов. Она может быть вызвана территориально-механической (простран-

ственной, географической) или биологической (поведенческой, физиологической, экологической, химической и генетической) несовместимостью. Соответственно выделяют и формы изоляции.

Длительная изоляция между популяциями приводит к тому, что каждая популяция эволюционирует независимо. Мутации, возникающие в одной популяции, не могут проникнуть в другую. Дрейф генов приводит к тому, что в разных популяциях фиксируются разные наборы аллелей. Естественный отбор перестраивает генетическую структуру каждой изолированной популяции на свой лад, приспособлявая каждую из них к локальным условиям.

Если популяции изолированы, то каждая из них идет своим путем. Независимая эволюция изолированных популяций ведет к тому, что между ними увеличиваются генетические различия. Они становятся все менее похожими друг на друга по ряду морфологических, физиологических и поведенческих признаков. Это в свою очередь ведет к возникновению биологических механизмов изоляции и к видообразованию. Таким образом, изоляция является основным фактором, вызывающим расчленение исходной элементарной эволюционной структуры – популяции на две или более, отличающихся одна от другой.

5. Проблема факторов эволюции в современной эволюционной теории.

Проблема факторов эволюции не так проста, как это кажется на первый взгляд. Единодушно признаются только два из них – мутационный процесс и естественный отбор. Изоляция и популяционные волны как факторы эволюции сопоставляются.

Как известно, Дарвин, а вслед за ним и Тимирязев, выделяли три основные факторы: наследственность, изменчивость и естественный отбор. Развитие генетики показало, что противопоставлять друг другу изменчивость и наследственность неправомерно. С дальнейшим развитием биологии количество явлений, рассматриваемых в качестве факторов эволюции, стало расти. Популяционная генетика внесла три фактора – изоляция (Четвериков, 1926), дрейф генов (Ромашов, Дубинин, 1945) и колебания численности (волны жизни). И.И. Шмальгаузен (1946) восстановил в качестве фактора эволюции борьбу за существование. Экологи привнесли представление о том, что необходимое условие эволюции – вселение в новую экологическую нишу (Людвиг, 1956).

Если исходить из модели эволюции, как саморегулирующегося процесса, то необходимыми и достаточными условиями эволюции будут следующие:

- 1) наследственная изменчивость, на основе которой преобразуется популяция;
- 2) борьба за существование, в процессе которой оцениваются возникающие изменения;
- 3) отбор, собственно оценка, контроль.

Но достаточно ли для эволюции только этих факторов. Давайте оценим другие предлагаемые факторы:

- 1) Вселение в новую экологическую нишу. Эволюция, как процесс приспособления, происходит и при внедрении популяции в новую нишу, и когда популяция меняется по мере изменения ее собственной экологической ниши, и под действием так называемого стабилизирующего отбора, приводящего к совершенствованию процессов онтогенеза в неизменной экологической нише. Следовательно, процесс приспособления может осуществляться и без освоений

популяцией новой ниши. Поэтому этот фактор можно в число необходимых факторов эволюции и не включать.

2) Колебание численности и дрейф генов. Колебание численности в природе модифицирует генное разнообразие. Но при искусственном отборе эволюция может идти и без колебания численности. Поэтому многие исследователи не считают колебания численности обязательным фактором, хотя и отмечают его существенную роль. Вместе с тем, они отмечают, что колебания численности представляют собой одно из проявлений борьбы за существование и, поэтому, при выделении ее как фактора эволюции, популяционные волны учитываются автоматически.

3) Изоляция. И.И. Шмальгаузен не включал изоляцию в число факторов эволюции на том основании, что эволюционный процесс происходит и в малых изолированных группах, и в больших не изолированных популяциях. Однако само представление о популяции, как единице эволюции, уже подразумевает изоляцию. Поэтому в настоящее время представление об изоляции, как о факторе эволюции общепринято.

Таким образом, вытекает следующая, несколько иная, чем мы ранее рассмотрели, классификация факторов эволюции:

- 1) наследственная изменчивость, появляющаяся в результате мутационного процесса;
- 2) борьба за существование – процесс взаимодействия организмов со средой, включающий и популяционные волны, и дрейф генов, и вселение в новую экологическую нишу;
- 3) изоляция;
- 4) естественный отбор.



1(с.92-95, 100-110); 3(с.137-152); 4(с.217-252, 258, 293-297); 5(с.12, 172-175); 7(с.165-166, 271-285); 9(с. 98, 122-140);10(42- 46; 64-74;100-105); 11(100-111); 12 (37-45); 13 (84-93; 110-119).



Проверьте себя

1. К элементарным эволюционным факторам относятся: а) борьба за существование и влияние экологических факторов; б) мутационный процесс, борьба за существование, изоляция; в) борьба за существование и популяционные волны; г) мутационный процесс, популяционные волны и изоляция.
2. Мутационный процесс: а) является элементарным фактором эволюции; б) обеспечивает возможность полиплоидии; в) обеспечивает возможность самооплодотворения; г) обеспечивает возможность партеногенеза.
3. Значение популяционных волн: а) дают возможность сохраниться носителям всех мутаций; б) уничтожают носителей вредных мутаций; в) обеспечивают возможность резкого увеличения частоты редкого аллеля в популяции за короткое время; г) обеспечивают возможность хромосомных перестроек.

4. Значение изоляции: а) предохраняет популяцию от вредного воздействия внешних факторов; б) значительно повышает частоту редких аллелей; в) увеличивает скорость появления новых мутаций; г) уничтожает носителей вредных мутаций.
5. Генетико-автоматические процессы – это: а) повышение адаптивной ценности отдельных генотипов; б) эволюционные процессы, связанные с самоопылением и самооплодотворением; в) случайные колебания частот аллелей в малых и сверхмалых популяциях; г) хромосомные перестройки.
6. В какой из перечисленных популяций дрейф генов будет иметь наибольшее значение: а) насекомые-вредители в лесу; б) насекомые-вредители в саду; в) насекомые-вредители в поле; г) насекомые-вредители в саду, обработанном инсектицидами.
7. Наиболее важной из форм межвидовой изоляции является: а) докопуляционная, препятствующая спариванию; б) послекопуляционная; в) анатомо-морфологическая; г) морфофизиологическая.
8. Скорость микроэволюционного процесса находится в прямой зависимости от: а) размеров особей; б) плотности популяций; в) интенсивности размножения особей; г) быстроты смены поколений.
9. Направленный характер среди факторов эволюции имеет: а) дрейф генов; б) миграция; в) естественный отбор; г) мутация.
10. Элементарными эволюционными факторами называются: а) факторы, способствующие изменению генофонда популяции; б) изменения частного характера, имеющие адаптивное значение, но не переводящее организм на качественно иной уровень организации; в) стойкие, происходящие на протяжении нескольких поколений изменения генофонда популяции в одном и том же направлении; г) колебания численности особей в популяции.
11. Популяционные волны: а) не случайны; б) не служат поставщиком эволюционного материала; в) служат поставщиком эволюционного материала; г) направлены.
12. Случайное изменение концентраций аллелей в популяции называется: а) популяционными волнами; б) мутациями; в) дрейфом генов; г) изменчивостью.
13. Ареал соболя в результате активного отстрела человеком был разорван на множество частей, удаленных на значительное расстояние друг от друга. Примером, какой формы изоляции это является: а) биологической; б) географической; в) сезонной; г) биотопической.
14. Биотопическая изоляция наблюдается в тех случаях, когда: а) половое созревание у потенциальных партнеров по спариванию наступает не одновременно; б) скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия; в) особи одной популяции имеют разные местообитания в пределах одной из той же территории; г) скрещиванию особей препятствует несоответствие в строении копулятивных аппаратов.
15. Сезонная изоляция наблюдается в тех случаях, когда: а) половое созревание у потенциальных партнеров по спариванию наступает не одновременно; б) скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия; в) особи одной популяции имеют разные местообитания в пределах одной из той же территории; г) скрещиванию особей препятствует несоответствие в строении копулятивных аппаратов.
16. Морфологическая изоляция наблюдается в тех случаях, когда: а) половое созревание у потенциальных партнеров по спариванию наступает не одновременно; б) скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия; в) особи одной популяции имеют разные местообитания в пределах одной из той же тер-

- ритории; г) скрещиванию особей препятствует несоответствие в строении копулятивных аппаратов.
17. Генетическая изоляция наблюдается в тех случаях, когда: а) половое созревание у потенциальных партнеров по спариванию наступает не одновременно; б) скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия; в) особи одной популяции имеют разные местообитания в пределах одной из той же территории; г) скрещиванию особей препятствует несоответствие в строении копулятивных аппаратов.
 18. Мутационный материал, с позиции синтетической теории эволюции, поставляют: а) дрейф генов, популяционные волны, модификационная изменчивость; б) мутационная и комбинативная изменчивость; в) дрейф генов, поток генов и мутационная изменчивость; г) дрейф генов, поток генов, популяционные волны, мутационная и комбинативная изменчивости.
 19. Значение популяционных волн в эволюции заключаются в том, что они: а) способствуют случайному изменению концентраций аллелей в популяции; б) увеличивают разнообразие особей в популяции; в) способствуют повышению генетического разнообразия в популяции; г) способствуют увеличению числа популяций.
 20. Дрейф генов – это: а) обмен генами между популяциями одного вида в результате миграции отдельных особей из популяции в популяцию; б) случайное изменение концентраций аллелей в популяции; в) возникновение любых барьеров, ограничивающих свободное скрещивание; г) перемещение особей из популяции в популяцию.
 21. Какие элементарные эволюционные факторы являются ненаправленными? а) мутации, миграции; б) дрейф генов, поток генов, популяционные волны; в) миграции, изоляция, популяционные волны; г) мутации, миграции, популяционные волны, дрейф генов, изоляция.
 22. К элементарным эволюционным факторам относятся: а) мутации, миграции, борьба за существование; б) борьба за существование, естественный отбор, наследственность, изменчивость; в) поток генов, дрейф генов, популяционные волны; г) мутации, миграции, популяционные волны, дрейф генов, изоляция, поток генов.
 23. Поток генов – это: а) случайное изменение концентраций аллелей в популяции; б) обмен генами между популяциями одного вида в результате миграции отдельных особей из популяции в популяцию; в) совокупность генов организмов данной популяции; г) новое сочетание генов в генотипе.
 24. Эволюционным изменением является: а) возникновение мутации, б) естественный отбор, в) изменение частоты мутаций, г) изменение частоты встречаемости генов.
 25. Элементарные факторы биологической эволюции: а) изоляция, б) симпатрическое видообразование, в) аллопатрическое видообразование, г) волны жизни.
 26. Значение изоляции в эволюции заключается в: а) увеличении числа видов организмов, б) видообразовании, в) аллопатрическом видообразовании, г) симпатрическом видообразовании.
 27. Изоляция как фактор биологической эволюции бывает: а) географической, б) антропогенной, в) естественной, г) экологической, д) и другой.
 28. Волны жизни (популяционные волны) влияют на: а) скорость эволюции, б) направление эволюции вида, в) скорость мутационного процесса.
 29. Элементарной эволюционирующей единицей является: а) вид организмов, б) особь, в) линия потомков, г) популяция.

30. Генетический груз - это: а) обусловленность признака многими генами, б) гибель неприспособленных особей, в) часть наследственной изменчивости, обуславливающая появление менее жизнеспособных, элиминирующихся особей, г) хранение в популяции всего спектра генов и аллелей, в том числе обуславливающих появление менее жизнеспособных особей.

6. Борьба за существование как фактор эволюции.



1. Дарвиновская концепция борьбы за существование.

Метафорически со времен Ч. Дарвина борьбой за существования называют все разнообразные отношения организмов с неживой и живой средой, включающие в частности, как жестокую конкуренцию, так и все формы паразитизма, комменсализма, мутуализма и т.д. Борьба организмов происходит как с другими организмами, так и с физико-химическими факторами среды.

Дарвин считал, что основной, хотя и не единственной причиной возникновения борьбы за существование является возникающая вследствие высокой интенсивности размножения перенаселенность при ограниченности жизненных средств.

Борьбу за существование Ч. Дарвин рассматривал как необходимую предпосылку действия естественного отбора. В то же время он не дал конкретного определения борьбы за существование, а привел лишь серию блестяще подобранных поясняющих примеров.

Таким образом, Дарвин понимал борьбу за существование широко, без видимых границ, выводил ее из теории перенаселения. Современная теория эволюции требует более глубокого рассмотрения этой проблемы.

2. Современное понимание сущности борьбы за существование и ее формы.

Теперь стало ясно, что перенаселение только обостряет эту борьбу, но не является причиной ее. Самая общая причина борьбы за существование – это то, что любой организм только относительно приспособлен к окружающей его среде и всегда той или иной стороной своей организации не полностью соответствует ее условиям. Это объясняется тем, что физико-химические, а, тем более, биотические условия всегда изменяются в каком-либо направлении. Поэтому гибель вследствие отсутствия необходимых условий обычна и весьма масштабна.

Сам термин «борьба за существование» неоднократно подвергался критике и, прежде всего, отмечалась его неясность. Действительно, это понятие довольно сложно и в своих границах недостаточно определено, так как включает весьма разнородные элементы. И.И. Шмальгаузен (1969) подчеркивал, что раз сами организмы не только подвергаются воздействиям среды, но и проявляют активность по отношению к ней и изменяют ее в процессе своей жизнедеятельности, то можно сказать, что борьба за существование – это процесс взаимодействия каждой особи с окружающей средой, в том числе, и с другими особями данной популяции. Расширяя это определение, то есть, рассматривая не популяцию в среде, а весь комплекс связей данного биогеоценоза, мы приходим к тому, что *борьбой за существование называется процесс взаимодействия организма с абиотическими и биотическими компонентами данного биогеоценоза.* Из этого следует, что борьба за существование – понятие биогеоценотическое.

Термин «борьба за существование» часто пытаются заменить. Например, многие употребляют термин «элиминация», предложенный Тимирязевым и Морганом. Но понятие «элиминация» по сравнению с дарвиновским лишено динамичности. Кроме того, оно исключает существование активности организмов в борьбе за существование, принимая их за пассивный объект элиминации. В дарвиновском же понимании борьбы за существование особо подчеркивается эта активность. И происходит она при сложном взаимодействии компонентов биогеоценозов.

Как известно, Ч. Дарвин различал две основные формы борьбы за существование: внутривидовую (то есть взаимодействие между особями одного вида) и межвидовую (взаимодействие особей разных видов на данной территории). Вместе с тем он учитывал и действие абиотических факторов среды на все живые организмы, населяющие данную территорию. Согласно Ч. Дарвину, наиболее важна для эволюции внутривидовая борьба за существование, в которую Дарвин включал отношения не только между особями, но и между разновидностями одного и того же вида, то есть борьбу за существование между группами особей. Согласно Дарвину, внутривидовая борьба в целом приводит через отбор уклоняющихся особей к возникновению разновидностей и видообразованию. Межвидовая борьба за существование по Ч. Дарвину, приводит к вытеснению одного вида другим, тем более быстрому, чем ближе конкурирующие виды.

Л. Морганом (1906) и вслед за ним Л. Плате (1912) в дополнение к двум дарвиновским формам борьбы за существование введена третья форма - конституциональная борьба за существование. В понятие этой борьбы входят в первую очередь отношения организмов к абиотическим факторам среды, а также к болезням и любым другим неспецифическим неблагоприятным воздействиям. Эта традиционная классификация форм борьбы за существование является наиболее распространенной, хотя она не может отразить все аспекты взаимоотношений организмов со средой обитания.

В целом, принципиально возможны два подхода к анализу форм борьбы за существование:

1) изучение факторов, влияющих на организм (только что рассмотренные формы);

2) изучение реакции организмов на эти факторы.

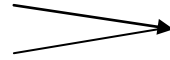
Подход к анализу форм борьбы за существование со второй точки зрения – их последствий для организма – удобнее тем, что позволяет тоньше анализировать результаты взаимодействия организмов со средой. С этих позиций. С.А. Северцов (1939) предложил различать две основные формы борьбы за существование:

-прямую, непосредственно приводящую к элиминации той или иной особи;
-косвенную, в которую включаются такие понятия, как состязание, соревнование, конкуренция, конкуренция.

К прямой борьбе за существование относятся связи в цепях питания и вызывающие элиминацию воздействия абиотических факторов (то есть конституциональная и межвидовая борьба).

Действительное соотношение, видимо, такое:

Прямая борьба за существование



Элиминация, отбор

Косвенная борьба за существование

1) Массовая неизбирательная элиминация – элиминация, при которой вопрос жизни и смерти не обусловлен индивидуальными особенностями организмов, поскольку случайно возникший фактор (наводнение, пожар, извержение вулкана, воздействие человека) уничтожает любую особь, оказавшуюся в сфере его влияния. Массовая элиминация не сопровождается отбором и может привести популяцию лишь к вымиранию, но не к эволюции, хотя и будет способствовать преобразованию генофонда;

2) Избирательная элиминация – проявляется в гибели отдельных особей под воздействием среды как результат относительной приспособленности. Эта элиминация может быть прямой или косвенной, а в пределах этих двух также постоянной, периодической, сезонной, возрастной, но при этом наблюдается выживание особей, наиболее приспособленных к данным условиям.

При косвенной элиминации отбор обычно идет в направлении сокращения плодовитости, когда совершенствуются приспособления, обеспечивающие сохранение жизни немногочисленного потомства.

В природе постоянно присутствуют все формы элиминации, но в жизни и эволюции данного вида в каждый текущий момент времени и в известном месте преобладает одна из этих форм, что и определяет основное направление эволюции той или иной популяции этого вида или ее вымирание.

Соревнование бывает внутрigrупповым, межсемейным и межгрупповым.

1) Внутрigrупповое, или индивидуальное соревнование происходит между отдельными особями одной популяции. Оно может быть активным и пассивным. Активное соревнование выражается в конкуренции за пищу в широком смысле и в половой конкуренции за спаривание (половой отбор). В результате происходит отбор более совершенной морфофизиологической конституции, определяющий специализацию питания и наиболее экономичный обмен веществ, а также наблюдается прогрессивное развитие вторичных половых признаков и соответствующих инстинктов.

Пассивное индивидуальное соревнование заключается в борьбе с абиотическими факторами за сохранение жизни и воспроизведение потомства. Пассивным оно называется лишь потому, что преуспевание одних особей, имеющих некоторые преимущества в средствах защиты от общих врагов и неблагоприятных воздействий, непосредственно не затрагивает интересов других особей данной популяции. В итоге совершенствуются средства защиты от различных врагов и вредных воздействий, а также изменяются особенности размножения. С индивидуальной конкуренцией, независимо от того, активная она или пассивная, и индивидуальной элиминацией связано возникновение большей части адаптаций, характеризующих прогрессивную эволюцию. Поэтому адаптивная эволюция популяции происходит, главным образом, на основе индивидуальной конкуренции и ее результата - индивидуального естественного отбора.

2) Межсемейное соревнование – борьба за обеспечение жизни потомства одной пары. Основной результат – совершенствование заботы о потомстве;

3) Межгрупповое соревнование – обеспечивает интенсивность процесса дивергенции и способствует общему прогрессу организации.

Английским экологом В. Винн – Эдвардсом (1962) было обосновано понятие условной конкуренции, согласно которому поведенческие механизмы регуляции численности и плотности популяции подменяют у высших животных конкуренцию за пищу, убежища и т.п. Конкуренция за условные ценности (положение в поведенческой иерархии, величину индивидуального участка, число самок в гареме и т.п.) повышает дифференциальность размножения особей. Условная конкуренция, частное проявление индивидуальной конкуренции, повышает эффективность естественного отбора.

Необходимо подчеркнуть, что борьба за существование представляет собой очень сложное явление. Недаром крупнейший эколог В.Н. Кашкаров (1934) писал, что экология, как наука, изучает тот круг проблем, который описывается дарвиновским термином «борьба за существование». Термин «экология» ввел в научный обиход Э. Геккель (1868). Он дал такое определение экологии: *«Под экологией мы понимаем ... изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой как органической, так и неорганической, и, прежде всего, - его дружественные или враждебные отношения с теми животными и растениями, с которыми он прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология – это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими борьбу за существование»*. Действительно, при учете пассивной конкуренции в это понятие включается весь комплекс взаимосвязей организмов с окружающей средой, то есть с абиотическими факторами, особями других видов и особями своего вида.

Борьба за существование в любых случаях сводится к сравнительной оценке особей популяции в определенном биогеоценозе, неизбежно приводя к элиминации и естественному отбору. Естественный отбор полностью зависит от этой борьбы, которая является объективно существующим отбирающим фактором в природе.

Если наследственная изменчивость представляет собой материал для эволюции, то конкретная экологическая ситуация – условия борьбы за существование – определяет направление отбора. Борьба за существование является причиной естественного отбора. Поэтому борьбу за существование следует с полным правом рассматривать не просто как процесс взаимодействия организмов с окружающей средой, а как важный фактор эволюции.



1(с.111-119); 3(с.155-161); 4(с.77-78); 5(с.67-92); 7(с.211-227); 9(с.141- 142); 11(111-122); 12 (45-52); 13 (97-109).



Проверьте себя

1. Основной причиной борьбы за существование является: а) возможность беспредельного размножения; б) наследственная изменчивость; в) ограниченность территории и пищи; г) соотносительная изменчивость.
2. Прямым следствием борьбы за существование является: а) искусственный отбор; б) соотносительная изменчивость; в) наследственность; г) естественный отбор.
3. Формой внутривидовой борьбы за существование является: а) комменсализм; б) конкуренция; в) хищничество; г) паразитизм.
4. Из перечисленных форм борьбы за существование, с точки зрения Ч. Дарвина, наиболее важной для эволюционного процесса является: а) межвидовая борьба по типу «хищник – жертва»; б) межвидовая борьба по типу «продуцент – консумент»; в) внутривидовая борьба во всех её формах; г) внутривидовая борьба в виде прямой и косвенной конкуренции.
5. Ч. Дарвин под выражением «борьба за существование» подразумевал: а) межвидовую конкуренцию за ресурсы и интенсивность размножения; б) схватку за пищевые ресурсы, полового партнёра и территорию; в) все виды взаимоотношений в популяции; г) внутри и межвидовую конкуренцию.
6. Между особями одной популяции наблюдается: а) межвидовая конкуренция; б) внутривидовая борьба за существование; в) борьба с неблагоприятными факторами; г) комменсализм.
7. Угнетение культурных растений сорными связано с: а) внутривидовой борьбой; б) межвидовой борьбой; в) борьбой с условиями среды; г) биологическим прогрессом.
8. Состязание между хищниками одной популяции за добычу является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) биологического прогресса.
9. Процесс поедания хищниками жертв является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) биологического прогресса.
10. Борьба за пищу между серой и чёрной крысами является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) идиоадаптации.
11. Растения-паразиты питаются за счёт растения-хозяина. Это является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) ароморфоза.
12. Одним из первичных результатов межвидовой конкуренции является: а) вытеснение одного вида другим из сообщества; б) появление нового вида; в) возникновение ароморфозов; г) равновесное существование двух видов.
13. Роль борьбы за существование состоит в: а) создании материала для отбора, выражающегося в неоднородности популяции; б) сохранении особей преимущественно с полезными изменениями; в) возникновении под влиянием факторов внешней среды наследственных изменений; г) обострении взаимоотношений между особями.
14. Волки и лисицы – хищники, пищевой рацион у них сходен, следовательно, их взаимоотношения называются: а) хищничеством; б) внутривидовой борьбой; в) межвидовой борьбой; г) взаимопомощью.
15. Внутривидовая борьба за существование носит наиболее острый характер, так как: а) особи одного вида вступают в симбиотические взаимоотношения; б) особи одного вида скрещиваются и дают плодовитое потомство; в) особи одного

вида нуждаются в сходных условиях; г) между особями одного вида существуют генетические связи.

16. В результате взаимосвязи «хищник – жертва» наблюдается: а) резкое снижение численности популяции жертвы; б) вымирание популяции жертвы; в) резкое увеличение численности хищника; г) усиление естественного отбора в обеих популяциях.
17. Формой внутривидовой борьбы за существование является: а) комменсализм; б) конкуренция; в) хищничество; г) паразитизм.
18. Внутривидовой каннибализм (уничтожение молодняка при избыточной численности популяции) является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) биологического прогресса.
19. Борьба за главенство в стае является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) не является примером борьбы за существование.
20. Вытеснение жалоносной европейской пчелы в Австралии местной австралийской является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) биологического прогресса.
21. Процесс поедания хищниками жертв является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) биологического прогресса.
22. Впадение в спячку бурого медведя является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) идиоадаптации.
23. Процесс изменения зимой животными окраски и густоты шерсти является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) идиоадаптации.
24. Ловля насекомых некоторыми растениями с целью восполнения недостатка азота является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) ароморфоза.
25. Обильное спорообразование у грибов-паразитов является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) ароморфоза.
26. Огромная семенная продуктивность и способность к вегетативному размножению у истребляемых видов растений (сорняки) является примером: а) внутривидовой борьбы за существование; б) межвидовой борьбы за существование; в) борьбы с неблагоприятными условиями среды; г) ароморфоза.
27. Результатом внутривидовой борьбы за существование является: а) сохранение популяции и вида за счёт гибели слабых особей; б) использование одного вида другими в качестве пищи; в) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей; г) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения генофонда.
28. Результатом межвидовой борьбы за существование является: а) сохранение популяции и вида за счёт гибели слабых особей; б) использование одного вида другими в качестве пищи; в) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей; г) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения генофонда.

29. Результатом борьбы с неблагоприятными условиями среды является: а) сохранение популяции и вида за счёт гибели слабых особей; б) использование одного вида другими в качестве пищи; в) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей; г) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения генофонда.
30. К движущим силам эволюции относятся: а) борьба за существование и естественный отбор; б) мутационный процесс и естественный отбор; в) объективные законы развития органического мира; г) мутационный процесс и борьба за существование.

7. Естественный отбор – главная движущая сила эволюции. Формы естественного отбора.

1. Современное понимание сущности естественного отбора.



Естественный отбор является важнейшим из всех уже рассмотренных нами факторов эволюции. Дело в том, что мутации, изменения численности популяций, изоляция хотя и постоянно действующие в природе факторы, но по своей сути это случайные и ненаправленные процессы. Естественный же отбор нельзя считать случайным, так как в результате его действия возникает определенная упорядоченность, выражающаяся в совершенствовании приспособленности популяций к конкретным условиям и в появлении новых направлений изменчивости.

Схематически естественный отбор можно пояснить следующим примером. Когда особи конкурируют за ресурсы, то выживать будут преимущественно те из них, которые обладают признаками, способствующими победе в конкуренции (благоприятные вариации), а гибнуть в большей степени особи с неблагоприятными вариациями. Это явление было названо дифференцированной смертностью. В результате в каждом следующем поколении популяция будет содержать относительно большую долю особей с благоприятными вариациями, чем в предыдущем. Многократное повторение этого процесса с течением времени приводит к элиминации неблагоприятных вариаций и к отбору благоприятных вариаций, обеспечивающих победу в борьбе за существование. Но в процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их дифференцированное размножение, вклад каждой особи в генофонд популяции. В генофонд популяции большой вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления, лежащего в основе всякого эволюционного процесса. Но достигается это лишь при дифференцированном воспроизведении генотипов.

Следовательно, сейчас под *естественным отбором* нужно понимать *избирательное (дифференцированное) воспроизведение разных генотипов (или генных комплексов)* (Лернер, 1958).

Приведенная формулировка применима к микроорганизмам, грибам, растениям и животным независимо от способа их размножения и продолжительности жизни индивидуума.

Естественный отбор – это дифференциальное выживание и размножение особей, которые отличаются друг от друга генетически детерминированными признаками. Это ведет к изменению генетического состава популяции. Поскольку мы определили эволюцию, как изменение генотипического состава популяции, то мы можем рассматривать естественный отбор как фактор эволюции.

Со времен Дарвина в поле зрения эволюционистов попадали в основном особи и виды. Сейчас мы говорим о популяции как элементарной единице эволюции. Под отбор могут попасть либо отдельные индивиды, либо целые группы, семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества. Но любой групповой отбор всегда сводится, в конце концов, к отбору тех или иных индивидов, первично действуя в пределах популяции. Поэтому объектами отбора всегда являются отдельные особи, а не популяции или виды. При этом популяция выступает как поле (арена) действия отбора как элементарного фактора эволюции.

Сфера действия естественного отбора. Отбор затрагивает все жизненно важные признаки и свойства особи. Успех в размножении в первую очередь зависит от общей жизнеспособности особи.

Чрезвычайно существенно то, что отбор всегда идет по фенотипу. Принцип отбора по фенотипу означает, что непосредственной точкой приложения отбора может быть лишь конкретный результат реализации генетической информации в виде определенного признака или свойства. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, поэтому в чреде поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов. Но отбор генотипов происходит исключительно через отбор фенотипов.

Существует одно ограничение сферы действия отбор. Отбор не может изменить организацию какого-либо вида без пользы для самого и лишь на пользу другому виду. Однако отбор часто ведет к созданию невыгодных для отдельных особей и полезных для популяции и вида в целом (затупенное жало пчелы, каннибализм хищных птиц и др.).

Таким образом, арена действия отбора – популяция, объекты отбора – особи, каждый признак или свойство – точка приложения отбора. Отбор всегда идет по фенотипам. Лишь под прикрытием фенотипа в отбор включаются генотипы.

2. Особенности естественного отбора как основной движущей силы эволюции.

Наиболее существенными особенностями естественного отбора являются вероятностный характер, накапливающее действие, интегрирующее действие, адаптивная направленность.

1. Вероятностный характер действия отбора определяется тем, что отбор осуществляется в группе особей, неравноценных по приспособленности – популяции, представляющей собой систему, включающую множество относительно независимых друг от друга элементов. Поэтому происходящие в ней процессы могут быть описаны только теорией вероятности. Это значит, что хотя отбор и называется «выживание наиболее приспособленных», в действительности из группы организмов не всегда выживет и произведет потомство самый сильный, ловкий и т.д. Вероятностный характер отбора проявляется лишь в тенден-

ции выделять из группы особей более приспособленных, но не обязательно лучше всех приспособленную особь.

2. Вторая особенность отбора – его накапливающее действие. Оно заключается в постепенном суммировании мелких полезных наследственных изменений признаков, приводящем в итоге к совершенствованию уже приобретенных или к возникновению новых признаков. Самые сложные приспособления в строении, функциях и поведении живых организмов сформировались постепенно путем систематического отбора случайно возникающих мутаций. В этом проявляется творческая роль отбора.

3. Третья особенность отбора, тесно связанная с накапливающим действием, заключается в объединении (интеграции) мелких изменений признаков в целостную систему организма. Отбор по одному признаку неизбежно влечет за собой изменение других, коррелятивно связанных с ним признаков и, таким образом, эволюирует организм в целом.

4. Четвертая особенность отбора состоит в том, что накапливающее и интегрирующее его действие осуществляется не просто само по себе, а идет в направлении приспособления организмов к внешней среде. Именно в создании адаптаций заключается эволюционное содержание естественного отбора.

3. Количественная характеристика борьбы за существование и естественного отбора.

Говоря о современном представлении о естественном отборе, нельзя не сказать о его количественной характеристике – интенсивности, эффективности и скорости отбора.

Интенсивность отбора определяется коэффициентом отбора (селекции) или величиной селекционного преимущества. Коэффициент селекции S представляет собой относительную разность в выживании двух альтернативных вариантов при равной начальной численности их и одинаковых условиях существования. Так, если в варианте B выжило n потомков, а из такого же числа особей варианта A при тех же условиях осталось $n+nS$ потомков, то разность nS , отнесенная к общему числу особей, и есть коэффициент селекции.

Коэффициент отбора S вычисляется также по формуле:

$$S = p_1 - p / p_1 - pp_1,$$

где p – частота аллели в I поколении, p_1 – частота аллели во II поколении.

Теоретически коэффициент отбора может колебаться от 0 до 1. Если один из альтернативных вариантов полностью летален, то коэффициент отбора равен 1. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,1 – 0,2, чаще имеет меньшие значения.

Скорость естественного отбора выражается в скорости изменения концентрации аллеля - Δp и прямо пропорциональна коэффициенту отбора. Если S мало, то $\Delta p = S(1-p)p$, или в общей форме - $\Delta p = S(1-p)p / 1 - ps$.

Эффективность отбора – это достижение определенного положительного результата (изменения частот генов) при давлении отбора за отрезок времени. Эффективность естественного отбора зависит от его интенсивности и запаса наследственной изменчивости, накопленного в популяции. Интенсивность отбора определяется тем, какая доля особей доживает до половой зрелости

и участвует в размножении. Чем меньше эта доля, тем больше интенсивность отбора.

Эффективность отбора в значительной степени зависит от исходной концентрации гена в популяции. При очень низких и очень высоких концентрациях отбираемого признака, отбор действует слишком медленно, при средних концентрациях – очень быстро.

В тесной связи с эффективностью отбора находится относительная приспособленность f , которая определяется по предложенному Райтом (1937) отношению чисел выживших из одинакового исходного количества особей этих вариантов при равных условиях существования:

$f = \frac{n + ns}{n} = \frac{n(1+s)}{n} = 1+s$, где $n + s$ - выжили варианта A , n - выжили варианта B .

4. Формы естественного отбора.

С развитием популяционной генетики естественный отбор стали рассматривать как элементарный фактор эволюции, определенным образом изменяющий генетическую структуру популяции. После этого выделили три основные формы естественного отбора, которые включали все частные случаи:

- 1) отбор, расширяющий границы наследственной изменчивости популяций – движущий отбор;
- 2) отбор, сокращающий изменчивость и повышающий устойчивость популяций – стабилизирующий отбор;
- 3) отбор, разделяющий популяции на части – дизруптивный отбор.

Поскольку по механизму действия движущий отбор и дизруптивный отбор весьма сходны, часто дизруптивный отбор рассматривают как разновидность движущего отбора.

Движущий отбор и его разновидности (направленный, дизруптивный). Движущая форма естественного отбора реализуется на основе селективного преимущества определенных вариантов (уклонений) перед представителями средней нормы, установившейся для данной популяции в прежних условиях.

В целом движущий отбор возникает либо при изменениях в новых направлениях, либо при захватывании видом новых местообитаний. В общих случаях под влиянием отбора в новых условиях образуется новая форма. Именно в результате движущего отбора образуются обычно подвидовые формы в разных группах видов, а, в конечном счете, и новых видов.

Направленный движущий отбор происходит в том случае, когда условия среды благоприятствуют какому-либо одному определенному направлению изменений признака, тогда как все другие варианты изменений подвергаются негативному давлению отбора. В этом случае в популяции от поколения к поколению происходит сдвиг средней величины признака в одном определенном направлении (рис. 7.1, II). Убедительный пример направленного отбора – выработка у микроорганизмов и насекомых устойчивости к антибиотикам и ядохимикатам.

Дизруптивный, или разрывающий (от англ. disruptive – разрывать) отбор осуществляется на основе выживания и размножения более адаптивных крайних уклонений от нормы за счет элиминации средних ее вариантов. Этот отбор действует в том случае, когда условия благоприятствуют двум или

нескольким крайним вариантам изменчивости, но не благоприятствуют промежуточному, среднему состоянию признака (рис.7.1,III). В основе дизруптивного отбора лежит дарвиновская дивергенция – экологическое расхождение близкородственных форм.

Транзитивный (переходный) отбор заключается в выживании и более интенсивном размножении особей вначале малочисленной

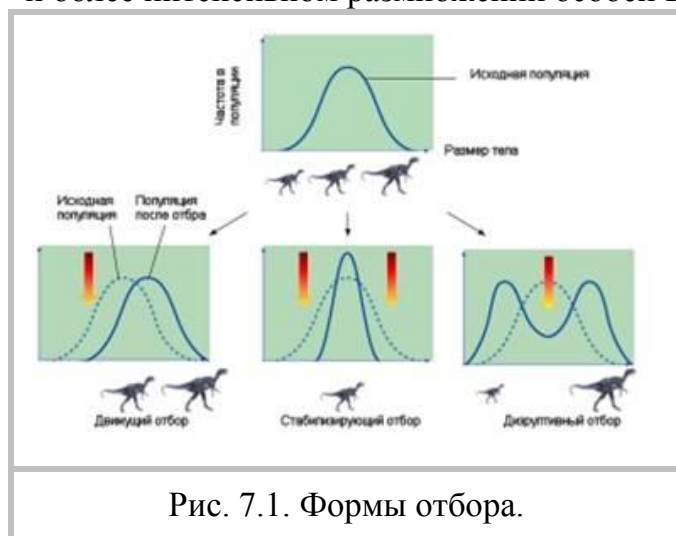


Рис. 7.1. Формы отбора.

формы, получившей преимущество над другой многочисленной формой. Одним из ярких примеров действия транзитивного отбора является развитие так называемого «индустриального меланизма», описанного более, чем у 70 видов бабочек, распространенных в Англии и ряде других стран Европы, а также США.

Стабилизирующая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества пред-

ставителей средней нормы перед всеми отклонениями от этой нормы. Эта форма естественного отбора проявляет свое действие при установившихся экологических условиях и биоценотических соотношениях или, наоборот, при резко изменяющихся и обратимых условиях среды.

Нормализующий (или поддерживающий) отбор происходит при относительно постоянных условиях среды и приводит к сохранению средней величины признака (нормы) вследствие элиминации отклонений от неё, однако наследственная основа ее не меняется. Действие нормализующего отбора сводится лишь к сохранению нормы за счет элиминации всех наследственных и ненаследственных отклонений от неё.

Канализующий отбор означает выживание и размножение организмов с более устойчивыми механизмами онтогенеза, способными противостоять случайным внутренним и внешним воздействиям, подвергаясь сложившуюся адаптивную норму, то есть нормальное протекание процессов индивидуального развития. Например, наступившая поздней осенью оттепель может послужить толчком для начала ростовых процессов у растений. Такая реакция на «провокационный» фон среды оказывается не адаптивной, так как растения гибнут при последующем наступлении холодов. Поэтому у живых организмов в ходе эволюции выработалось замечательное свойство *фотопериодизма* – сезонных изменений жизнедеятельности в ответ на изменение длины светового дня.

Балансированный (уравновешивающий) отбор заключается в выживании внутривидовых форм, неравноценных между собой по приспособленности, но существующих на одной территории благодаря полезности совместного их обитания для вида в целом. Сущность балансированного отбора заключается в том, что существует несколько адаптивных норм, закономерно и циклично сменяющих друг друга. Он направлен на поддержание внутривидового полиморфизма (сезонный полиморфизм,

попеременное балансируемое изменение частоты бурой и желтой форм наземной улитки *Cerata nemoralis* и др.).

5. Значение и творческая роль естественного отбора.

Творческая роль естественного отбора выражается в следующем:

1) в преобразовании изменчивости, в переработке самого материала, а именно в изменении выражений условно вредных, частично вредных и малых мутаций, что достигается естественным отбором наиболее благоприятных их комбинаций;

2) в преобразовании целых популяций через сохранение и преимущественное распространение наиболее жизнеспособных форм;

3) в приспособлении организма к различным сторонам окружающей среды, в том числе и другим организмам;

4) в выработке способности к наиболее выгодным реакциям на изменения в факторах внешней среды, в том числе к морфогенетическим реакциям, выражающимся в приспособительных модификациях;

5) в образовании прерывистого многообразия органических форм, в частности в процессах видообразования и расхождения признаков;

6) в определении направления всего эволюционного процесса, в целом идущего по линии усложнения и повышения организации, в отдельных ветвях — по пути специализации;

7) во взаимном согласовании и объединении частей и органов любого организма в одно гармоническое целое, обладающее значительной устойчивостью по отношению к внешним влияниям;

8) в создании аппарата наследственности и индивидуального развития, наиболее обеспечивающего преимущество органических форм в процессах размножения и выражающегося в прогрессивной автономизации развития.



1(с.119-136); 2(с.88-102); 3(с.153-180); 4(с.259-290); 5(с.93-103, 122-129); 7(с.236-248); 9(с.140-154, 159-161); 10(88-105); 11(123-141); 12 (52-60); 13 (119-138).



Проверьте себя

1. Функция естественного отбора, по мнению В. Иогансена: а) является основным или даже единственным движущим фактором эволюции; б) создает приспособительные особенности; в) является лишь «механическим силой», группирующим готовые различия, имеющиеся в наследственной природе организма; г) не играет абсолютно никакой роли в процессе эволюции.
2. Основным движущим фактором эволюции, по мнению сторонников синтетической теории эволюции, является: а) борьба за существование; б) наследственность; в) естественный отбор; г) изменчивость.
3. Избирательное воспроизведение разных генотипов называется: а) борьбой за существование; б) конкуренцией; в) естественным отбором; г) адаптацией.

4. Любые противоречивые взаимоотношения особей, направленные на их развитие и размножение, называются: а) естественным отбором; б) дрейфом генов; в) популяционными волнами; г) борьбой за существование.
5. Естественный отбор, приводящий к разделению вида на два различных подвида называется: а) стабилизирующим; б) движущим; в) дизруптивным; г) нет правильного ответа.
6. Результатом естественного отбора являются: а) новые штаммы микроорганизмов б) новые породы животных; в) новые виды; г) новые сорта растений.
7. Формой естественного отбора является: а) методический; б) индивидуальный; в) бессознательный; г) дизруптивный.
8. Творческий характер естественного отбора проявляется в: а) ослаблении конкуренции между популяциями; б) обострении конкуренции между особями одного вида; в) обострении конкуренции между видами; г) возникновении новых видов.
9. Естественный отбор представляет собой: а) метод селекции; б) движущую силу эволюции; в) результат эволюции; г) направление эволюции.
10. Содержание естественного отбора заключается в: а) избирательной плодовитости родителей; б) избирательном воспроизведении генотипов; в) избирательной смертности потомков; г) способности к размножению в арифметической прогрессии.
11. Верно ли утверждение, что исходной формой естественного отбора является движущий отбор: а) да; б) нет; в) частично.
12. Движущий отбор обуславливается: а) активными взаимоотношениями между противоположными полами; б) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам; в) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования; г) выживанием организмов с отклоняющейся от средней нормой реакции.
13. Стабилизирующий отбор обуславливается: а) активными взаимоотношениями между противоположными полами; б) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам; в) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования; г) выживанием организмов с отклоняющейся средней нормой реакции.
14. Дизруптивный отбор обуславливается: а) активными взаимоотношениями между противоположными полами; б) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам; в) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования; г) выживанием организмов с отклоняющейся средней нормой реакции.
15. Роль движущего отбора: а) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки; б) изменение генетической структуры и перестройка организации вида; в) устойчивость генетической структуры и организации вида; г) выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.
16. Роль стабилизирующего отбора: а) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки; б) изменение генетической структуры и перестройка организации вида; в) устойчивость генетической структуры и организации вида; г) выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.

17. Роль дизруптивного отбора: а) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки; б) изменение генетической структуры и перестройка организации вида; в) устойчивость генетической структуры и организации вида; г) выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.
18. Промышленный меланизм у бабочек является примером действия: а) стабилизирующего отбора; б) движущего отбора; в) дизруптивного отбора; г) полового отбора.
19. Явление промышленного меланизма бабочек объясняется тем, что: а) особи с темной окраской более устойчивы к промышленным выбросам в воздушную среду; б) особи с темной окраской обладают большей плодовитостью по сравнению со светлоокрашенными; в) в промышленных районах бабочки с темной окраской менее заметны для птиц на темных стволах деревьев и, следовательно, подвергаются меньшему истреблению; г) из-за промышленных выбросов в атмосферу одни бабочки становятся темнее других.
20. Движущий отбор направлен на: а) сохранение в популяции средней, ранее сформировавшейся нормы признака; б) смещение нормы реакции организма в сторону изменчивости признака; в) сужение нормы реакции организма; г) разрывание значения признака или свойства.
21. Какая форма естественного отбора ведет к внутривидовым дифференцировкам и полиморфизму: а) стабилизирующий; б) движущий; в) дизруптивный; г) половой.
22. Основным преимуществом в естественном отборе является: а) преимущество в приспособленности к условиям среды, б) преимущество в оставлении потомства, в) преимущество в выживании.
23. Формы естественного отбора: а) массовый, б) движущий, в) дизруптивный, г) бессознательный, д) индивидуальный.
24. Половой отбор – это: а) естественный отбор, обусловленный конкуренцией особей разного пола одного вида за пищу и территорию; б) дифференциальное воспроизведение генных комплексов; в) доминирующее воспроизведение в популяции особей преимущественно одного пола; г) естественный отбор, происходящий между особями одного пола в период размножения.
25. Давление отбора изменяется: а) от 0 до 1, б) от 1 до 10, от 1 до 100.
26. Примером, какого отбора является выведение породы петуха испанского со стоячим гребнем? а) бессознательного; б) массового; в) индивидуально-го; г) стабилизирующего.
27. Естественный отбор сохраняет признаки: а) полезные для человека; б) полезные для вида; в) вредные для вида; г) нейтральные для человека.
28. Искусственный отбор сохраняет признаки: а) полезные для вида; б) нейтральные для человека; в) вредные для вида; г) полезные для человека.
29. Роль полового отбора: а) изменение генетической структуры, перестройка организации вида; б) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки, ограничивается участие в размножении особей с наименее развитыми половыми признаками; в) устойчивость генетической структуры и ориентации вида; г) выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.
30. Половой отбор обуславливается: а) активными взаимоотношениями между противоположными полами; б) появлением в популяциях особей, отли-

чающихся по фенотипам и генотипам; в) доминированием организмов со средней нормой реакции в мало изменчивых условиях.

8. Эволюция адаптаций - основной результат действия естественного отбора.



1. Понятие "адаптации" и их примеры.

Под адаптацией в широком смысле понимается гармония организма (в том числе и популяций, видов) со средой их обитания. В узком смысле под адаптациями понимают свойства и признаки организмов, которые обеспечивают приспособление к той среде, в которой эти организмы живут.

С экологической точки зрения адаптацией считают любое изменение организации, снижающее смертность под воздействием факторов среды. Из этого ясно, что адаптации являются относительными: адаптации к одному комплексу факторов среды не обязательно остаются приспособлением в других условиях.

Появление в популяции и биогеоценозе нового удачного фенотипа или особей – носителей удачных мутаций – еще нельзя рассматривать как адаптацию. Об адаптации можно говорить лишь после возникновения специализированного признака у популяции (вида) к элементам среды. Достигается это при «подхвате» отбором элементарных эволюционных явлений и стойком изменении генотипического состава популяции. В этом случае конкретные полезные отклонения отдельных особей превращаются в норму для популяции в целом. Приспособления не возникают в готовом виде, а складываются в процессе отбора удачных вариантов из множества изменившихся особей популяции. Поэтому в эволюционном смысле понятие «адаптация» должно относиться не столько к отдельной особи, сколько к популяции, виду, биогеоценозу.

Конкретные формы проявления адаптаций чрезвычайно многообразны.

А. Средства пассивной защиты – такие структуры и особенности, которые лишь своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование. К ним относятся :

- твердые покровы, шипы, колючки, иглы и т.п.
- приспособительная окраска и форма тела (покровительственная, расчленяющая, предостерегающая, угрожающая окраски, мимикрия).

Б. Химическое взаимодействие :

- выделение организмами веществ, уничтожающе действующих на другие виды (аллелопатия);
- химический язык у общественных насекомых.

В. Сложные адаптации :

- насекомоядность и способность к движению у растений;
- строение органа зрения;
- взаимные приспособления растений и животных.

Г. Физиологические адаптации (функциональные):

- приспособления, связанные с устранением недостатка кислорода и др.

2. Классификация адаптаций.

По происхождению различают следующие адаптации.

Преадаптивные- потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. При этом надо помнить, что под преадаптацией подразумевается не преприспособление как таковое, а мобилизационный резерв наследственной изменчивости. Мутационный процесс и скрещивание приводят к накоплению в популяции скрытого резерва наследственной изменчивости. Часть его в будущем может быть использована для создания новых приспособлений.

Комбинативные адаптации – возникают путем комбинирования новых мутаций друг с другом и с нормальным генотипом при скрещивании особей. Это приводит к изменению эффекта проявления мутации путем взаимодействия генов. Комбинативный путь формирования адаптаций, видимо, наиболее распространенный в природе.

Постадаптивный путь возникновения адаптаций связан с редукцией ранее развитого признака с переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние (или использование ранее существующего органа в других целях – не тех, что определили его появление посредством соответствующего давления отбора). Эти гены остаются в резерве наследственной изменчивости и периодически проявляются фенотипически (например, в виде атавизмов). В случае установления отбором положительной связи между такими и новыми условиями среды они могут дать начало развитию новых признаков и свойств.

По принадлежности к разным аспектам среды адаптации бывают различными. Любой результат естественного отбора связан с тем или иным изменением биотической среды, которая в соответствии с уровнями организации подразделяется на генотипическую, онтогенетическую, популяционно-видовую и биогеоценотическую

Для генотипической среды характерны такие адаптации, как целостность генотипа особи и взаимодействие генов между собой. Целостность генотипа определяет особенности доминирования генов и развитие ко адаптаций – взаимных приспособлений органов одной особи.

На онтогенетическом уровне разнообразны адаптации физиолого-биохимического характера. К организменным (онтогенетическим) адаптациям относятся морфологические адаптации (твердые образования, окраски), физиологические (постоянная температура тела), биохимические (синтез белка) и др.

Популяционно-видовая среда проявляется во взаимодействии особей в пределах популяции и вида в целом. Популяционной среде соответствуют надорганизменные, популяционно-видовые адаптации. К ним относятся: половой процесс, гетерозиготность, мобилизационный резерв наследственной изменчивости, определенная плотность популяции, зрительные раздражители, пение птиц, звуковые формы внутривидовой кооперации и др. Для обозначения ряда специальных внутривидовых адаптаций существует термин (С. Северцов) – конгруэнции – взаимоприспособления особей, возникающие в результате внутривидовых отношений.

Биогеоценотическая среда складывается как результат взаимодействия разных видов в биоценозе на фоне абиотических факторов среды. Биогеоценотической среде соответствуют межвидовые адаптации, выработанные в результате сопряженной эволюции видов в биогеоценозах: хищник – жертва, энтомо-

фильные растения и насекомые, симбиотические виды, паразит – хозяин, аллелопатия и т.д. Строго разграничить генотипические, популяционные, биогеоэкологические адаптации трудно. Адаптации, относящиеся к одной из сред, «срабатывают» и в других средах.

По степени совершенства все адаптации разделяются на три основные группы:

1) уже достигшие реально возможного предела совершенствования. Это многие механические адаптации, например, 4-х камерное сердце птиц и млекопитающих, звуковые адаптации, например, орган слуха, оптические адаптации;

2) приближающиеся к пределу совершенствования (твердость механических тканей, прочность механических тканей на разрыв, коэффициент полезного действия органов и др.);

3) способные значительно совершенствоваться дальше. В качестве примера служат проводимость нервного волокна, средняя выживаемость особей.

Факторами, ограничивающими эволюцию адаптаций, являются:

а) биогенные структуры значительно отстают от естественных или искусственно созданных веществ по простейшим физическим свойствам;

б) уровень биологических потребностей, отражающий принцип достаточности – никогда больше, чем надо в этих условиях.

По масштабу адаптации делятся на специализированные, пригодные в узколокальных условиях жизни (строение языка у муравьедов, приспособления хамелеона к древесному образу жизни и т.п.) и общие, пригодные в широком спектре условий среды и характерные для больших таксонов (крупные изменения в кровеносной, дыхательной и нервной системах у позвоночных, механизмы фотосинтеза и аэробного дыхания, семенное размножение) и другие.

3. Противоречивость процесса адаптиогенеза.

Относительность органической целесообразности.

Адаптиогенез осуществляется через накопление полезных в данной среде преимущественно мелких изменений признаков. Как любой процесс, адаптиогенез внутренне противоречив. Он складывается из взаимодействия двух противоположных сторон: частичной дезорганизации уже сложившейся нормы реакции организма и вида и последующей ее новой организации. Дезорганизующие факторы – наследственная изменчивость (мутации и рекомбинации), но, благодаря им, создается резерв внутривидовой изменчивости, который необходим виду при изменении условий жизни.

В целом адаптиогенез можно представить так. Изменение условий среды вызывает сдвиг в приспособленности отдельных организмов и популяций в целом. При этом часть организмов элиминируется (инадаптивная фаза), другая часть вырабатывает новые адаптации на основе уже имеющихся для этого предпосылок в их организации (преадаптивная фаза). В ходе эволюции могут вновь использоваться признаки, утратившие свое значение в прошлом (постадаптивная фаза). Первые две фазы – неизбежное следствие и необходимое условие эволюции адаптаций, третья фаза представляет собой резерв приспособленности и используется в случае возвращения вида в прежние условия жизни.

Таким образом, именно естественный отбор обуславливает возникновение и сохранение адаптаций. Представление о возникновении и совершенствовании

адаптаций в результате естественного отбора есть одно из основных положений дарвинизма и современной теории эволюции. В свою очередь, это положение основано на концепции относительности приспособленности, относительности «органической целесообразности» как называли данное явление ранее. Целесообразность есть и проявляется она не только в приспособленности особей, вида, биогеоценоза, но и в приспособляемости. Приспособляемостью называется способность организмов вырабатывать новые приспособления в измененных условиях. Приспособляемость на любом уровне организации живого первично осуществляется микроэволюционным путем. Следовательно, целесообразность – не изначальное свойство живых организмов, а сложившееся исторически под контролем естественного отбора в ходе развития популяции и видов. Совершенство всякого приспособления определяется внешней средой, а поэтому приспособление всегда относительно. Приспособление в конкретных условиях всегда достигает лишь той степени, которая достаточна сравнительно с приспособлениями конкурирующих форм. Относительность приспособлений выступает не только в пространстве, но и во времени. Это доказывается фактами вымирания многочисленных органических форм в прошлые эпохи.



1(с.138-156); 2(с.121-140); 3(с.187-197); 4(с.259-268); 5(с.129-133); 9(с.162-176); 10(121-140); 11(142-152); 12 (61-66); 13 (139-149).



Проверьте себя

1. Выберите правильный перечень результатов эволюции по Ч. Дарвину: а) конвергенция признаков, многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания; б) многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания, повышение уровня организации живых существ; в) дивергенция признаков, повышение уровня организации живых существ, изменчивость; г) дивергенция признаков, наследственность, многообразие видов.
2. Приспособленность строения и жизнедеятельности организмов к среде обитания – это: а) движущая сила эволюции; б) результат эволюции; в) биологический прогресс; г) биологический регресс.
3. Приспособительный характер эволюции заключается в том, что: а) организмы подвергаются естественному отбору; б) организмы побеждают в борьбе за существование; в) организмы не приспособлены к условиям среды; г) организмы изменяются после непродолжительного изменения условий среды.
4. Целесообразность в организации организмов - результат: а) дрейфа генов, б) мутационного процесса, в) естественного отбора, г) приспособленности структур и функций.
5. Целесообразность в организации организмов это: а) оптимальная структура вида, б) приспособленность организмов к внешней среде, в) согласованность функционирования всех структур организма.
6. Покровительственная окраска тела характерна для: а) тарантула; б) божьей коровки; в) глазчатого бражника; г) южноазиатского кузнечика.

7. Форма и окраска тела палочника является: а) мимикрией; б) маскировкой; в) предупреждающей; г) расчленяющей.
8. Угрожающую окраску тела имеет: а) стрекоза; б) бабочка-крапивница; в) божья коровка; г) совка-лишайница.
9. Подражание менее защищённого вида более защищённому называется: а) маскировкой; б) мимикрией; в) покровительственной окраской; г) угрожающей окраской.
10. Окраска тела у представителей различных групп животного мира, соответствующая основному фону окружающей среды называется: а) предупреждающей; б) покровительственной; в) расчленяющей; г) угрожающей.
11. Расчленяющая окраска тела характерна для: а) совки-лишайницы; б) южноамериканского кузнечика; в) плеткоринхуса; г) каллимана.
12. Примером угрожающей окраски тела является окраска у: а) черноморской скорпены; б) саргассовой рыбы; в) тарантула; г) лишайникового богомола.
13. Примером покровительственной окраски у рыб является окраска: а) плеткоринхуса; б) рыбы-бабочки; в) черноморской скорпены; г) хромиса.
14. Прозрачное тело медузы является примером: а) мимикрии; б) предупреждающей окраски; в) покровительственной окраски; г) угрожающей окраски.
15. Пример морфологической адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) поддержание постоянной температуры тела; б) поддержание концентрации сахара в крови; в) строение задних конечностей и крыльев у птиц; г) забота о потомстве.
16. Пример этологической адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) соответствие в строении копулятивных органов самцов и самок; б) наличие сигнальных признаков, способствующих отыскиванию особей противоположного пола в брачный период; в) брачные ритуалы; г) наличие роговых чешуй у рептилий.
17. Пример поведенческой адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) соответствие в строение копулятивных органов самцов и самок; б) забота о потомстве; в) покровительственная окраска; г) поддержание постоянной температуры тела.
18. Пример морфологической адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) соответствие в строение копулятивных органов самцов и самок; б) забота о потомстве; в) покровительственная окраска; г) поддержание постоянной температуры тела.
19. Пример видовой адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) соответствие в строение копулятивных органов самцов и самок; б) забота о потомстве; в) покровительственная окраска; г) поддержание постоянной температуры тела.
20. Пример физиологической адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) соответствие в строение копулятивных органов самцов и самок; б) забота о потомстве; в) покровительственная окраска; г) поддержание постоянной температуры тела.
21. Организм, который выдерживает конкуренцию с другими организмами, называется: а) жизнеспособным; б) конкурентноспособным; в) фертильным; г) лидером.
22. Развитие адаптаций (при изоляции популяций или внутривидовых групп) ведёт к: а) образованию новых видов; б) вымиранию популяций; в) уменьшению изменчивости; г) межвидовой конкуренции.
23. Сходство между незащищёнными и защищёнными видами – это: а) демонстрационная окраска; б) маскировка; в) мимикрия; г) все ответы верны.

24. Некоторые безобидные неядовитые змеи приобрели значительное сходство с ядовитыми, что помогает им избегать нападения хищников, - такое явление получило название: а) мимикрия; б) маскировка; в) демонстрационная окраска; г) верного ответа нет.

9. Вид и видообразование.

1. Формирование представлений о виде. Критерии вида, использование их в систематике.



Впервые термин «вид» употребил Аристотель для обозначения группы сходных между собой организмов, но этот термин носил чисто логический характер, не был биологической категорией.

Термин «вид» (лат. *species* - взгляд, образ) указывает на способ выделения этих совокупностей – по их морфологическому сходству. Именно с этих позиций исходил Дж. Рей (1686), который впервые дал четкое определение некоторых его особенностей. *Вид – это наиболее мелкие совокупности организмов, тождественных по морфологическим признакам, совместно размножающихся и дающих плодовитое потомство.*

Такой подход без принципиальных изменений был использован многими выдающимися биологами, включая К. Линнея, который впервые доказал, что вид является основной элементарной и реальной единицей органического мира, имеющей всеобщее распространение. Вид начали рассматривать как основную классификационную единицу. Это имело огромное значение для инвентаризации флоры и фауны, развития систематики. При этом такие важные особенности вида, как устойчивость и дискретность, были абсолютизированы. Это привело к господству идеи о неизменности видов.

Эволюционная теория Дарвина удачно объединила идеи эволюции с представлением о реальности вида. Стало очевидным, что вид следует рассматривать как временно существующую в природе единицу, становление, преобразование и гибель которой являются моментами процесса приспособительной эволюции.

Дальнейшие исследования вида В.Л. Комаровым, Н.И. Вавиловым, И.К. Пачосским, В.Н. Сукачевым, Э. Майром привели к формированию биологической концепции вида. Именно Н.И. Вавиловым еще в 1931г. было дано определение вида, отражающее биологическую концепцию вида - *«Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании – обособленная, сложная, подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом».*

Современная биология разработала ряд критериев, которые позволяют отличать один вид от другого.

Морфологический критерий - один из важнейших. Он определяет сходство внешнего и внутреннего строения особей данного вида и их отличия от представителей других видов. Но следует учитывать, что морфологический критерий весьма относителен. В систематике растений и животных при абсолютизации морфологического критерия довольно часто возникает путаница, и за отдельные виды принимаются географические или экологические расы одного вида, часто морфологически различающиеся между собой. С другой стороны, есть так называемые виды – двойники, которые морфологически никак не различаются, но в природе являются хорошо дифференцированными видами.

Географический критерий - связывает вид с ареалом, занимаемым им в природе и основывается на относительной самостоятельности ареала каждого вида. Географический критерий относителен, так как: 1) существует множество видов с практически совпадающими ареалами; 2) есть виды – космополиты; 3) нет четкой определенности границ ареала. Географический ареал является обязательной особенностью вида, но характеристика географической определенности вида может быть достоверной только в случае устойчивости этого ареала.

Экологический критерий - основан на известном «правиле ниш» Н. Гаузе, согласно которому два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу. Но, опираясь только на него, часто невозможно отличить от вида экологические формы внутри его или даже внутри популяции.

Биохимический критерий - подразумевает сходство химического состава и протекания биохимических реакций у особей одного вида. Например, инсулин есть только у хордовых, синтез определенных высокомолекулярных органических веществ часто свойственен определенной группе видов и т.д. Этот критерий также является относительным, поскольку не существует каких-либо специфических «видовых веществ».

Физиологический критерий - описывает сходство всех процессов жизнедеятельности (обмен веществ, раздражимость, размножение и др.) у особей одного вида. Иногда под физиологическим критерием понимают степень половой изоляции (репродуктивные барьеры). Однако и этот критерий относителен, так как он не может применяться в случаях отсутствия полового процесса и многих случаях изолированных географических и экологических рас.

Есть и другие критерии: *иммунологический*, основанный на методе электрофореза белков, *этологический*, *паразитологический* и др., но все они относительны.

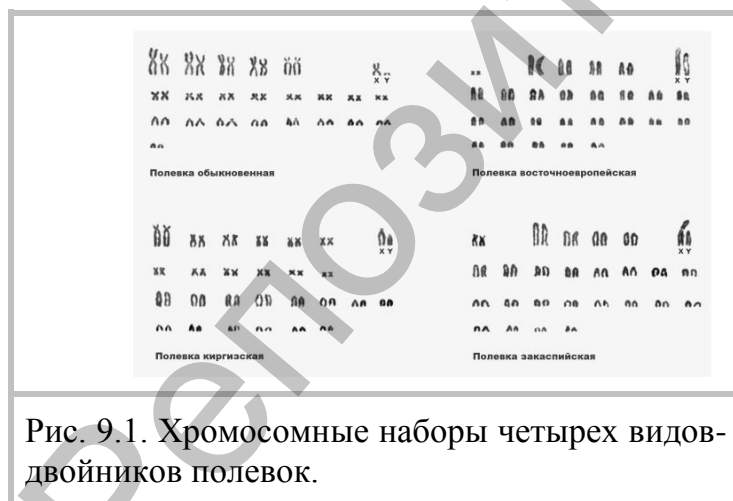


Рис. 9.1. Хромосомные наборы четырех видов-двойников полевок.

Развитие генетических представлений позволило широко ввести в практику определения видов *кариосистематический критерий*. Каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом - кариотип, характеризующийся определенным числом хромосом, их формой, размерами и строением (рис. 9.1). Использование этого критерия позволяет во многих случаях надежно различать

виды, почти не отличающиеся по морфологическим признакам, - виды-двойники.

Многие ученые считают, что главным критерием вида является *генетический, генетическое единство*. По их мнению, этот основной критерий вида в эволюции заключается в генетическом единстве вида и его полной изоляции в природных условиях от других видов. Но и он не универсален. Поэтому при определении вида необходимо применять весь комплекс известных в настоящее время критериев, или хотя бы несколько из них.

2. Концепции вида. Сущность современной биологической концепции политипического вида и ее критический анализ.

Типологическая концепция. Это простейшая и наиболее широко распространенная концепция. Отражением ее является определение вида Дж. Реем «*Вид – это наиболее мелкие совокупности организмов, тождественных по морфологическим признакам, совместно размножающихся и дающих плодовитое потомство*». В последние годы большинство систематиков сочли типолого – морфологическую концепцию неудовлетворительной и отвергли ее.

Номиналистическая концепция. Номиналисты (Оккам и его последователи, отчасти Ламарк и др.) отрицают реальность существования видов.

Морфологическая концепция политипического вида рассматривает вид как морфологическую систему. «*Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность*» (Комаров, 1927).

Биологическая концепция политипического вида. Основные положения биологической концепции сформулированы Э. Майром (1968).

1) Виды определяются не различием, а обособленностью. Принадлежность к тому, или иному виду устанавливается не по степени отклонения признаков данной особи от типовой формы, а по наличию перерыва постепенности (хиатуса) и, тем самым генетической самостоятельности.

2) Виды состоят не из независимых особей, а из популяций.

3) Популяции одного вида репродуктивно изолированы от популяций других видов. При этом решающим критерием служит не невозможность межвидового скрещивания, а наличие изоляции в природных условиях.

Эта концепция подчеркивает тот факт, что виды состоят из популяций, они реальны и обладают внутренней генетической интегрированностью вследствие того, что все особи вида имеют общую генетическую программу, исторически сложившуюся в ходе эволюции. Определение вида, которое вытекает из такой теоретической концепции, гласит: «*Виды – это группы действительно или потенциально скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп*».

3. Реальность вида, общий признаки, формулировка понятия вид.

Реальность вида доказывается:

1) унаследованной от исходной популяции общностью организации. Обособление нового вида начинается с популяции, поэтому дочерний таксон представляет собой некую общность по происхождению, он исходно объединен унаследованным от предков комплексом адаптаций;

2) экологической общностью всех его популяций, которая проявляется в их взаимозаменяемости, возможной потому, что все популяции вида занимают одну и ту же видовую экологическую нишу;

3) целостностью, интегрированностью за счет межорганизменных связей.

Разнообразие видов в природе столь велико, а наши знания в области изучения этого разнообразия столь малы, что в настоящее время нельзя говорить о строгом определении понятия «вид» и приходится ограничиться лишь более или менее четкой формулировкой этого понятия.

Мы знаем, что вид является существеннейшим, качественным этапом процесса эволюции. Это фундаментальное положение вида в природе определяется его «самостоятельностью»: возникновение нового вида означает возникновение нового природного явления со своей эволюционной судьбой.

Вид – это дискретно – целостно – устойчиво – селектогенно - исторический поток жизни, характеризующийся комплексной морфобиологической индивидуальностью, относительно закрытой уникальной генетической системой, специфической структурой и неповторимой эволюционной судьбой (Агаев, 1998).

В строгой форме формулировка понятия «вид» приложима лишь к половым, перекрестно оплодотворяющим формам, поскольку именно критерий скрещиваемости является существеннейшим. К бесполом, облигатно партеногенетическим и самооплодотворяющимся формам эта формулировка не годится. У таких организмов понятием, эквивалентным виду половых форм считают: «Систему близких групп фенотипически сходных особей, обладающих близкородственным генотипом, занимающих общий микроареал, населяющих определенное пространство и связанных общностью эволюционной судьбы».

4. Структура вида.

Подход К.М. Завадского к пониманию структуры вида основан на вычлениении внутривидовых единиц по принципу разобщенного или совместного их обитания, Такое разделение закрепилось и в терминологии - аллопатрические и симпатрические группы.

Аллопатрические группы – внутривидовые группы, обитающие на разных территориях:

1) *Полувид* – географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида. Это система популяций почти обособившихся от исходного вида. Система полувидов образует надвид.

2) *Подвид* – сформированная географическая или экологическая раса. «Подвид – это совокупность фенотипически сходных популяций некоторого вида, населяющих часть ареала этого вида и таксономически отличных от других популяций того же вида».

3) *Экотип* – локальная экологическая раса, признаки которой определяются местом обитания (например, экотип северных и южных склонов, разного типа болот, озерная и ручьевая форель, лещ в стоячих и проточных водоемах).

4) *Местная (локальная) популяция* – относительно обособленная группа, стабильно занимающая определенную территорию и способная к самовоспроизведению. Это основная единица населения вида.

Симпатрические формы – внутривидовые формы, обитающие на одной общей территории:

5) *Экоэлемент* – внутривидовая форма с морфологическими признаками, обусловленными экологическими условиями узкого местообитания, обладающая единым не расщепляющимся генетическим комплексом, способная выходить из состава популяции и образовывать самостоятельный экотип.

6) *Морфобиологическая группа (изореагент)* – группа организмов внутри популяции, имеющая одинаковую или различную генетическую основу, обладающая определенными морфофизиологическими особенностями и одинаково реагирующая на условия среды (эдафогруппы, феногруппы).

7) *Биотип* – элементарная единица генетической структуры популяции, представляющая собой совокупность фенотипов, детерминированных определенным генотипом. Биотипами являются чистые линии кукурузы, пшеницы, разводимые в условиях тщательного самоопыления. В природе – отдельно стоящие на болоте кусты осоки и т.п.

Э. Майр (1968) считал, что в действительности вид состоит из распределенных в пространстве и во времени популяций, которые входят в один (или несколько) из следующих трех структурных элементов вида:

- 1) ряды постепенно меняющихся смежных популяций - *клинальная изменчивость*;
- 2) популяции, географически обособленные от основной части видового ареала - *географические изоляты*;
- 3) *гибридные зоны* - довольно узкие зоны, нередко с резко повышенной изменчивостью, граничащие с каждой стороны со стабильными и довольно однородными группами популяций или подвидов.

5. Способы видообразования.

Видообразование - направляемый естественным отбором процесс приспособительных (адаптивных) преобразований, ведущий к превращению генетически неразобщенных популяций в генетически изолированные – виды.

В настоящее время существуют следующие потенциально возможные способы увеличения числа видов (Майр, 1968):

А. Постепенное видообразование.

В зависимости от того, где и как возникает репродуктивная изоляция между исходным и нарождающимся видом или видами, выделяют 2 основных способа постепенного видообразования.

Аллопатрическое (от греч. *allos* – другой, *patris*- родина) видообразование происходит в том случае, когда нарождающиеся виды оказываются

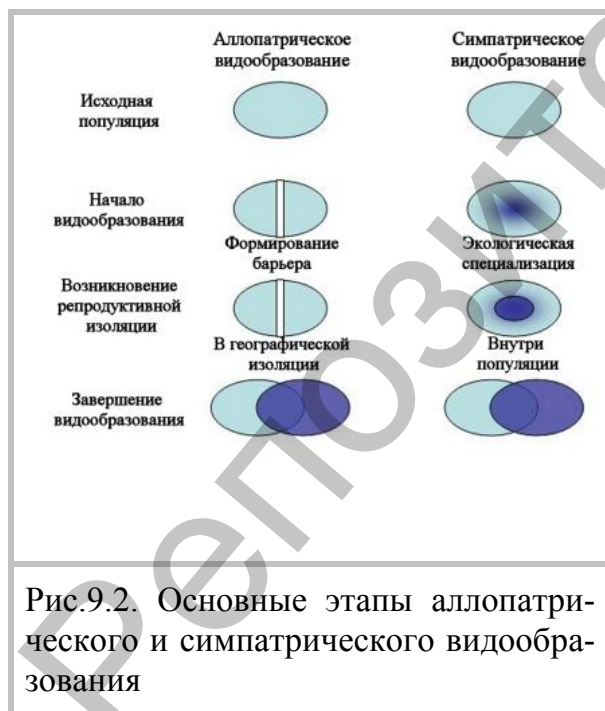


Рис.9.2. Основные этапы аллопатрического и симпатрического видообразования

пространственно разобщенными, отделенными друг от друга и от исходного вида труднопреодолимыми географическими барьерами. По мнению Э. Майра, суть теории географического видообразования сводится к тому, что новый вид может сформироваться, когда географически изолированная от материнского вида популяция в течение определенного времени приобретает признаки, способствующие репродуктивной изоляции, сохраняющейся затем даже после нарушения пространственной границы (рис.9.2).

Оно происходит или при разделении ранее единого ареала вида на части, или при расселении исходного вида, в процессе которого все более

удаленные от центра расселения периферийные популяции и их группы, интенсивно преобразуясь в новых условиях, становятся родоначальниками новых видов.

Исходными для *симпатрического* (от греч. *sym* – вместе, *patris*- родина) видообразования являются группы организмов, области распространения которых перекрываются или совпадают, а первичной формой изоляции является эко-

логическая или (при внезапном видообразовании) сразу генетическая. Это может быть экологическая специализация по хозяину у паразитов, обособление внутривидовых форм, на основе специализации насекомых – опылителей и т.п.

Б. Внезапное видообразование.

Внезапное или мгновенное (сальтационное) видообразование можно определить как появление единственной особи (или потомства одной пары особей), которая оказывается сразу репродуктивно изолированной от того вида, к которому принадлежат родители, и обладает экологическими и репродуктивными возможностями, позволяющими ей положить начало популяции нового вида. Внезапное видообразование может происходить следующими путями.

Видообразование посредством обычной мутации. Совершенно очевидно, что у видов, размножающихся половым путем, обычные мутации не могут привести к возникновению новых видов. Однако у растений с вегетативным размножением, животных с бесполом размножением подобное видообразование возможно.

Возникновение новых видов посредством быстрого изменения кариотипа. Известны группы близких видов (чаще растений) с кратными числами хромосом. Возникшие *полиплоидные* особи могут давать жизнеспособное потомство лишь при скрещивании с особями, несущими то же число хромосом (или при самоопылении). Во всех таких случаях есть серьезные основания полагать, что видообразование шло путем полиплоидии.

Видообразование путем *гибридизации с последующим удвоением числа хромосом – аллополиплоидия, амфиполиплоидия.* Сейчас известно немало видов, гибридного происхождения и аллополиплоидный характер генома которых может считаться экспериментально доказанным (культурная слива, пшенично – ржаные гибриды, редечко – капустный гибрид, некоторые виды пикульников, малины, брюквы, полыни, ирисов и др.).

Надо сказать, что многие авторы случаи внезапного видообразования, особенно случаи полиплоидии и гибридизации, рассматривают как один из вариантов симпатрического видообразования, поскольку они происходят в пределах ареала материнского вида.

6. Типология видов.

Э. Майр предложил следующие критерии для классификации видов и соответственно типы видов (перечислены лишь самые основные):

Критерий	Типы видов
Системы размножения	Виды с половым размножением Гермафродитные при самооплодотворении Партеногенетические Размножающиеся путем деления при вегетативном размножении
Наличие или отсутствие гибридизации	Межвидовая гибридизация от случая к случаю Образуются зоны аллопатрической гибридизации

	Симпатрическое скопление гибридов, Аллополиплоидия
Изменение в числе или структуре хромосом	Диплоидия Полиплоидия
Различия в происхождении	Аллопатрический Симпатрический Образующийся в результате мгновенной полиплоидии
Структура вида	Монотипический Политипический
Характер распространения	Космополитический Широкораспространенный Островной Реликтовый
Устойчивость к среде	Эврибионтный Стенобионтный
Фенотипическая пластичность	Виды-двойники Полиморфные виды



1(с.156-170); 2(с.74-88; 106-120); 3(с.198-256); 4(с.293-312); 5(с.133-168); 7(с.268-289); 9(с.184-206); 11(153-187); 12 (67-76); 13 (150-174).



Проверьте себя

1. Совокупность географически и экологически близких популяций, способных скрещиваться между собой, обладающих общими морфо-физиологическими признаками, - это: а) вид; б) особь; в) популяция; г) класс.
2. Биологический вид – это: а) система потенциально скрещивающихся популяций; б) совокупность свободно скрещивающихся особей; в) генетически закрытая система, репродуктивно изолированная от других подобных систем; г) совокупность особей, похожих по внешним признакам.
3. Генофонд вида представлен: а) генофондами особей; б) генофондами популяций; в) генофондами отдельных организмов; г) все ответы верны.
4. Основополагающим для вида критерием является: а) морфологический; б) генетический; в) физиологический; г) биохимический.
5. Главным критерием вида является: а) генетический; б) анатомо-морфологический; в) репродуктивный; г) ни один из критериев не является главным.
6. Что из перечисленного является критерием вида? а) популяционный; б) соотносительный; в) физиологический; г) модификационный.
7. Критерий вида, в основе которого лежит сходство внешнего и внутреннего строения особи одного вида, - это: а) географический критерий; б) экологический критерий; в) морфологический критерий; г) физиологический критерий.
8. Какой из критериев вида определяется гомологичными органами? а) физиологический; б) морфологический; в) географический; г) генетический.

9. Какой из критериев вида определяется репродуктивной изоляцией? а) физиологический; б) морфологический; в) географический; г) генетический.
10. Какой из критериев вида определяется контрастирующими признаками? а) физиологический; б) морфологический; в) биохимический; г) генетический.
11. Какой из критериев вида определяется его ареалом? а) экологический; б) морфологический; в) географический; г) генетический.
12. Критерий, характеризующий определённый ареал, занимаемый видом в природе, - это: а) экологический критерий; б) морфологический критерий; в) географический критерий; г) физиологический критерий.
13. Морфологический критерий вида подразумевает: а) сходство особей вида во внешнем и внутреннем строении; б) сходство у особей обмена веществ; в) одинаковую форму, размеры и число хромосом; г) сходство среды обитания особей вида.
14. Болотная камышовка и тростниковая камышовка внешне не отличаются, но не скрещиваются и имеют совершенно разные брачные песни, - это пример не абсолютности: а) морфологического критерия; б) экологического критерия; в) географического критерия; г) биохимического критерия.
15. Генетический критерий вида заключается в: а) сходстве физиологических процессов; б) анатомическом сходстве; в) определённом ареале, занимаемом видом; г) совокупности генов.
16. Могут ли особи вполне обособленных видов скрещиваться между собой, давая плодовитое потомство? а) да; б) нет; в) иногда; г) нет правильного ответа.
17. Совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, относительно изолированная от других таких же совокупностей, - это: а) клон; б) сорт; в) вид; г) популяция.
18. Относительность морфологического критерия вида объясняется: а) существованием видов - двойников; б) совпадением ареалов различных видов; в) совпадением числа хромосом у различных видов; г) отличием самцов от самок.
19. Относительность генетического критерия вида объясняется: а) существованием видов - двойников; б) совпадением ареалов различных видов; в) совпадением числа хромосом у различных видов; г) отличием самцов от самок.
20. Для разделения вида необходимо использовать: а) морфологический и генетический критерии; б) биохимический и физиологический критерии; в) географический и экологический критерий; г) все ответы верны.
21. Образование новых видов, по У. Бэтсону, объясняется: а) рекомбинацией генов; б) внезапным появлением крупных мутаций; в) изменением климатических факторов внешней среды; г) изменением географических условий.
22. Образование новых видов, по Г. де Фризу, объясняется: а) рекомбинацией генов; б) внезапным появлением крупных мутаций; в) изменением климатических факторов внешней среды; г) изменением географических условий.
23. Процесс видообразования связан главным образом с: а) дивергенцией; б) постепенным превращением одного вида в другой; в) вымиранием менее приспособленных популяций; г) конвергенцией.
24. Изоляция является важным фактором видообразования, так как она способствует: а) изменению генофонда популяции; б) сохранению генофонда популяции; в) расселению популяции; г) возврату к признакам предков.
25. Примером географического (аллопатрического) видообразования являются: а) различные виды галапагосских вьюрков; б) клёст еловик и клёст сосновик;

- в) лютик ядовитый и лютик кашубский; г) барсук амурский и барсук европейский.
26. Экологическое (симпатрическое) видообразование обусловлено: а) изменением условий обитания в пределах своего ареала; б) изменением климатических условий; в) расширением ареала исходного вида; г) расчленением ареала на изолированные части географическими преградами (реки, горы, дороги).
27. Образование новых подвидов сорняка, связанное с постоянным кошением пастбищ в один и тот же срок, - это пример видообразования: а) аллопатрического; б) симпатрического; в) географического и экологического; г) нет правильного ответа.
28. Наличие трёх подвидов большой синицы (евроазиатского, южно-азиатского и восточно-азиатского) – это пример видообразования: а) аллопатрического; б) симпатрического; в) географического и экологического; г) нет правильного ответа.
29. Случаи возникновения новых видов на основе полиплоидии и отдалённой гибридизации – это пример видообразования: а) аллопатрического; б) симпатрического; в) внезапного; г) нет правильного ответа.
30. Видообразованию способствуют: а) низкая плодовитость, узкое расселение вида в природе, изоляция; б) большая плодовитость, широкое расселение вида в природе, изоляция, способность особей к наследственной изменчивости; в) большая плодовитость, узкое расселение вида в природе, изоляция, способность особей к ненаследственной изменчивости; г) низкая плодовитость, широкое расселение вида в природе.

10. Эволюция онтогенеза. Проблема соотношения индивидуального и исторического развития организмов.



1. Общие представления об онтогенезе и филогенезе.

Онтогенез – *развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла* (до смерти или прекращения существования в прежнем качестве). Процесс онтогенеза представляет собой реализацию генетической информации, которая записана линейно и считывается последовательно, на что требуется время. Время, за которое считывается и реализуется генетическая информация и есть индивидуальное развитие – онтогенез. Онтогенез существует как у многоклеточных, так и у одноклеточных, хотя это некоторыми учеными отвергается. Например, онтогенезом у *Protozoa* следует считать весь цикл от одного полового размножения до другого, так как у многих простейших между двумя конъюгациями могут проходить десятки и сотни циклов бесполого размножения.

Филогенез – *цепь или поток генетически связанных между собой онтогенезов* – циклов индивидуального развития особей. Поэтому филогенез немислим без изменения отдельных особей в онтогенезе. Онтогенез не только результат филогенеза, но и его необходимая предпосылка.

Все это и определяет исключительную важность изучения проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза для понимания эволюционного развития.

2. Развитие представлений о соотношении индивидуального и исторического развития организмов.

Проблема взаимоотношений индивидуального развития организмов и их эволюции интересует ученых давно. Еще в 18 веке наряду с представлениями о «лестнице существ» производилось иногда сопоставление между последовательными стадиями зародышевого развития и степенями усложнения животного мира, то есть применялось учение о *параллелизме*, которое в наиболее ясной форме впервые было изложено Кильмейером, в первой половине 19 столетия известным немецким зоологом – анатомом Меккелем, который посвятил этому вопросу специальные исследования.

Выяснению взаимосвязи онтогенеза и филогенеза способствовал в ряде своих положений К. Бэр, которым Ч. Дарвин дал обобщающее название «закона зародышевого сходства и эмбриональной дивергенции»

Ч. Дарвин на основании литературных данных и собственных наблюдений устанавливает, что организмы, произошедшие от одной естественной группы, характеризуются общностью зародышевого строения и сходством развития (воспроизводят признаки предков). Это обстоятельство указывает на общность происхождения данных форм. Индивидуальное развитие (онтогенез) не есть, однако, простое воспроизведение черт общего прародителя. Черты эти «затемнены», так как у зародышей по Мюллеру на средних стадиях либо в конце эмбрионального развития появляются новые черты организации. Отсюда вытекает, что в онтогенезе не только воспроизводятся признаки предков, но закладываются также новые особенности, которые могут быть использованы для создания новых направлений отбора, то есть новых направлений эволюции.

Эти идеи послужили основой для формулировки Э.Геккелем блестящей, но ограниченной формулировки так называемого «основного биогенетического закона»: «*Онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания)*».

Если это так, то в онтогенетическом развитии можно, как на ладони, прочесть и воссоздать последовательную историю развития предков. Позднее Геккель под напором фактов вынужден был изменить первоначальную формулировку биогенетического закона, так как оказалось, что у зародыша в ходе его индивидуального развития возникают признаки двух категорий. Одни из них повторяют состояние предков. Геккель назвал их *палингенезами*.

Вторая категория признаков – не повторяющие состояние предков. Они являются новообразованиями, имеющими значение приспособлений к зародышевому состоянию. Поэтому такие признаки, как правило, наблюдаются только в зародышевом состоянии и не отражаются на строении взрослых организмов (зуб зародыша крокодила предназначен для разрезания оболочки яйца и в постэмбриональном состоянии не сохраняется (то же у птиц, жабры у личинок стрекозы и др.). Такие признаки Геккель назвал *ценогенезами*.

Работы Геккеля, приведшие к созданию основного биогенетического закона, явились важным шагом в изучении отношений между онтогенезом и филогенезом и оказали влияние на все последующее развитие эволюционной морфологии. Однако в теории Геккеля было ряд крупных упущений.

В геккелевской формулировке биогенетического закона не развита мысль Дарвина о том, что онтогенез не только повторяет состояние предков, но в то же время является источником новых направлений филогенеза.

В трактовке биогенетического закона Э. Геккелем на филогенез оказывает влияние лишь удлинение онтогенеза путем надставки стадий в конце онтогенеза, а все другие стадии остаются без изменения.

3. Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Теория филэмбриогенезов.

Усилием ряда ученых, прежде всего Г. де Бэра и особенно А. Н Северцова проблема соотношения между онтогенезом и филогенезом поставлена на новые, современные рельсы. Сейчас выработана следующая классификация онтогенетических явлений:

1) палингенезы – признаки повторения организации предков. И.И. Шмальгаузен предложил под палингенезами понимать только зародышевое сходство животных одного типа, а для процессов индивидуального развития, рассматриваемых как повторение завершенных состояний предков (геккелевские палингенезы) термин рекапитуляция;

2) ценогенезы – эмбриональные приспособления, или эмбриоадаптации;

3) гетеротопии – смещение органов по месту закладки;

4) гетерохронии – смещение органов по времени закладки органов;

5) филэмбриогенезы – новообразования (изменения у зародышей), которые являются материалом для новых направлений эволюционного процесса.

Вслед А.Н. Северцовым различают следующие типы филэмбриогенезов:

1) *Архаллакисы* (*arch* - начало, *allaxis* - обмен). Под ними понимают изменения, возникающие на ранних стадиях развития, то есть изменения самих зачатков. Это, например, такие признаки, как число метамеров, позвонков тела, лучей плавников, число зубов. В случае эволюции путем изменения зачатков (архаллакис) удлинения морфогенеза не происходит, онтогенез меняется с первых его стадий. Даже простое зародышевое сходство не просматривается. Эмбрионы потомков отличаются от эмбрионов их предков почти в той же мере, как взрослые организмы друг от друга.

Девииции – изменения на средних стадиях развития, то есть отклонения в ходе формообразования. Девиициями являются изменения в интенсивности роста отдельных частей (скелета, мышц, нервных центров). Девииция ведет не к дальнейшему развитию, а к перестройке органа уже существующего у предков. При девиации, охватывающей средние стадии, удлинение морфогенеза не происходит. Сохраняется сходство ранних стадий зародышевого развития у потомков по сравнению с их предками, то есть имеется зародышевое сходство, но явной рекапитуляции предковых состояний при этом не наблюдается.

3) *Анаболии* – изменения, возникающие на поздних стадиях развития. Это надставки, то есть изменения конечных стадий формообразования, после которых следует лишь рост данной структуры. Это весьма распространенный способ изменения онтогенеза в процессе эволюции организмов. При анаболии сохраняется не только зародышевое сходство между родственными организмами, но и

повторяются признаки предков, то есть осуществляется типичная рекапитуляция, то, что Геккель называл палингенезами:

Таким образом, онтогенез обусловлен филогенезом, вследствие чего он несет в себе палингенетические признаки. Однако последние всегда связаны с различными новообразованиями, в том числе и с ценогенезами, отображающими эволюцию зародышевых приспособлений. Онтогенез не только результат филогенеза, но и его основа. Онтогенез не только удлиняется путем прибавления стадий. Он весь перестраивается в процессе эволюции; он имеет свою историю, закономерно связанную с историей взрослого организма и частично ее определяющий.

4. Общие закономерности и тенденции эволюции онтогенеза.

Как видно из рассмотрения теории филэмбриогенеза, онтогенез не остается неизменным, а подлежит различным изменениям. Иначе говоря, процесс онтогенеза по своему содержанию неравноценен у разных представителей микроорганизмов, грибов, растений и животных. У микроорганизмов онтогенез осуществляется в рамках одной клетки и продолжается от деления материнской клетки до деления дочерней клетки. С переходом к многоклеточности онтогенез *усложняется по форме и удлиняется во времени*. Однако, в процессе эволюции онтогенеза наблюдаются также случаи *упрощения* развития. В ходе эволюции у растений и животных возникают сложные циклы развития, каждая фаза которых приспособлена к определенным условиям среды. С упрощением жизненного цикла качественно меняется весь процесс онтогенетического развития. Одним из последствий упрощения жизненного цикла является переход от гаплоидной фазы развития к диплоидной и от развития с метаморфозом (например, у амфибий) к прямому развитию (у высших позвоночных). Переход от метаморфоза к прямому развитию – один из важнейших итогов последних этапов эволюции жизни на Земле.

Подытоживая сведения об онтогенезе, можно заметить, что в процессе эволюции органического мира возникают все более сложные онтогенетические дифференцировки, упрощаются жизненные циклы и осуществляется переход к прямому развитию и к прогрессивному обособлению индивидуума как целого (*рационализация онтогенеза*). При этом в эволюции онтогенеза проявляются следующие основные тенденции:

1) В ходе эволюции наблюдается *интеграция организма* – установление все более тесных динамических связей между его структурами. Особь в онтогенезе не мозаика частей и органов, а специфически реагирующее целое, что осуществляется благодаря наличию корреляций и координаций;

2) *Эмбрионизация онтогенеза* – это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению части стадий развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек. Эмбриональное развитие – не изначальное свойство живого, а результат эволюции. Эмбрионизация при этом отражает тенденцию развития все усложняющегося зародыша в более защищенной и постоянной внутренней среде.

3) *Автономизация онтогенеза* – главное направление эволюции онтогенеза – означает процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной

устойчивости развития. Автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними. Механизм индивидуального развития, зависимый от минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к развертыванию формообразования, называется авторегуляторным механизмом развития.

В целом, по И.И. Шмальгаузену, эволюция онтогенеза происходит под действием стабилизирующего отбора и приводит к 2 основным результатам: упрощению (рационализации) и возрастанию независимости от внешних и внутренних воздействий (автономизация).



1(с.176-183); 2(с.319-343); 3(с.259-275); 4(с.188-197); 5(с.176- 210, 220- 226); 7(с.347-378); 9(с.245-263);10(321-343); 11(209-221); 12 (76-87).



Проверьте себя

1. Индивидуальное развитие особи (от момента рождения до смерти)– это: а) жизнь; б) живое тело; в) онтогенез; г) филогенез.
2. Историческое развитие органических форм – это: а) жизнь; б) живое тело; в) онтогенез; г) филогенез.
3. Значение теории Ч. Дарвина для естествознания заключается в: а) создании биогенетического закона; б) создании первого эволюционного учения; в) установлении движущихся сил эволюции; г) объяснении происхождения жизни на Земле.
4. Биогенетический закон сформулирован: а) Шлейденом и Шванном; б) Морганом и Бюффеном; в) Геккелем и Мюллером; г) Опариным и Холдейном.
5. С именем А.Н. Северцова связано: а) установление биогенетического закона; б) определение основных направлений эволюции; в) критический анализ биогенетического закона и внесение дополнений; г) восстановление филогенетических рядов.
6. Биогенетический закон подтверждается: а) сходством зародышей различных классов позвоночных; б) филогенетическими рядами; в) ископаемыми переходными формами; г) мутационной изменчивостью.
7. Появление в эмбриогенезе и на личиночных стадиях новых признаков, изменяющих морфологию и интенсифицирующих жизнедеятельность взрослого организма называется: а) дегенерация; б) ценогенез; в) ароморфоз; г) идиоадаптация.
8. Биогенетический закон сформулировали: а) А. Опарин и Дж. Холдейн; б) Г. Мендель и Т. Морган; в) Э. Геккель и Ф. Мюллер; г) М. Шлейден и Т. Шванн.
9. Закон зародышевого сходства сформулировал: а) Геккель и Мюллер; б) Бэр; в) Майр; г) Бюффон.
10. Роль закона зародышевого сходства в доказательстве эволюции: а) позволяет восстановить вид предковых форм; б) дает возможность определить этап на котором возникают достоверные расхождения; в) отражает ход микро- и

макроэволюции внутри таксонов; г) дает возможность выявления родственных отношений между таксонами.

11. Принцип рекапитуляции (в ходе эмбрионального развития животные проходят личиночные стадии предковых форм) сформулирован: а) Бэрром; б) Геккелем и Мюллером; в) Дарвином; г) Бюффеном.
12. Формулировка закона зародышевого сходства: а) онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза; б) чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами; в) число потомков, рождающихся на свет, много больше числа, которое может найти себе пропитание; г) расхождение признаков у родственных форм происходит под влиянием различных условий среды.
13. Формулировка биогенетического закона: а) онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза; б) чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами; в) число потомков, рождающихся на свет, много больше числа, которое может найти себе пропитание; г) расхождение признаков у родственных форм происходит под влиянием различных условий среды.
14. Онтогенез есть краткое повторение филогенеза. Это формулировка: а) клеточной теории; б) биогенетического закона; в) эволюционной теории; г) теории эмбриогенеза.
15. Онтогенез – это краткое повторение филогенеза: а) в определённых условиях окружающей среды; б) в эмбриональном периоде; в) в постэмбриональном периоде; г) нет.

11. Эволюция органов и функций. Модусы органогенеза.



1. Функциональные изменения органов. Принцип мультифункциональности.

В основе различных филогенетических изменений органов лежит широкое распространение явление *мультифункциональности*

(многофункциональности), отмеченное еще в 19 веке Дарвином и Дорном. Мультифункциональность характерна практически для всех органов, не имеющих признаков узкой специализации. Она обычно хорошо проявляется у наружных органов, а у внутренних органов или не выражена, или не связана с морфологическими изменениями. Универсальность явления мультифункциональности органов не вызывает сомнения. При этом одна из функций бывает главной, а остальные второстепенными, имеющими значение лишь в определенных ситуациях.

Наряду с мультифункциональностью, важное значение имеет возможность количественных изменений функций органов (меньшая или большая скорость и т.п.). Именно наличие большого числа функций и возможность количественных изменений являются исходным моментом многообразия филогенетических изменений органов.

Филогенетические изменения органов весьма разнообразны, но основные их способы можно объединить в 2 группы. В первую группу входят изменения органов, обусловленные изменениями их функций - функциональные изменения органов. Вторую группу составляют изменения органов, связанные с замещени-

ем одних органов другими. Этот процесс называется *субституцией* органов. Сюда же относятся изменения органов вследствие уменьшения (*олигомеризация*) или увеличения (*полимеризация*) числа однотипных частей.

Функциональные изменения органов. Известно философское положение, согласно которому форма и функция всегда находятся в единстве. Явления функциональных изменений органов не противоречат этому положению, они лишь подтверждают, что изменение функции может быть ведущим фактором в изменении формы. По своему содержанию функциональные изменения органов могут быть количественными и качественными.

2. Количественные функциональные изменения органов.

Расширение функций (Л. Плате) - приобретение органом новых функций. Например, уши слона с увеличением их поверхности стали использоваться и для терморегуляции в качестве опахала и теплообменника со средой. Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений приводит к возникновению специальных летучек, способствующих аэродинамическому распространению семян. При увеличении числа функций главная функция, как правило, не меняется и дополняется другими.

Сужение функций (Л. Плате) – уменьшение числа функций в результате прогрессирующей специализации органа. Так, конечность лошадиных по мере все лучшего приспособления ее к выполнению главной функции – передвижение по твердому грунту – утратила другие функции исходной пятипалой конечности, например, лазания или хватания.

Интенсификация функций (Л. Плате) – усиление функциональной деятельности органов в связи с их прогрессивным развитием (увеличением размеров большей концентрации массы органа, интенсивностью обменных процессов). При этом оно достигается двумя путями: либо посредством изменения строения ткани или органа, либо увеличением числа компонентов внутри одного органа. Пример первого рода – усиление функций мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечнополосатой или усиление функций фотосинтеза в связи с образованием палисадной ткани и мощности ее развития. Примеры второго рода – усиление функций клетки с увеличением развития соответствующих органелл, развитие млечных желез у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения числа отдельных долек (потовых желез), вместе составляющих более мощную железу.

Активация функций (А.Н. Северцов) – преобразование пассивных органов в активные. У всех представителей семейства кошачьих когти активно выдвигаются и втягиваются, другие животные когти не выдвигаются. У змей в отличие от древних предков, имевших неподвижные верхние челюсти, обе челюсти подвижны, что обеспечивает более активный способ добычи пищи и защиты.

Иммобилизация функций (А.Н. Северцов) – преобразование активного органа в пассивный в результате утраты функции. С утратой функции орган превращается в рудиментарный. В ходе эволюции конечности лошадиных все пальцы, кроме среднего, потеряли значение опорного органа. Поясничные и крестцовые позвонки у птиц утратили подвижность и срослись. Таким же образом утратилась подвижность первичной верхней челюсти в ряду позвоночных, в результате срастания позвонков образовался крестец у наземных позвоночных.

3. Качественные функциональные изменения органов.

Смена функций (А. Дорн). При изменении условий существования главная функция мультифункционального органа может утратить свое адаптивное значение, а одна из побочных стать главной. Хороший пример в этом отношении представляет адаптивная радиация конечностей млекопитающих, в результате которой конечности многих видов животных стали различаться по функциям. Например, у многих главными функциями конечностей являются хождение и бег, у других – большой удельный вес начинают приобретать и функция плавания.

Разделение функций (А.Н. Северцов) – дифференциация органов на отделы, выполняющие самостоятельные функции. Классический пример этого способа – разделение непарного плавника рыб на спинальный и анальный отделы, функционирующих в качестве рулей, и на хвостовой отдел, служащий основным двигательным органом.

Фиксация фаз (А.Н. Северцов) – закрепление промежуточной фазы в деятельности органа в качестве постоянной его функции. Например, известно, что стопоходящие животные при беге поднимаются на пальцы (медведь во время быстрого бега опирается лишь на дистальные отделы ступни и т.д.). При возникновении пальцехождения у копытных, собачьих происходит как бы фиксация лишь одной из промежуточных фаз, характерных для движения предковых форм.

Симилиция функций – ранее различные по форме и функциям органы становятся подобными друг другу. Так, у безногих ящериц грудные ребра стали сходными с остальными ребрами. У змей сходные сегменты тела также возникли в результате симилиции функций.

4. Субституция органов. Полимеризация и олигомеризация.

Крупным теоретическим обобщением явились сформулированные В.А. Догелем принципы *олигомеризации и полимеризации*.

Олигомеризация органов (В.А. Догель) и концентрация функций – уменьшение числа многочисленных однородных органов, органоидов, структур, связанное, как правило, с интенсификацией функций – широко наблюдается в эволюции.

Олигомеризация осуществляется двумя основными способами. Самый распространенный способ олигомеризации заключается в утрате части элементов и прогрессивным развитием остающихся частей. В процессе эволюции уменьшилось число щупалец у гидроидных полипов, сегментов тела при переходе от кольчатых червей к членистоногим.

Второй способ олигомеризации состоит в уменьшении числа одинаковых элементов благодаря их слиянию, что приводит к структурным упрощениям соответствующих отделов тела.

Например, путем слияния, интеграции разбросанных в разных местах чувствительных клеток и последующего объединения разных клеток в отдельные органы происходит развитие в эволюции органов чувств у беспозвоночных.. Олигомеризация – это способ эволюции, наиболее характерный для многоклеточных организмов.

Эволюция одноклеточных проходила в основном по пути *полимеризации*-увеличения числа однотипных элементов. К полимеризации относится увеличение числа щупалец по краю зонтика у крупных медуз, числа члеников кольчатых червей, позвонков у змей и угрей. У растений полимеризация наблюдается в увеличении числа лепестков, тычинок, камбиальных тканей у покрытосеменных.

Полимеризация и олигомеризация связаны со многими из рассмотренных выше способов функциональных изменений органов и по существу являются объединяющими механизмами функциональных преобразований органов.

5. Взаимосвязь морфологических преобразований. Координации и их типы.

Известно, что любой организм (и особь в том числе) – координированное целое, в котором отдельные части находятся в сложном соподчинении и взаимозависимости. Взаимозависимость отдельных структур (корреляция) особенно хорошо изучена в процессе онтогенеза. *Корреляции*, проявляющиеся в процессе филогенеза, обычно обозначаются как *координации*. Сложность эволюционных взаимоотношений органов и систем видна при анализе принципов замещения (субституции), гетеробатмии и компенсации функций.

Субституция органов. Принцип субституции отражает особый способ филогенетических изменений органов, не связанный с изменением функций. Субституция органов – это замещение одного органа другим, выполняющим ту же самую функцию. Классический пример субституции – замещение хорды низших хордовых позвоночником у высших хордовых, замещение функции волосяного покрова водных млекопитающих подкожной жировой клетчаткой. Субституция органов представляет собой пример полной аналогии органов.

Принцип *гетеробатмии* (А.Л. Тахтаджян) отражает неодинаковый темп эволюции органов и целых систем органов и означает разный эволюционный уровень развития различных частей организма. В организме существуют органы и целые системы органов, сравнительно слабо связанные между собой функционально (например, система органов движения и органов пищеварения и др.). Связь органов движения с органами опоры в эволюции животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции. Эти системы органов относятся к разным координационным цепям в эволюции, они могут меняться относительно самостоятельно. В целом такое положение ведет к возможности осуществления разных темпов специализации систем органов в организме. Процесс эволюции, ведущий к возникновению такого положения, обычно называется мозаичной эволюцией; организм выступает в известной мере как мозаика относительно независимых частей (Г. де Бир).

В.А. Догель выделил принцип *филогенетической компенсации функций*, при которой тот или иной орган начинает утрачивать свою основную функцию, а другой, не гомологичный ему, компенсирует данную функциональную недостаточность. Иначе говоря, относительная иммобилизация одного органа компенсируется аналогичной функцией другого или других органов при условии их синхронного существования и функционирования.

Значение этих принципов для понимания особенностей макроэволюции очень велико. Эти принципы предостерегают от упрощенной реконструкции путей филогенеза той или иной группы лишь на основании сопоставления строе-

ния отдельных органов или систем органов, так как разные органы и системы дают неодинаковую картину эволюционной «продвинутой».

Субституция, гетеробатмия и компенсация в конечном итоге также основаны на мультифункциональности органов и их способности изменять выражение той или иной функции количественно. Эти основные эволюционные характеристики органов оказываются исходными и для процесса редукции органов.



1(с.183-189); 3(с.275-281); 4(с.197-200); 5(с.226-239); 9(с.239-248); 11(222-231); 12 (82-87).



Проверьте себя

1. Мультифункциональность органов – это: а) приспособленность органов; б) способность органа выполнять несколько функций; в) расширение функций; г) функциональная дифференциация частей организма.
2. Одна и та же функция может проявляться с большей или меньшей интенсивностью – это: а) специализация органов; б) мультифункциональность; в) способность количественного изменения функции; г) филогенез.
3. К количественным функциональным изменениям органов относятся: а) интенсификация функций б) смена функций; в) полимеризация функции; г) расширение функций.
4. Качественными функциональными изменениями функций являются: а) сужение функций; б) активация функций; в) фиксация фаз; г) разделение функций.
5. Сужение функций – это: а) дегенерация; б) уменьшение числа функций; в) олигомеризация; г) ценогенез.
6. Смена функций – это: а) приобретение органом новых функций; б) главная функция утрачивает прежнее значение, а на ее место становится ранее второстепенная; в) замещение одного органа другим; г) ароморфоз.
7. Увеличение (расширение) числа функций – это: а) появление новых признаков и свойств; б) приобретение органом новых функций; в) дивергенция; г) полимеризация.
8. Венчик цветка образуется из листьев, которые меняют функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых. Это пример: а) расширения функций; б) активации функций; в) смены функций; г) субституции.
9. Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений за счет образования летучек произошло в процессе такого пути филогенетических органов, как: а) расширение функций; б) полимеризации; в) разделении функций; г) идиоадаптации.
10. Превращение гладких мышц в поперечнополосатые ведет к усилению двигательной функции мышц. Это происходит в результате: а) субституции органов; б) интенсификации функций; в) разделения функций; г) алломорфоза.
11. В процессе эволюции конечности лошади, прекрасно приспособленные к бегу, утратили некоторые функции исходной пятипалой конечности (лазание,

- хватание). Это пример: а) дегенерации; б) сужения функций; в) иммобилизации функций; г) смены функций.
12. У представителей семейства кошачьих когти выдвигаются и втягиваются, в то время, как у других животных когти не выдвигаются. Это возникло в ходе такого пути филогенетических изменений органов, как: а) смена функций; б) разделение функций; в) увеличение числа функций; г) активация функций.
 13. В процессе эволюции единый непарный плавник (кожная складка по боку тела) далеких предков всех рыб распалась на ряд самостоятельных плавников, выполняющих частные функции. Это пример: а) полимеризации; б) разделения функций; в) смены функций; г) расхождение признаков у родственных форм происходит под влиянием различных условий среды.
 14. У кактусов фотосинтезирующую функцию листьев выполняют стебли. У высших хордовых позвоночник в качестве осевого скелета заменил хорду низших хордовых. Это пример; а) смены функций; б) субституции органов; в) расширения функций; г) усиление главной функции.
 15. Фиксацией фаз среди следующих примеров является: а) уши слона с увеличением их поверхности используются и для терморегуляции; б) при быстром беге стопоходящие животные приподнимаются на пальцах. В ходе эволюции такая промежуточная фаза закрепились в нормальном пальцехождении копытных; в) крыло птицы возникло в результате постепенного преобразования функции передней конечности предков; г) у акаций фотосинтезирующую функцию выполняют листовидные образования стеблей филлокладии.

12. Главные направления и закономерности эволюционного процесса.



1. Проблема прогресса в современной теории эволюции.

Как известно еще с теории Ч. Дарвина, результатом любых эволюционных преобразований является совершенствование имеющихся или формирование новых приспособлений, что обеспечивает существование организмов в определенной среде. Следовательно, главное направление эволюционного процесса составляет *адапциогенез – исторический процесс становления и развития конкретной адаптивной нормы в определенных условиях существования.*

Однако проблема главных направлений эволюционного процесса более сложна. Ламарк выделил 2 эволюционных процесса – повышение уровня организации (прогресс, градация) и возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне. По Ламарку эти процессы абсолютно независимы.

Ч. Дарвин считал эволюцию процессом приспособления и потому повышение организации (прогресс) – только частный результат этого процесса.

Дж. Хаксли создал теорию *неограниченного* и *ограниченного (группового)* прогресса, согласно которой эволюция, несомненно, прогрессивный процесс, но прогресс этот в основном ограниченный, групповой. Лишь одно направление эволюции, приведшее к возникновению человека, представляет собой путь неограниченного прогресса, другие же группы, развиваясь прогрессивно, приходят к стасигенезу или вымиранию (ограниченный прогресс).

А.Н. Северцова (1925), исходил из дарвиновского положения о том, что повышение организации – частный и необязательный результат эволюции. По-

этому наиболее общее и очевидное направление эволюции – *биологический прогресс* – возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Поэтому критерии биологического прогресса, предложенные А.Н. Северцовым, относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам. Другим направлением – антитезой биологического прогресса – является *биологический регресс*, приводящий таксоны к вымиранию.

2. Биологический прогресс и регресс в эволюции.

Критерии биологического прогресса.

Биологический прогресс характеризуется процветанием вида и группы в целом. Он является мерилем состояния вида или группы. Биологический прогресс означает возрастание приспособленности организмов к окружающей среде. Это выражается в *увеличении численности, более широком распространении данной группы в пространстве, повышении темпов внутрigrупповой дифференцировки* (увеличении числа систематических групп, составляющих таксон – видов в роде, родов в семействе и т.д.). Названные показатели являются критериями биологического прогресса.

Биологический регресс означает снижение приспособленности организмов. Он характеризуется *снижением численности* вследствие превышения смертности над размножением, *снижением внутривидового разнообразия, сужением и разрушением целостности ареала*, который становится мозаичным. Биологический регресс есть свидетельство угасания вида или другой таксономической группы.

3. Пути достижения биологического прогресса.

Биологический прогресс достигается различными путями, то есть на основе различных морфофизиологических изменений. А.Н. Северцов выделил 4 типа морфофизиологических преобразований, составляющих основу биологического прогресса.

Морфофизиологический прогресс или ароморфоз (греч. *aro* - поднимать) – приобретение приспособлений широкого значения, повышение уровня организации в общепринятом смысле этого слова. С экологической точки зрения – это адаптации широкого значения, то есть полезные в самых разнообразных условиях среды (многоклеточность, полимеризация органоидов, билатеральная симметрия, теплокровность, переход на легочное дыхание, усовершенствование нервной системы и органов чувств, возникновение пылецевой трубки и т.д.).

Такие ароморфные морфологические изменения ведут к расширению жизненных условий, связанному с усложнением организации и повышением жизнедеятельности. Группа идет по пути эволюции называемом *арогенезом*. Любая крупная таксономическая единица (тип, класс, отряд, подотряд, семейство) характеризуются специфическими ароморфозами и практически каждую из этих единиц можно рассматривать как результат ароморфных преобразований, различных по форме и, частично, по масштабам.

Идиоадаптации – частные приспособления. Это все случаи прогрессивной эволюции без повышения уровня организации (рис. 12.1). И.И. Шмальгаузен

в зависимости от степени специализации конкретизировал понятие «идиоадаптация» и выделил несколько ее форм: алломорфоз, теломорфоз, гиперморфоз.

Алломорфоз (греч. *allos* – разный) – развитие частных приспособлений, но не связанных с узкой специализацией. При этом ароморфные черты организации сохраняются, и алломорфозы выражаются в приспособлениях к изменяющейся среде, которые дают организмам известные преимущества в борьбе за существование. Однако эти преимущества носят частный характер, то есть имеют адаптивное значение лишь в относительно ограниченном кругу. Алломорфная организация свойственна, например, большинству видов растений и животных, населяющих Голарктическую область.



Рис. 12.1. Разнообразие форм у насекомоядных млекопитающих – пример идиоадаптации.

Алломорфозы обеспечивают быстрое повышение численности, многообразие видового состава, дифференцировку на географические и экологические расы. Путь эволюции, основанный на частных, но не слишком узких приспособлениях – алломорфозах принято называть *аллогенезом*.

Теломорфоз. Это особый тип адаптаций, связанных с приобретением организмами специализированного строения при сужении условий среды. Теломорфозы – это узкоспециализированные алломорфозы, то есть узкие приспособления к частным условиям существования, при которых связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным. Путь эволюции, основанный на теломорфозах называется *телогенезом*.

Гиперморфоз – изменения, сопровождающиеся резким увеличением отдельных органов или самих организмов, или как бы «переразвитие» их. Эта форма адаптациогенеза, называемая еще *гипергенезом*, была характерна для многих позвоночных животных далекого прошлого. Тогда имелось очень много гипергенных форм.

Морфофизиологический регресс, или общая дегенерация. И.И. Шмальгаузен выделил 2 основные формы морфофизиологического регресса: катаморфоз и гипоморфоз.

Катаморфоз – преобразования, связанные с более простым соотношением со средой, более или менее общим недоразвитием, упрощением строения и дегенерацией, то есть крайней специализацией. Она обычно сопровождается редукцией части органов и систем. Примерами такого пути эволюции, который называется *катагенезом*, являются все случаи преобразований организмов при переходе от более активной жизни к менее активной, от активного питания к пассивному, к сидячему образу жизни, к паразитическому существованию.

Гипоморфоз (частная форма катаморфоза) – недоразвитие организма вследствие сохранения тех соотношений со средой, которые характерны для личинки или молодого организма. Такое направление эволюции, именуемое *гипогенезом*, определяется тем, что при изменяющихся условиях среды, личиночный период развития оказывается более адаптивным по сравнению со взрослым состоянием. Хорошим примером гипогенеза является *неотения* у обыкновенного аксолотля, у которого личинки становятся половозрелыми.

4. Направленность эволюционного процесса. Филетическая эволюция, дивергенция, конвергенция и параллелизм как основные пути эволюции.

Направление эволюции каждой систематической группы определяется взаимоотношениями между особенностями среды, в которой протекает эволюция данного таксона, и его генетической организацией, которая сложилась в ходе его предшествующей эволюции. Наиболее часто в ходе эволюции мы наблюдаем *дивергенцию* или расхождение признаков у видов, происходящих от общего предка. Она обусловлена различиями в условиях среды, в которых обитают и к которым по-разному приспосабливаются под действием естественного отбора дочерние виды. Дивергенция обуславливает увеличение числа видов и продолжается на уровне надвидовых таксонов. Именно дивергентной эволюцией обусловлено поразительное разнообразие живых существ. В результате дивергенции образуются *гомологичные органы - структуры и органы, имеющие общее происхождение, хотя и выполняющие различные функции*. Рука человека, крыло летучей мыши, копыто лошади, лапа медведя, лапа морского льва, плавник кита – это все результаты дивергенции и гомологичные органы.

Конвергенция (схождение признаков) наблюдается в тех случаях, когда неродственные таксоны приспосабливаются к одинаковым условиям. О конвергенции говорят в тех случаях, когда обнаруживается внешнее сходство в строении и функционировании какого-либо органа, имеющего у сравниваемых групп живых организмов совершенно разное происхождение. Например, крыло стрекозы и летучей мыши имеют общие черты в строении и функционировании, но формируются в ходе эмбрионального развития из совершенно разных клеточных элементов и контролируются разными группами генов. Такие органы называют *аналогичными*.



Конвергенция затрагивает не только отдельные органы. Неродственные виды животных, эволюционируя в сходных условиях среды, занимая сходные экологические ниши, часто приобретают совершенно поразительное сходство (рис.12.2). *Параллелизм* - такое эволюционное явление, когда сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на сходных изменениях одних и тех же гомологичных структур. Примером параллелизма является неоднократно и явно независимое появление саблезубых форм (рис.12.3). Наиболее известен саблезубый тигр. Неудивительно, что были и другие саблезубые кошки.

5. Общие закономерности макроэволюции, правила эволюции групп.

Рассмотрение и сравнение характера развития филогенетических ветвей древа жизни позволили установить некоторые общие черты эволюции групп.

Этим обобщения часто называются правилами эволюции групп. *Прогрессивная направленность эволюции.* Общая магистраль эволюции жизни от первичных существ до человека характеризуется ясно выраженной прогрессивной направленностью.

Закономерная смена фаз в эволюционном процессе (правило чередования главных направлений эволюции). Фазами эволюционного процесса называют арогенез, аллогенез, телогенез, катагенез.



– австралийский сумчатый волк.

Все фазы эволюционного процесса не обособлены друг от друга, а взаимосвязаны переходами. Эволюционный процесс складывается из

закономерной смены этих фаз. Арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции, аллогенная – телогенной.

Правило необратимости эволюции (Л. Долло) гласит, что эволюция- процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков. Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям.

Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере) гласит, что группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Если в процессе эволюции одна из групп позвоночных, скажем ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается.

Правило происхождения от неспециализированных предков (Э. Коп) гласит, что обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных. Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных. Правило происхождения от неспециализированных предков оказывается, однако, далеко не всеобщим.

Правило адаптивной радиации (Г. Ф. Осборн) гласит, что филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния. По существу, это правило не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином при обосновании гипотезы естественного отбора.

Правило усиления интеграции биологических систем (И. И. Шмальгаузен) можно сформулировать так: биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.



1(с.171-176;189-200); 2(с.359-393); 3(с.275-296; 302-312); 4(с.197-216); 5(с.176-184, 226-280); 7(с.379-459); 9(с.208-244); 10(359-393); 11(187-209); 12 (88-95).



Проверьте себя

1. Биологический прогресс характеризуется: а) увеличением числа особей вида, сужением ареала вида; б) увеличением числа особей вида, расширением

- ареала вида; в) уменьшением числа особей вида, сужением ареала вида; г) уменьшением числа особей вида, расширением ареала вида.
2. Биологический регресс характеризуется: а) увеличением числа особей вида, сужением ареала вида; б) увеличением числа особей вида, расширением ареала вида; в) уменьшением числа особей вида, сужением ареала вида; г) уменьшением числа особей вида, расширением ареала вида.
 3. Пути достижения биологического прогресса являются: а) ароморфоз, дивергенция, дегенерация; б) ароморфоз, дегенерация, идиоадаптация; в) конвергенция, дивергенция, идиоадаптация; г) конвергенция, дегенерация, ароморфоз.
 4. По Северцову, к путям достижения биологического прогресса не относится: а) дегенерация; б) дивергенция; в) ароморфоз; г) идиоадаптация.
 5. Ароморфоз – это: а) частные приспособительные изменения, полученные в данной среде обитания, возникающие без изменения общего уровня организации; б) приспособительные изменения общего значения, повышающие уровень организации и жизнеспособность особей популяции, вида; в) приспособительные изменения организмов, приобретаемые путем понижения уровня общей организации; г) явление возврата к признакам предков.
 6. Ароморфозом у позвоночных животных является: а) строение позвоночника; б) две пары конечностей; в) форма тела; г) два круга кровообращения.
 7. Идиоадаптацией у растений является: а) двойное оплодотворение; б) появление цветков; в) яркая окраска венчика у насекомоопыляемых растений; г) размножение семенами.
 8. Автотрофное питание у растений является примером: а) ароморфоза; б) идиоадаптации; в) дегенерации; г) алломорфоза.
 9. Примером идиоадаптации является: а) редукция заростка; б) формирование цветка; в) появление различных жизненных форм; г) появление ядра.
 10. Примером дегенерации у растений является: а) выделение свободного кислорода; б) редукция архегониев у покрытосеменных растений; в) вегетативное размножение; г) совершенствование спорофита.
 11. Примером ароморфоза у растений является: а) появление двойного оплодотворения; б) листопадность; в) появление тканей у высших растений; г) приспособления к различным агентам опыления.
 12. Появление у земноводных в процессе эволюции трёхкамерного сердца, двух кругов кровообращения – пример развития органического мира по пути: а) идиоадаптации; б) ароморфоза; в) дегенерации; г) биологического прогресса.
 13. Определите среди перечисленных эволюционных изменений идиоадаптацию: а) появление лёгочного дыхания у земноводных; б) появление четырёхкамерного сердца и теплокровности у птиц и млекопитающих; в) возникновение покровительственной окраски у насекомых; г) появление многоклеточных растений и животных.
 14. К упрощению уровня организации ведут следующие эволюционные изменения: а) конвергенция; б) регенерация; в) дегенерация; г) дивергенция.
 15. Результатом ароморфозов является появление: а) родов; б) семейств; в) видов; г) классов.
 16. Идиоадаптация – это: а) частные приспособительные изменения, полученные в данной среде обитания, возникающие без изменения общего уровня организации; б) приспособительные изменения общего значения, повышающие уровень организации и жизнеспособность особей популяции, вида; в) при-

- способительные изменения организмов, приобретаемые путем понижения уровня общей организации; г) явление возврата к признакам предков.
17. Признаки, существенно повышающие общий уровень анатомо-морфологической организации организмов, называются: а) суперморфозы; б) ароморфозы; в) гиперморфозы; г) идиоадаптации.
 18. Примером ароморфоза является появление: а) крыла у летучей мыши; б) легких у земноводных; в) теплокровности у птиц; г) ядовитых желез у змей.
 19. Примером общей дегенерации является отсутствие: а) ног у змей; б) органов пищеварения у бычьего цепня; в) четырех пар конечности лошади; г) ядовитых желез у питонов.
 20. Независимое образование различных признаков у родственных организмов – это: а) конвергенция; б) параллелизм; в) дивергенция; г) ароморфоз.
 21. Конвергенция – это: а) образование изолированной группы внутри популяции; б) схождение признаков в процессе эволюции; в) расхождение признаков в процессе эволюции; г) объединение нескольких популяций в одну.
 22. Появление сходных признаков у неродственных форм под влиянием сходства условий среды, называется: а) микроэволюция; б) конвергенция; в) дивергенция; г) видообразование
 23. Конвергенция признаков наблюдается у: а) волка и собаки; б) кота и мыши; в) птицы и бабочки; г) крота и землеройки.
 24. При конвергентном развитии сходство между неродственными организмами бывает: а) только во внутреннем строении; б) во внутреннем и внешнем строении; в) только во внешнем строении; г) нет вообще сходства.
 25. Развитие саблезубости у различных представителей подсемейств кошачьих является примером: а) параллельного развития; б) дивергентного развития; в) конвергентного развития.
 26. Процесс эволюционного развития в сходном направлении двух или нескольких первоначально дивергировавших групп – это: а) конвергенция; б) параллелизм; в) дивергенция; г) идиоадаптация.
 27. Органы, развивающиеся из сходных зачатков и находящиеся в сходных взаимоотношениях с окружающими органами и тканями, называются: а) аналогичными; б) гомологичными; в) рудиментарными; г) переходными.
 28. Конечности наземных позвоночных животных являются примером: а) аналогичных органов; б) гомологичных органов; в) рудиментарных органов; г) атавизмов.
 29. Бивни моржа и слона – это типичные: а) гомологичные органы; б) рудиментарные органы; в) аналогичные органы; г) атавизмы.
 30. Из перечисленных пар признаков гомологичными являются: а) крылья бабочки и летучей мыши; б) прилистники гороха и белой акации; в) колючки барбариса и белой акации; г) зубы у муравьедов и ядовитых змей.

13. Возникновение и основные этапы развития жизни на Земле.

Закономерности эволюции растительного и животного мира.

1. Сущность жизни. Уровни организации живого.



Носителями жизни на Земле являются сложные системы макромолекул белков, нуклеиновых кислот, липидов и других органических веществ. Наиболее фундаментальными свойствами живого являются:

Дискретность (прерывистость, ограниченность). Живые

объекты в природе (особи, популяции, виды) относительно обособлены один от другого. Каждая особь многоклеточного организма состоит из клеток, каждая клетка и одноклеточное существо – из определенных органелл. Органеллы в свою очередь состоят из дискретных органических веществ, которые в свою очередь состоят из дискретных атомов, элементарных, тоже дискретных частиц.

В тоже время сложная организация невозможна без взаимодействия ее частей и структур – без *целостности*. *Дискретность и целостность* – неразрывные характерные свойства живых объектов, обеспечивающих их системность.

Особенностью *самовоспроизведения*, как фундаментального свойства живого, является то, что среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций, видов. Это уникальное свойство живого основано на замечательном явлении *конвариантной редупликации* - самовоспроизведения с изменениями, которое осуществляется на основе матричного принципа копирования генетической информации.

Исходя из всего сказанного – *«Жизнь – это дискретная и целостная макромолекулярная система, способная к саморегуляции и самовоспроизведению путем конвариантной редупликации»*.

Все разнообразие живого на нашей планете возможно разделить на 4 основных уровня: *молекулярно-генетический*, на котором осуществляется любая конвариантная редупликация, лежащая в основе всего эволюционного процесса и считающаяся поэтому основой эволюции; *онтогенетический*, где осуществляется реализация генетической информации одновременно с приведением этой информации в соответствие с требованиями элементарных эволюционных факторов, прежде всего естественного отбора; *популяционно-видовой*, на котором изменения, происходящие на первых двух уровнях, могут выходить на уровень эволюционно-значимых преобразований; *экосистемный* (биогеоценотично - биосферный), где протекают весьма сложные взаимоприспособления разных видов один к другому.

2. Современные теории и гипотезы происхождения жизни.

Теория стационарного состояния (вечности жизни). Земля никогда не возникла, а существовала вечно и всегда поддерживала жизнь, которая также существовала вечно, а если и изменялась, то очень незначительно. Но современные данные показывают, что Земля достаточно долго была необитаема.

Библейская теория (креационизм, creatio – творить). *Жизнь возникла в результате сверхъестественного события в прошлом. Религиозные представления о сотворении мира, изложенные в Книге Бытия, объясняют людям в понятной форме сотворение всех живых существ всемогущим творцом.*

Космогенная теория. Была выдвинута в 1895 г. шведским физиком С. Аррениусом. Она предполагает занесение живых организмов или их спор вместе с метеоритами и космической пылью, попадающими на Землю. Эта гипотеза в лучшем случае отвечает на вопрос, где могла возникнуть жизнь, но не объясняет, как эта жизнь возникла.

Теория самопроизвольного зарождения. Сторонники этого учения, часто отвергая идеи сотворения жизни высшим разумом, допускали возможность самозарождения под воздействием некоторой «жизненной силы» уже готовых

организмов из элементов неживой природы (в портящихся продуктах, нечистотах). Блестящие опровержения этим представлениям дали итальянский врач Ф. Реди еще в 1668 г. и основоположник микробиологии, один из крупнейших французских ученых - Луи Пастер в 1859 году.

Теория возникновения живого из неживого в эволюции Земли - на любой планете возникновение жизни неизбежно при создании благоприятных условий. На основании ряда открытий ее сформулировал еще в 1947 г. *Джон Бернал*. При решении вопроса о происхождении жизни исходят из того, что жизнь, как особая форма движения материи, возникла с момента образования открытых коллоидных систем, которые обязательно включают белки, нуклеиновые кислоты и фосфорорганические соединения, способные к авторегуляции и авторепродукции. В современной науке существует несколько гипотез возникновения живого из неживого.

Коацерватная гипотеза А. И. Опарина. Первичные органические вещества (белки) могли создаваться из неорганических в условиях отсутствия кислорода за счет энергии мощных электрических разрядов. Белковые структуры образовывали коллоидные, притягивающие молекулы воды комплексы. Эти комплексы могли обособляться от всей массы воды и сливаться друг с другом, образуя *коацерватные капли*. В коацерватах вещества вступали в дальнейшие химические реакции. На границе между коацерватами и внешней средой из липидов сформировалась примитивная мембрана, что привело к возникновению *первых клеток - пробионтов*.

Гипотеза «первичного бульона» Джона Холдейна. Первичные органические вещества (аминокислоты, сахара и др.) синтезировались из неорганических за счет энергии ультрафиолетового излучения, падавшего на Земле до того, как образовался слой озона, который задерживал большую его часть. Первичные органические вещества накапливались в первичных океанах до тех пор, пока не приобретали консистенцию «теплого разжиженного бульона». Именно в таком первичном бульоне в дальнейшем и возникли первые клетки.

Генетическая гипотеза Германа Меллера . Первыми, созданными абиогенным путем органическими веществами были не белки, а нуклеиновые кислоты - матричная основа синтеза белков. Возможность этого была показана экспериментально (Т. Чек, 1982).

3. Основные этапы биогенеза и их экспериментальное моделирование.

Земля, как и другие планеты Солнечной системы, образовалась около 4,7 млрд. лет назад при конденсации газопылевого облака первичного космического вещества. Постепенное уплотнение (гравитационные силы) и вторичное разогревание привело к расплавлению всей массы Земли. Последующее охлаждение поверхностных слоев привело к образованию твердой оболочки - земной коры. Сформировалась первичная атмосфера (CH_4 , NH_3 , CO , CO_2 , H_2) и за счет конденсации паров воды гидросфера (первичный океан). В условиях восстановительного характера атмосферы (O_2 – нет!), высоких температур, электрических разрядов (молнии), ударных волн (метеориты) и ультрафиолетового излучения Солнца происходил абиогенный синтез органических соединений

из неорганических веществ - аминокислоты для белков, сахара, фосфаты и органические основания для нуклеиновых кислот, липиды для мембран и ряд других органических соединений специального назначения.

В дальнейшем молекулы белка, находящиеся в воде, давали коллоидные растворы. При смешивании растворов различных белков происходило образование мельчайших капель, представляющих собой объединения молекул – коацерваты. Коацерватные капли - самые вероятные исходные системы для возникновения первых живых организмов – пробионтов. Это становится возможным благодаря формированию биологических мембран, которые не только сохраняют случайно возникшие ассоциации белков и нуклеиновых кислот, но и обеспечивают образовавшиеся системы веществами и энергией из окружающей среды.

Для выработки у первичных организмов относительной устойчивости в ходе естественного отбора должны были возникнуть механизмы, гарантирующие непрерывное воспроизведение. По-видимому, за длительный период (1,5 млрд. лет) химической эволюции было испытано много различных систем передачи информации. Открытие каталитической активности РНК позволяет предположить, что молекулы РНК были первыми биополимерами на Земле.

Так возникла жизнь в виде первых целостных организмов, обладающих всеми свойствами живого. Они являлись *гетеротрофами*, так как питались органическими соединениями из окружающей среды. Все жизненные процессы происходили *анаэробно*, поскольку свободного кислорода в атмосфере не было. Вероятно, запасы готовых органических веществ были ограничены, не успевали возобновляться абиогенным путем. В силу этого отбор был направлен на дифференцировку питания, то есть на создание *автотрофов*. Такие формы, использующие энергию солнечного света для построения органических соединений их CO_2 и H_2O , появились в виде первых автотрофных организмов – цианей. Это привело к накоплению в атмосфере свободного кислорода и переключению в связи с этим первичных гетеротрофов на аэробный тип дыхания. Дальнейшее развитие было связано с зарождением первых настоящих животных и растений. Важно отметить как новый качественный этап – появление *эукариот*, которые, в отличие от прокариот (доядерные бактерии и сине-зеленые водоросли), характеризуются наличием компактного ядра с двойной оболочкой, которая отделяет ядро от цитоплазмы. В ядре сосредотачивается практически вся ДНК.

4. Основные этапы и характерные черты эволюции растительного мира.

В *протерозойскую эру* (около 1 млрд. лет назад) эволюционный ствол древнейших эукариот разделился на несколько ветвей, от которых возникли многоклеточные растения (зеленые, бурые и красные водоросли), а также грибы. Большинство из первичных растений свободно плавало в морской воде (диатомовые, золотистые водоросли), часть прикреплялась ко дну.

В конце *силурийского периода* почвообразовательные процессы в результате взаимодействия бактерий и цианей с минеральными веществами и под влиянием климатических факторов подготовили возможность выхода растений

на сушу (440 млн. лет назад). Среди растений, первыми освоившими сушу, были псилофиты.

От псилофитов возникли другие группы (плауны, хвощи, папоротники) наземных сосудистых растений, размножающиеся спорами и предпочитающие влажную среду. Примитивные сообщества этих растений широко распространились в *девоне*. В конце этого периода появились и первые голосеменные, возникшие от древних папоротников и унаследовавшие от них внешний древовидный облик. Значительного разнообразия достигла наземная флора в *каменноугольный период*. Среди древовидных широко распространялись плаунообразные (лепидодендроны) и сигилляриевые, достигавшие в высоту 30 м и более.

Начавшийся в *пермский период* расцвет голосеменных, в частности хвойных, привел к их господству в *мезозойскую эру*. К середине пермского периода климат стал засушливее, что во многом отразилось на изменениях в составе флоры. Сошли с арены жизни гигантские папоротники, древовидные плауны, постепенно исчезали тропические леса.

В *меловой период* появились цветковые (покрытосеменные). Первые их представители были кустарниками или низкорослыми деревьями с мелкими листьями. Довольно быстро цветковые достигли огромного разнообразия форм со значительными размерами и крупными листьями (семейства магнолиевых, платановых, лавровых). Опыление насекомыми и внутреннее оплодотворение создали значительные преимущества цветковых над голосеменными, что обеспечило их расцвет в *кайнозое*. В настоящее время число видов покрытосеменных составляет около 250 тыс., т. е. почти половину всех известных ныне видов растений.

Основные особенности эволюции растительного мира определил *автотрофный способ питания*. Выход на сушу в условиях автотрофного питания был связан с необходимостью развития приспособлений, обеспечивающих максимально полный контакт с той средой, которая служит источником питания растений, то есть с воздухом, из которого растение извлекает углекислый газ и почвой, из которой поступают растворы минеральных солей. Эти особенности сводятся к следующему:

1) Постепенный переход к преобладанию диплоидного поколения над гаплоидным. У многих водорослей все клетки (кроме зиготы) гаплоидны, у голосеменных и покрытосеменных почти полностью редуцируется гаметофит и значительно удлиняется в жизненном цикле диплоидная фаза.

2) Независимое половое размножение от капельножидкой среды. Мощное развитие спорофита, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение двойного оплодотворения и обеспечение зародыша запасами питательных веществ.

3) Совершенствование органов размножения и перекрестного опыления у цветковых в сопряженной эволюции с насекомыми. Развитие зародышевого мешка для защиты растительного эмбриона от неблагоприятных влияний внешней среды. Возникновение разнообразных способов распространения семян и плодов физическими и биотическими факторами.

4) В связи с прикрепленным образом жизни на суше растение расчленяется на корень, стебель и лист, развиваются сосудистая проводящая система, опорные и защитные ткани.

5) Огромная регенеративная способность растительного организма как следствие прикрепленного образа жизни и необычайно широкий диапазон модификационных возможностей и большая автономность органов и систем.

5. Основные этапы и характерные черты эволюции животного мира.

Самые ранние следы животных обнаруживаются в конце *докембрия* (700 млн. лет). Наиболее близки к предкам простейших животных одноклеточные зеленые водоросли.

Разнообразие животных резко возрастает в породах, датируемых менее 570 млн. лет. В течение примерно 50 млн. лет довольно быстро появляются почти все типы вторичнополостных животных с прочным скелетом. Широко были распространены в морях силура трилобиты. Возникновение типа хордовых (*Chordata*) относится ко времени менее 500 млн. лет.

Начало *палеозоя* отмечено образованием многих типов животных, из которых примерно треть существует в настоящее время. В позднекембрийское время появляются бесчелюстные - *Agnatha*. В дальнейшем они почти все вымерли, из современных потомков сохранились миноги. В *девоне* возникают челюстные рыбы, представленные двумя группами: лучеперые и лопастеперые. Почти все ныне живущие рыбы - потомки лучеперых. Лопастеперые представлены сейчас только двоякодышащими и небольшим числом реликтовых морских форм. Из группы лопастеперых возникли амфибии, следовательно, все четвероногие позвоночные имеют своим далеким предком эту исчезнувшую группу рыб.

Расцвет древних амфибий приурочен к *карбону*, где они были представлены большим разнообразием форм, объединяемых под названием «стегоцефалы». От примитивных амфибий ведут свое начало рептилии, широко расселившиеся на суше к концу пермского периода благодаря приобретению легочного дыхания и оболочек яиц, защищающих от высыхания. Среди первых рептилий особенно выделяются котилозавры - небольшие насекомоядные животные и активные хищники - терапсиды, уступившие в триасе место гигантским рептилиям, динозаврам, появившимся 150 млн. лет назад. Точные причины вымирания динозавров (примерно 65 млн. лет назад) неизвестны. Правдоподобной кажется гипотеза, согласно которой вымирание динозавров связано с резкими колебаниями климата и уменьшением растительной пищи в меловом периоде.

Уже в период господства динозавров существовала предковая группа млекопитающих - небольших по размеру с шерстным покровом животных, возникших от одной из линий хищных терапсид. Млекопитающие выходят на передний край эволюции благодаря таким прогрессивным адаптациям, как плацента, вскармливание потомства молоком, более развитый мозг и связанная с этим большая активность, теплокровность. Значительного разнообразия млекопитающие достигли в кайнозое, когда появились приматы. *Третичный период* был временем расцвета млекопитающих, но многие из них вскоре вымерли. Прогрессивная эволюция приматов оказалась уникальным явлением в истории жизни, приведшим к возникновению человека.

Особенности эволюции животного мира тесно связана с гетеротрофным питанием и неизбежным при этом подвижным образом жизни. Это привело к появлению компактного, не разветвленного тела, построенного по законам четкой архитектоники. Органы (особенно у высших) связаны тесными коррелятивными связями и наиболее важные спрятаны во внутрь.

Наиболее существенные черты эволюции животного мира заключались в следующем:

1) Прогрессивное развитие многоклеточности и связанная с ним специализация тканей и всех систем органов.

2) Свободный образ жизни в значительной мере определил совершенствование форм поведения, а также автономизацию онтогенеза.

3) Возникновение твердого скелета (наружного - у членистоногих, внутреннего - у позвоночных) определило разные пути эволюции этих типов животных. Наружный скелет членистоногих препятствовал увеличению размеров тела, именно поэтому все насекомые представлены мелкими формами. Внутренний скелет позвоночных не ограничивал увеличение размеров тела, достигших максимальной величины у мезозойских рептилий - динозавров, ихтиозавров.

4) Возникновение и совершенствование централизованно-дифференцированной стадии организации животных (от кишечнополостных до млекопитающих). На этой стадии произошло разделение насекомых и позвоночных. Развитие центральной нервной системы у насекомых характеризуется совершенствованием форм поведения по типу наследственного закрепления инстинктов. У позвоночных развился головной мозг и система условных рефлексов. Этот путь эволюции позвоночных привел к развитию форм группового адаптивного поведения, финальным событием которого стало возникновение биосоциального существа - человека.

6. Проблема эволюции биосферы.

Для более глубокого понимания общей картины всего процесса эволюции важно выяснить, *какие же особенности эволюции проявляются на уровне экосистем?*

Изучение палеонтологии *былых биосфер* показало, что в процессе эволюции жизни на Земле структура биогеоценозов и всех других экосистем существенно менялась. Первичные экосистемы были очень простыми и состояли, видимо, из *хемотрофов (анаэробных гетеротрофов)*, затем возникли *фототрофы* и *вторичные анаэробные гетеротрофы*. С возникновением *первичных фототрофных* организмов эволюционный этап формирования первичных экосистем на Земле завершается, и цепь круговорота веществ в примитивной тогда биосфере планеты замыкается. В этих первичных экосистемах должны были создаваться *избыточные биогенные продукты*, что, несомненно, послужило одной из главных предпосылок формирования в последующем разнообразных потребителей органического вещества.

Возникновение многоклеточных организмов сопровождалось повышением устойчивости экосистем и открыло возможности для их развития в разных направлениях. Выход растений на сушу имел исключительное значение для ускорения процесса эволюции всей биосферы. Но в то же время потребовались сотни миллионов лет, чтобы в экосистемах того периода возникло достаточное число *консументов зеленой массы*. Поэтому *огромное количество органического вещества* оказывалось не

потребленным и выводилось из биотического круговорота в виде дошедших до нас биогенных горючих ископаемых - каменного угля, нефти, горючих сланцев.

В процессе эволюции жизни на Земле важным успехом было образование биотического круговорота - создание таких экосистем, в которых одна и та же порция вещества могла многократно использоваться. Это стало возможным, когда экосистемы включили не только организмы - автотрофы (хемо- и фотосинтетиков), но и гетеротрофы. Так возникла триада продуцентов – консументов - редуцентов. Отсюда важнейшим направлением дальнейшей эволюции экосистем следует признать уменьшение потери вещества из биотических круговоротов и интенсификацию миграции химических элементов. Как бы то ни было, совершенно ясно, что в процессе развития жизни на нашей планете происходило усложнение экосистем, сопровождающееся возрастанием числа одновременно существующих видов, экспансией жизни, охватывавшей ныне всю поверхность планеты, усиливающейся дифференциацией этой живой оболочки на биогеографические области, биомы, формации. Результатом миллиардов лет эволюции экосистемы является современная биосфера Земли, дифференцированная на множество биогеоценозов и включающая более десятка миллионов ныне живущих видов.



1(с.91-95, 218-239); 2(с.141-294); 3(с.97-114); 4(с.142-168); 9(с.44-96); 10(141-295); 11(243-264); 12 (95-104).



Проверьте себя

1. Субстратом жизни являются: а) белки, б) жиры, в) углеводы, г) нуклеиновые кислоты, д) комплекс белков и нуклеиновых кислот.
2. Вывод о том, что живое вещество состоит из тех же химических элементов, которые встречаются в неживой природе, сделал: а) Ч. Лайель; б) Ф. Вёлер; в) И. Берцелиус; г) К. Тимирязев
3. Признаками жизни являются: а) обмен веществ и энергии, раздражимость, гомеостаз; б) индивидуальное и историческое развитие, дискретность и целостность; в) репродукция, наследственность, изменчивость; г) а + б + в.
4. Фундаментальными свойствами живого являются: а) самообновление; б) самовоспроизведение; в) саморегуляция; г) а + б + в.
5. Какое из фундаментальных свойств живого связано с потоками вещества и энергии? а) самообновление; б) саморегуляция; в) самовоспроизведение; г) а + б + в.
6. Какое из фундаментальных свойств живого обеспечивает преемственность между поколениями клеток и организмов, связанное с потоками информации? а) самообновление; б) саморегуляция; в) самовоспроизведение; г) а + б + в.
7. Какое из фундаментальных свойств живого базируется на потоках вещества, энергии и информации? а) самообновление; б) саморегуляция; в) самовоспроизведение; г) а + б + в.
8. Свойства живого: а) изначальная целесообразность, б) самообновление, в) самовоспроизведение, г) саморегуляция, д) постоянство видов.

9. Какие существуют уровни организации биологических систем: а) молекулярно-генетический; б) организменный (онтогенетический); в) популяционно-видовой; г) биосферно-биогеоценотический (экосистемный); д) а + б + в + г.
10. Элементарными единицами молекулярно-генетического уровня являются: а) органеллы; б) гены; в) особи; г) виды.
11. Элементарными единицами онтогенетического уровня являются: а) органеллы; б) клетки; в) особи; г) виды.
12. Элементарными единицами популяционно-видового уровня являются: а) популяции; б) макромолекулы; в) особи; г) виды.
13. На каком уровне организации биологических систем действуют законы внутривидовых отношений? а) молекулярно-генетическом; б) организменном; в) популяционно-видовом; г) биогеоценотическом.
14. На каком уровне организации биологических систем действуют законы межвидовых отношений? а) молекулярно-видовом; б) организменном; в) популяционно-видовом; г) биогеоценотическом.
15. Элементарными единицами экосистемного уровня являются: а) особи; б) гены; в) популяции; г) биогеоценозы.
16. Эволюцией называется: а) историческое необратимое развитие органического мира; б) индивидуальное развитие организма; в) сохранение полезных индивидуальных различий или изменение и уничтожение вредных; г) любое изменение особей.
17. Переходной формой между пресмыкающимися и птицами является: а) хвостатый летающий ящер; б) археоптерикс; в) ихтиозавр; г) динозавр.
18. Переходной формой между папоротниковидными и голосеменными являются: а) псилофиты; б) семенные папоротники; в) саговниковые; г) мхи.
19. Переходной формой между голосеменными и покрытосеменными являются: а) псилофиты; б) семенные папоротники; в) саговниковые; г) мхи.
20. Древнейшая группа кистеперых рыб дала начало: а) звероящерам; б) археоптериксу; в) динозаврам; г) стегоцефалам.
21. Переходной формой между рептилиями и млекопитающими являются: а) стегоцефалы; б) кистеперые рыбы; в) первоптицы; г) звероящеры.
22. Связующим звеном между пресмыкающимися и птицами были: а) стегоцефалы; б) археоптериксы; в) звероящеры; г) динозавры.
23. Ароморфозом протерозойской эры являются: а) ткани и органы у растений; б) осевые органы хордовых; в) многоклеточность; г) эукариотические клетки.
24. Ароморфозом палеозойской эры являются: а) ткани и органы у растений; б) осевые органы хордовых; в) многоклеточность; г) эукариотические клетки.
25. Следствием идиоадаптаций животных в палеозойскую эру является: а) расцвет земноводных; б) появление кистепёрых рыб; в) появление стегоцефалов; г) исчезновение трилобитов.
26. Ароморфоз мезозойской эры: а) развитая кора головного мозга; б) органы воздушного дыхания у животных; в) цветок и плод у растений; г) многоклеточность.
27. Выделите главный ароморфоз в мире растений в мезозойскую эру: а) сокращение численности папоротников; б) появление и распространение покрытосеменных растений; в) выход растений на сушу; г) господство голосеменных растений.
28. Ароморфоз кайнозойской эры: а) матка у животных; б) развитая кора головного мозга; в) цветок и плод у растений; г) плотные оболочки яйца.

29. Ароморфоз архейской эры: а) осевые органы хордовых; б) фотосинтез; в) системы органов животных; г) ткани и органы у растений.
30. В каком периоде кайнозойской эры от насекомоядных плацентарных отделилась ветвь, которая затем привела к появлению парапитеков? А. Палеогеновый период Б. Неогеновый период В. Антропогеновый период Г. Верного ответа нет.

14. Происхождение и эволюция человека.



1. Положение человека в зоологической системе и доказательства родства человека и животных.

Вопрос о происхождении человека до сих пор остается одной из сложных проблем. Уже ученые античного мира определили прочное место человека в природе, признав животных его предками. Карл Линней пошел дальше и выделил отряд приматов, вмещающий полуобезьян, обезьян и род людей с одним видом – «человек разумный».

Первая стройная гипотеза о происхождении человека была предложена Ламарком, Им впервые высказана идея о животном происхождении человека, сделана попытка раскрыть последовательность постепенного приобретения предками человека «человеческих свойств» (двуногое хождение – новые формы групповой деятельности – речь). Научное разрешение эта проблема получила только после появления эволюционной теории Дарвина. Он предложил принципиальное решение вопроса и привел многочисленные доказательства развития человека из нижестоящих животных форм.

О родстве человека с животными свидетельствуют данные сравнительной анатомии. У человека нет ни одного органа, который не был бы типичен для млекопитающих. Общим для них являются единый план строения тела. Человек, как и все млекопитающие, рождает детенышей, которые вынашиваются в теле матери и затем вскармливаются молоком.

На ранних этапах развития зародыш человека трудно отличить от зародышей других позвоночных животных. Специфические человеческие особенности возникают лишь на самых поздних стадиях развития. Некоторые из признаков животных сохраняются у взрослого человека в виде рудиментов и атавизмов.

Рудименты являются остатками более развитых органов наших далеких предков. Всего у человека насчитывают свыше 90 рудиментов. Например, рудиментами являются мелкие редкие волосы на теле, являющиеся остатками волосяного покрова. Во внутреннем углу глаза сохранился рудимент третьего века, хорошо развитого у птиц, пресмыкающихся. К рудиментарным органам относятся и зубы мудрости.

Атавизмы являются необычайно сильно развитыми рудиментами. Известны случаи, когда зародышевый волосяной покров не исчезает после рождения ребенка, а, сильно развиваясь, сохраняется на всю жизнь. У некоторых людей встречаются дополнительные соски. Такие и другие сравнительно-анатомические и эмбриологические данные не оставляют сомнений в животном происхождении человека.

По строению и физиологическим особенностям к человеку ближе других животных стоят человекообразные обезьяны из отряда приматов: шимпанзе, гориллы, орангутаны и близкие к ним гиббоны.

В традиционной системе человек занимает следующее положение в царстве животных: тип – Хордовые (*Chordata*), подтип – Позвоночные (*Vertebrata*), класс – Млекопитающие (*Mammalia*), инфракласс Плацентарные (*Eutheria*), отряд – Приматы (*Primates*), подотряд Высшие приматы или Человекоподобные (*Anthropoidea*), надсемейство - гоминоиды (*Hominoidea*), включающее семейства – гиббоновые (*Hylobatidae*), человекообразные (*Pongidae*) (шимпанзе, карликовый шимпанзе бонобо, горилла, орангутан) и семейство – Люди (*Hominidae*), род – Человек (*Homo*) с единственным современным видом – Человек разумный (*Homo sapiens*). Различие между человеком и человекообразными обезьянами этой системой принято на уровне семейств.

Однако существует и другой подход к реконструкции филогенеза, который базируется на предположении, что степень сходства видов является мерой их родства. В настоящее время наиболее точные филогенетические реконструкции получают путем сопоставления нуклеиновых кислот и белков.

Сходство геномов человека (% гомологичных локусов) с шимпанзе, полученное методом молекулярной гибридизации ДНК, иммунологического метода и др. – 91%, с гориллой – чуть меньше, гиббоном – 76%, макакой-резус – 66%, блохой - 6%. Для сравнения между мышью и крысой (2 рода одного семейства) сходство всего лишь 64%.

Поэтому в «ДНКовой» классификации приматов все представители надсемейства *Hominoidea* включаются в семейство людей *Hominidae*, в то время, как традиционные системы обычно подразделяют указанное надсемейство на три семейства. Необычайная генетическая близость человека с шимпанзе приводит к мысли о возможности их объединения не только на уровне подтрибы, но даже на уровне рода.

Но как бы ни была велика степень сходства между человеком и человекообразными обезьянами, между ними имеются существенные различия, прежде всего в особенностях строения, связанных с прямохождением человека, строении черепа и мозга, способностью к изготовлению орудий и их использованию в труде и общественной жизни.

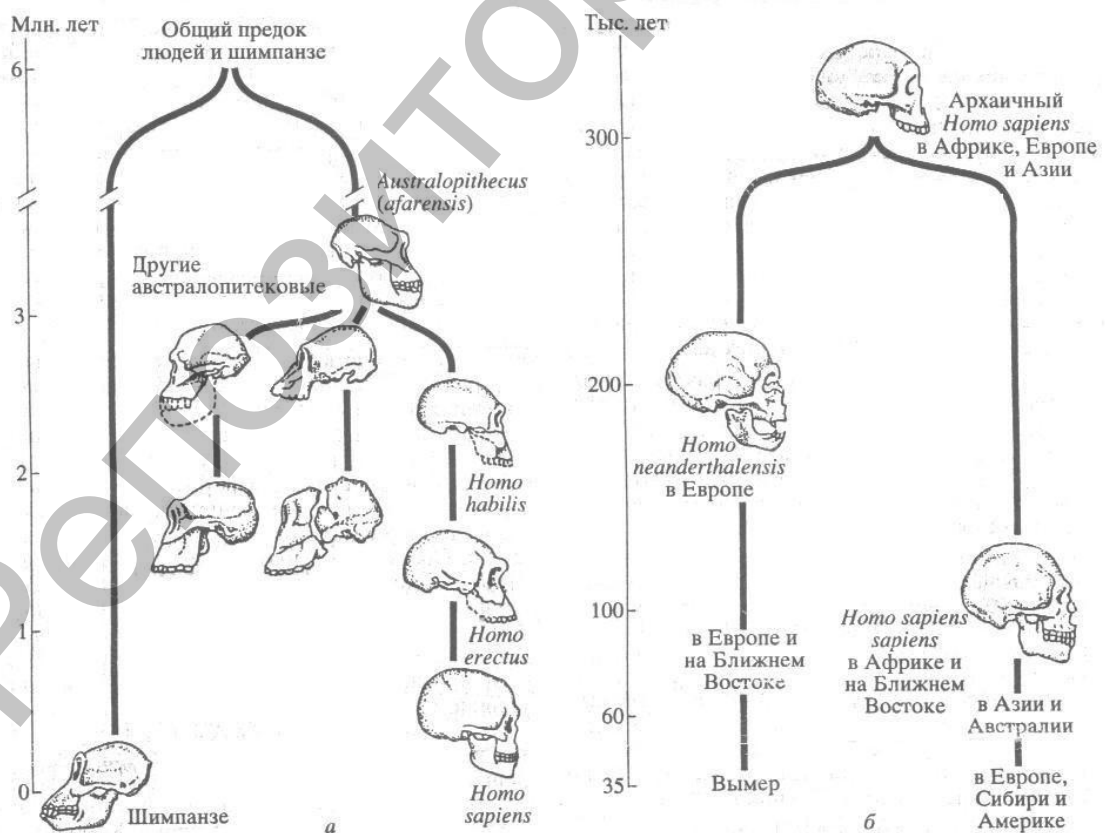
2. Эволюция антропоморфных обезьян

Человек относится к отряду приматов, и эволюционная история человека есть часть филогенеза этой группы. К основанию эволюционного ствола приматов близки древесные землеройки — тупайи (*Tupaiaidae*), обитающие ныне в тропических лесах Малайского полуострова и Филиппинских островов.

Из самых нижних горизонтов палеоцена известны остатки лемуру (*Lemuroidea*) - наиболее примитивной группы среди современных приматов. Лемуры ныне обитают в тропических лесах Мадагаскара, Африки и Южной Азии. От каких-то примитивных лемуру в первой половине палеогена возникли настоящие обезьяны - антропоиды (*Anthropoidea*). Вероятно, их обособление от лемуру было связано с переходом к дневной активности, сопровождавшимся усилением роли зрения, увеличением размеров и совершенствованием строения головного мозга, развитием стайного образа жизни и связанных с ним социальных форм поведения.

Древнейшие остатки антропоидов известны из среднеэоценовых отложений Алжира (*Algeripithecus*) и верхнеэоценовых слоев Бирмы и Египта. В раннем олигоцене существовали уже достаточно разнообразные их представители. Наиболее известен из них парапитек (*Parapithecus*), близкий по уровню организации к низшим мартышкообразным обезьянам и, возможно, принадлежавший к группе, которая была предковой для более высокоразвитых антропоидов.

Из нижнеолигоценых отложений Египта известны ископаемые остатки



более высокоразвитых обезьян, названных проплиопитеками (*Propliopithecus*). Проплиопитек, судя по особенностям строения его нижней челюсти и зубов, мог

быть предком гиббонов (*Hylobatidae*) - низших представителей человекообразных, или антропоморфных приматов (*Hominoidea*, или *Anthropomorpha*). К ним традиционно относят семейства высших человекообразных обезьян (*Pongidae*, или *Simiidae*), включающих современных шимпанзе (*Pan*), горилл (*Gorilla*) и орангутанов (*Pongo*), и семейство людей (*Hominidae*).

Виды людей являются потомками ближайшего общего предка современных африканских человекообразных обезьян и человека. Возможным прототипом этого предка служит карликовый шимпанзе, или бонобо (*Pan paniscus*), который по некоторым морфометрическим параметрам удивительно сходен с самыми ранними гоминидами - австралопитеками. Этот предковый вид, очевидно, жил в Африке.

Некоторые антропологи полагают, что общим предком человекообразных приматов (антропоморфов) является проконсул (*Proconsul*), ископаемые остатки которого были обнаружены в раннемиоценовых отложениях в Кении. Проконсул был типичной мозаичной формой, в организации которой соединились некоторые признаки низших обезьян, гиббонов и шимпанзе.

Расхождение филогенетических стволов, ведущих к двум семействам - человекообразным обезьянам (понгидам) и людям (гоминидам), произошло, возможно, уже в миоцене (по разным оценкам от 15 до 25 млн лет назад). Из верхнемиоценовых отложений Европы известны ископаемые остатки обезьян - дриопитеков (*Dryopithecus*), которые по основным особенностям строения и по размерам тела напоминали современных шимпанзе. Многие антропологи рассматривают дриопитеков как возможных непосредственных предков всех высших антропоморфов, т. е. понгид и гоминид.

В качестве наиболее древних и примитивных представителей эволюционного ствола гоминид многие антропологи рассматривают рамапитека (*Ramapithecus*) и близкого к нему сивапитека (*Sivapithecus*), ископаемые остатки которых были обнаружены в верхнемиоценовых отложениях Индии, с абсолютным возрастом около 12 млн лет. Теперь эти формы рассматривают чаще, как предки орангутана.

Сегодня виды гоминид обычно подразделяют всего на два рода: настоящих людей (*Homo*) и австралопитеков (*Australopithecus*). До середины 90-х гг. древнейшим известным предком современного человека считался афарский австралопитек (*A. afarensis*), живший 3-4 млн лет назад. К этому виду принадлежит знаменитая Люси, хорошо сохранившийся скелет которой был найден в 1974 г. в Эфиопии. В последнее время на роль нашего древнейшего известного прародителя выдвигается не так давно описанный *Ardipithecus ramidus*. Возраст его остатков, также обнаруженных в Эфиопии, составляет около 4.5 млн лет. По мнению специалистов, он не может быть признан ни человекообразной обезьяной, ни человеком и, видимо, представляет собой то самое "недостающее звено" в генеалогии *Homo sapiens*, которое так долго искали антропологи. Изучение его внешнего облика подтверждает гипотезу шимпанзоидного предка. Афарского австралопитека сменил мало отличающийся от него африканский (*A. africanus*), живший 2-3 млн лет назад. Оба эти вида принадлежат к числу грацильных (тонких, стройных) австралопитеков. И тот и другой считаются нашими предками. Однако некоторые па-

леоантропологи помещают африканского австралопитека в самое основание тупиковой ветви, ведущей к так называемым массивным австралопитекам (*A. robustus* и *A. boisei*), существовавшим 1,3-2,2 млн. лет назад.

Австралопитеки ходили на двух ногах, хотя их походка по своему механизму несколько отличалась от нашей. Объем мозга этих приматов составлял 350-500 см³.

3. Человек умелый, его характеристика и место в ряду гоминид.

Первый представитель рода *Homo* появился более 2 млн. лет назад. Это был *Homo habilis* - человек умелый. По ряду признаков, например по строению лица и зубов, он мало отличается от своего вероятного предшественника - африканского австралопитека. В то же время объем мозга *H. habilis*, достигающий 650-700 см³, существенно превышает объем мозга австралопитековых, а его нижние конечности лучше приспособлены к передвижению на двух ногах. Название вида призвано подчеркнуть его умение изготавливать каменные орудия. Технология, применявшаяся при создании этих примитивных орудий, получила название олдувайской культуры, поскольку первые находки ее возможных творцов были сделаны в ущелье Олдувай на территории Танзании. Этот, как считают, редкий вид, ареал которого охватывал Восточную и Южную Африку, исчез около 1,75 млн. лет назад.

4. Древнейшие люди - архантропы

Второй вид *Homo* появился как раз тогда, когда исчез *H. habilis*. Это был человек прямоходящий - *Homo erectus*. Объем его мозга варьирует от 800 до 1300 см³ (среднее значение - 1100 см³), а пропорции тела, если не брать в расчет голову, близки к пропорциям современного человека. В отличие от *H. habilis*, вероятным потомком которого он был, у него менее массивное лицо, меньшие по размеру коренные зубы и более короткие руки. Однако у него, как и у ранних гоминид, нет выраженного подбородка, который появился только у современного человека. Этот вид усовершенствовал каменные орудия и стал создателем так называемой ашельской культуры, названной так по местечку Сент-Ашель во Франции.

Самые древние остатки *H. erectus* найдены в Восточной Африке и имеют возраст 1.7 млн. лет. Это первый широко распространенный вид гоминид, который освоил и Африку, и Евразию. Его расселение по просторам последней началось не позднее 1 млн. лет назад. К виду *H. erectus* принадлежат знаменитые синантроп, или "пекинский человек" и питекантроп, или "яванский человек". Люди этого вида умели поддерживать огонь. Самое древнее их кострище, возрастом 1.5 млн. лет, найдено в Кении. Самые поздние остатки *H. erectus* датируются 250 тыс. лет. Надо отметить, что некоторые авторы выделяют, помимо двух упомянутых, и другие виды ископаемых настоящих людей, а именно, *H. rudolfensis*, *H. ergaster*, *H. heidelbergensis*, *H. antecessor*, *H. neanderthalensis*.

5. Древние люди (неандертальцы) особенности их эволюции.

Древнейших людей сменили древние люди или **палеоантропы**. Останки их были обнаружены в Европе, Азии и Африке. Жили они около 200-500 тыс. лет назад. Многие рассматривают их как промежуточную стадию между архантропами и человеком современного типа – *Homo sapiens* в качестве особого вида, названного по месту первой европейской находки древних людей в долине р. Неандерталь – неандертальцами – *Homo neanderthaliensis*.

Они появились более полумиллиона лет назад. Средний объем их мозга, равный приблизительно 1400 см^3 , был таким же, как у современных людей, чего нельзя сказать о форме черепа. Низкие и длинные черепа этих ранних представителей *H. sapiens* частично сохранили такие примитивные черты, как сильно выраженные, не разделенные на части надбровные дуги, утолщенные кости и несколько выступающее "обезьяноподобное" лицо. Человек такого типа получил название *архаичного H. sapiens*. Наиболее древние его остатки были найдены в Африке и Европе, а менее древние - в Азии. Древнейшие европейцы нашего вида, жившие около 500 тыс. лет назад найдены близ Гейдельберга (в связи с этим архаичных *H. sapiens* иногда выделяют в отдельный вид *H. heidelbergensis*). Четверть миллиона лет назад появилась наиболее известна европейская разновидность - *неандертальский человек*. Обычно его выделяют в отдельный подвид под названием *H. sapiens neanderthaliensis*.

Физическое своеобразие этих людей связано с их приспособленностью к суровому климату ледникового периода. Средний объем головного мозга представителей этого подвида - 1500 см^3 . Они имели продолговатые, относительно низкие черепа с выступающей затылочной областью, крупные лица, зубы и надбровные дуги. Их довольно развитая культура изготовления орудий получила название мустьерской, так как впервые орудия такого типа были найдены в пещере Ле-Мустье на юго-западе Франции. Вымерли неандертальцы около 30-35 тыс. лет назад.

6. Возникновение человека разумного.

Предпосылки и факторы гоминизации.

Большим сходством с современным человеком обладали поздние архаичные *H. sapiens* из Африки (типа так называемого "родезийского человека"), изготовлявшие ашельские орудия. Именно они, по мнению большинства палеоантропологов, и стали предками нашего подвида *H. sapiens sapiens*, который первоначально появился, если судить по костным остаткам, около 100 тыс. лет назад. Сначала он обитал только в Африке и Передней Азии, а затем расселился по всей Ойкумене. Возникновение людей современного физического типа произошло относительно недавно, около 40 тыс. лет назад. По месту первой находки (грот Кро-Маньон во Франции) эти люди были названы *кроманьонцами*. Вымершие кроманьонцы и ныне существующие люди принадлежат к одному виду – Человек разумный – *Homo sapiens sapiens*. Внешне кроманьонцы почти не отличались от ныне живущих людей и отличались небывалым психическим развитием. Емкость черепа осталась такой же, как у древних людей (около 1400 см^3), но форма его существенно изменилась: большое развитие получили лобные доли и зоны, связанные с развитием речи. Лицевая часть черепа уменьшилась, подбородочный выступ хорошо развит, что свидетельствует о развитой речи.

Орудия *H. s. sapiens* были более совершенны, чем орудия неандертальцев. Человек знал гончарное дело, умел шлифовать, сверлить, шить шкуры животных и изготавливать из них одежду, жилье. Все это делало человека менее зависимым от климатических условий. Именно поэтому люди начинают осваивать ранее недоступные для них районы земного шара. Охота на крупных животных таила постоянную опасность и не всегда приносила успех. Поэтому кроманьонцы начали приручать диких животных, которые стали для людей ходячей

мясной кладовой. Первой была приручена собака, затем были одомашнены свиньи, овцы, козы, коровы. Постепенно бродячий охотник превратился в оседлого земледельца, который стал жить в поселках и выращивать хлеб.

На этом этапе произошло еще одно крупное событие в жизни людей – возникло искусство. В пещерах на стенах обнаружены великолепные рисунки, на которых минеральными красками изображены эпизоды охоты, пляски, люди. Кроманьонцы жили родовым обществом. В их развитии особую роль стали играть воспитание, обучение, передача опыта.

7. Вопрос о центрах происхождения человека. Расы человека, их происхождение. Критика расизма.

Вопрос о месте возникновения современного человека долгое время был, да и сейчас еще остается, предметом дискуссий. Основных конкурирующих гипотез - две. Согласно первой все современные люди имеют общее происхождение, согласно второй - люди разных рас имеют различное происхождение.

Первая, называвшаяся ранее *теорией моноцентризма*, предполагает возникновение современного человека на каком-то одном континенте с последующим замещением других популяций человека мигрантами.

Расы – географические подвиды единого вида. С позиций моноцентризма современные человеческие расы сформировались относительно поздно, 25-35 тыс. лет назад, в процессе расселения неантропов из области их возникновения. В настоящее время гипотеза моноцентризма свелась к гипотезе африканского происхождения современных людей.

Сторонники *теории полицентризма* утверждают, что человек разумный возник в нескольких местах планеты из разных предковых форм, принадлежащих к палеоантропам, или даже архантропам. Ф. Вейденрейх (1943) считал, что от синантропа произошли монголоидная и американская расы, от яванского питекантропа – австралийская раса, от родезийского человека – негроидная, от неандертальцев – европоидная раса. Согласно этой гипотезе расовые признаки определяются генетическими особенностями предков. Расы – отдельные виды, поэтому они неодинаковы, в том числе и по умственным способностям.

Аргументом против крайнего полицентризма является биологическое единство современного человечества, представляющего собой единый биологический вид, в пределах которого происходило и происходит свободное скрещивание расовых группировок любого ранга.

Ныне большинство палеоантропологов склоняется к *гипотезе широкого моноцентризма*. Согласно этой гипотезе каждый новый вид рода *Номо*, соответствовавший новой стадии антропогенеза, формировался в пределах какой-то определенной части ареала предкового вида и затем расселялся из этого центра, постепенно вытесняя предковую форму, отчасти гибридизируясь с нею. Расовые признаки по этой гипотезе с одной стороны определяются гибридизацией смешивающихся форм человека, а с другой – адаптивными особенностями как результата приспособления к новым условиям существования.

Расы современного человека. Расы человека по своему происхождению соответствуют подвидам. Это большие группы людей, отличающиеся некоторыми признаками строения, например чертами лица, цветом кожи, разрезом глаз,

формой носа, губ, волос и др. Выделяют три основные расы: *европеоидную* (белую), *негроидную* (черную) и *монголоидную* (желтую). Некоторые отличительные особенности больших человеческих рас поддаются истолкованию как приспособительные признаки. Так, темная пигментация кожи у представителей негроидной и австралоидной рас, очевидно, является адаптацией к жизни в тропическом поясе, защищая организм от ультрафиолетового облучения. Точно так же курчавые волосы, образующие густую «шапку», предохраняют голову от перегрева, а характерные для южных рас пропорции тела с относительно коротким туловищем и длинными конечностями более благоприятны для увеличения теплоотдачи. Противоположный тип телосложения монголоидной расы позволяет, напротив, уменьшить теплоотдачу за счет уменьшения отношения поверхности тела к его массе, что может иметь приспособительную ценность в условиях резко континентального климата Центральной Азии, с сильными морозами и ветрами в зимний период. Характерный узкий разрез глаз представителей монголоидной расы, прикрытых продольными складками верхних век, возможно, уменьшает риск засорения глаз пылевыми частицами при сильном ветре.

Формирование рас началось у кроманьонцев. Все основные «человеческие» признаки были приобретены предками человека до момента расхождения вида на отдельные расы. Поэтому различия между расами касаются лишь второстепенных признаков, обычно связанных с частными приспособлениями к конкретным условиям существования. Особенности, составляющие человеческую сущность, такие, как трудовая деятельность, сознание, речь, у всех рас едины. Некоторые ученые преувеличивают значение различий между расами. Они утверждают, что эти различия носят биологический характер. Такие идеи легли в основу расизма и социал-дарвинизма.

Сущность *расизма* состоит в утверждении, что человеческие расы якобы неравноценны: одни – высшие, другие – низшие. Расисты считают, что каждая раса происходит от своего предка и не связана родством с другими. Отсталость в социальном развитии некоторых народов расисты стремятся объяснить их биологической и умственной «неполноценностью». Одним из проявлений расизма является фашизм.

К расизму примыкает *социальный дарвинизм*. По мнению его сторонников в человеческом обществе действуют те же законы, что и в мире животных: борьба за существование, выживание приспособленных, естественный отбор. Это делается с целью оправдания социального неравенства людей, войн как необходимого средства «борьбы за жизненное пространство» и способа быстрого регулирования численности населения.

С научной точки зрения социал-дарвинизм и расизм несостоятельны, так как все человеческие расы биологически равноценны, а уровень их развития определяется социальными условиями.

8. Движущие силы антропогенеза и их специфика.

Биологические факторы эволюции человека. Биологические факторы эволюции являются общими для всех живых существ, в том числе и для человека. Благодаря биологическим факторам организм древней человекообразной обезьяны претерпел ряд изменений, в результате которых выработалась вертикальная походка, разделились функции рук и ног.

Мутационный процесс – единственный эволюционный фактор, который сохраняет прежнее значение в человеческом обществе, поддерживая уникальность каждого индивидуума. В последнее время темпы мутационного процесса в ряде районов планеты повышаются за счет радиоактивного и химического загрязнения.

Естественный отбор. С возникновением общества действие естественного отбора как основной и направляющей силы эволюции резко ослабевает. Он перестает быть ведущим эволюционным фактором. Отбор остается в виде силы, сохраняющей биологическую организацию человека. Он выполняет в основном стабилизирующую роль.

Изоляция. Роль этого фактора эволюции в прошлом была огромной, о чем свидетельствует возникновение рас. Развитие средств перемещения привело к постоянной миграции людей, в результате чего на планете почти не осталось генетически изолированных групп населения. В дальнейшем эти процессы неизбежно будут приобретать все более широкое значение.

Популяционные волны. Данный фактор еще сравнительно недавно играл заметную роль в развитии человечества. Например, во время эпидемии холеры и чумы всего лишь несколько сот лет назад население Европы сокращалось в десятки (!) раз. В настоящее время численность населения не подвержена таким резким колебаниям. Поэтому влияние волн численности как эволюционного фактора может сказываться лишь в очень ограниченных локальных условиях.

Социальные факторы эволюции человека. К социальным факторам эволюции человека относятся труд, общественный образ жизни, сознание и речь.

Труд - важнейший фактор эволюции человека. Специфическая черта человека - целенаправленное создание и применение орудий труда, с помощью которых он изменяет среду своего обитания, делая ее более благоприятной.

В качестве предпосылок трудовой деятельности рассматривают двуногое хождение с высвобождением передних конечностей для захвата предметов, определенный объем головного мозга, всеядное питание и стадный образ жизни.

Трудовая деятельность была решающей в процессе становления человека. Особи и группы особей, способные к выполнению более разнообразных трудовых актов, оказывались гораздо более приспособленными, следовательно, имели больше шансов выжить.

Общественный образ жизни как фактор эволюции человека. Человек формировался в условиях сообщества. Групповое сотрудничество обеспечивало оборону в условиях открытых ландшафтов, где обитали предки человека. При коллективной охоте человек получал значительное преимущество в конкуренции с другими видами. Старшие члены общества обучали младших отыскивать природные материалы и изготавливать орудия, учили приемам охоты и сохранения огня. Победителями в борьбе за существование оказывались не обязательно самые сильные, а те, кто сохранял слабых: детей – будущее популяции и стариков – хранителей информации о способах выжить.

Сознание и речь. На первых порах весь процесс изготовления орудий труда проходил методом проб и ошибок. Постепенно в воображении человека складывался мысленный образ такого орудия. Материальной обработке предметов труда ста-

ла предшествовать их переработка в мыслях. Труд начинался с того момента, когда предок человека стал сознательно обрабатывать естественные предметы с преднамеренной целью. Совместная охота и трудовая деятельность членов общества вызвали необходимость сигнализации жестами, звуками.

Речь возникла на определенной ступени умственного развития наших предков и повлияла на дальнейшее развитие мозга, на процесс мышления. Слово стало важнейшим средством общения между людьми. Оно помогало передавать опыт старших поколений последующим.

Человек как социальное существо эволюционирует быстрее, чем как существо биологическое. Поэтому, несмотря на огромные достижения цивилизации, между человеком, жившим тысячелетия назад и живущим сейчас нет существенных биологических различий.



1(с.240-260); 2(с.295-319); 3(с.327-351); 4(с.168-187); 9(с.257-275); 10(295-321); 11(264-286); 12 (105-115).



Проверьте себя

1. Сходство человека и млекопитающих животных свидетельствует об: а) одинаковом уровне организации; б) их конвергентном сходстве; в) их родстве и общем плане строения; г) их происхождении от разных предков.
2. К биологическим факторам существования человека относят: а) изменчивость; б) труд; в) речь; г) сознание.
3. Одно из доказательств родства человека и животных: а) наличие волос; б) наличие аппендикса у человека; в) прямохождение; г) наличие четырёхкамерного сердца у человека.
4. Человек относится к роду а) гоминиды; б) человекоподобные; в) человек; г) человек разумный.
5. Отличие человека от млекопитающих животных проявляется: а) в наличии молочных желёз; б) в наличии хорды у эмбрионов; в) в том, что клетки не имеют оболочек; г) в наличии абстрактного мышления.
6. К социальным факторам существования человека относят: а) естественный отбор; б) изменчивость; в) борьбу за существование; г) верного ответа нет.
7. К движущим силам антропогенеза не относят: а) борьбу за существование; б) общественный образ жизни; в) наследственную изменчивость; г) модификационную изменчивость.
8. Процесс историко-эволюционного формирования физического типа человека, первоначального развития его трудовой деятельности, речи, а также образования общества – это: а) онтогенез; б) филогенез; в) антропогенез; г) микроэволюция.
9. Человек относится к отряду: а) плацентарные; б) человекоподобные; в) приматы; г) гоминиды.
10. В отличие от человекообразных обезьян у человека: а) имеется резус-фактор; б) развито абстрактное мышление; в) имеется четырёхкамерное сердце; г) появилась рассудочная деятельность.

11. Биологическим фактором, который обеспечивал человека на ранних этапах эволюции развитие мышления и трудовой деятельности, считается: а) забота о потомстве; б) прогрессивное развитие мозга; в) появление четырёхкамерного сердца; г) увеличение дыхательной поверхности лёгких.
12. По какому принципу человека относят к классу млекопитающих? А) наличие хорды у эмбриона; б) бинокулярное зрение; в) отсутствие хвоста; г) наличие диафрагмы.
13. Человек относится к виду: а) приматы; б) человек разумный; в) человекоподобные; г) человек.
14. Назовите биологические факторы эволюции: а) трудовая деятельность; б) наследственная изменчивость; в) дрейф генов; г) популяционные волны; д) общественный образ жизни; е) развитие речи; ж) изоляция; з) развитие мышления.

Основная и дополнительная литература к практической части

Основная

1. Георгиевский А. Б. Дарвинизм. - М.: Просвещение, 1985.
2. Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции. - М.: Просвещение, 1979.
3. Константинов А. В. Основы эволюционной теории. 2-е изд.- Минск: Высшая школа, 1979.
4. Парамонов А. А. Дарвинизм. - М.: Просвещение, 1978.
5. Северцов А. С. Введение в теорию эволюции.- М.: Изд-во МГУ, 1981.
6. Северцов А.С. Основы теории эволюции.- М.: Изд-во МГУ, 1987.
7. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма.- Л.: Наука, 1969.
8. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. - Л.: Наука, 1986.
9. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. 3-е изд. - М.: Высшая школа, 1989.
10. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М.: Издательский центр «Академия», 2001.
11. Кузьменко В.Я. Эволюционное учение (Эволюционистика). – Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2004.
12. Кузьменко, В.Я. Практические занятия по эволюционной теории / В.Я Кузьменко В.В Кузьменко.– Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2006.
13. Лебедев, Н. А. Теория эволюции: пособие (реценз. В.Я. Кузьменко) / Н.А. Лебедев. - Мозырь : МГПУ им. И. П. Шамякина, 2015. – 176 с.

Дополнительная

14. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. - М.: Мир, 1984.
15. Берман З. И. и др. История эволюционных учений в биологии. -М.—Л.: Наука, 1966.
16. Возникновение человека /Под ред. Ю. Г. Рычкова. - М.: 1977.
17. Воронцов Н.Н. Теория эволюции: итоги, постулаты и проблемы. - М.: Знание, 1984.
18. Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции.- Л.: Наука, 1976.
19. Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
20. Грант В. Эволюция организмов. - М.: Мир, 1980.
21. Дарвин Ч. Происхождение видов.- Собр. соч. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 3. См. также: Дарвин Ч. Происхождение видов/Под ред. А.В. Яблокова и Б.М. Медникова. - М.: Просвещение, 1987.
22. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений.-Собр. соч. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1951, т.4.
23. Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор.- Собр. соч. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 5.
24. Джохансон Д., Иди М. Люси: Истоки рода человеческого. – М.: Мир, 1984.
25. Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859 – 1920 годы).

- Л.: Наука, 1973.
26. Иорданский Н. Н. Развитие жизни на Земле. - М.: Просвещение, 1979.
 27. Исаченко З. Ф. Методические указания и межсессионные задания по курсу дарвинизма. - М.: Просвещение, 1967
 28. История биологии с древнейших времен до начала XX века /Под ред. Л.Я. Микулинского. - М.: Наука, 1972.
 29. История биологии. С начала XX века до наших дней/Под ред. Л. Я. Бляхера. - М.: Наука, 1975.
 30. Кайданов Л.З. Генетика популяций. – М.: Высшая школа, 1996.
 31. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. - М.: Мир, 1985.
 32. Корсунская В. М. Чарлз Дарвин. - М.: Наука, 1972.
 33. Кейлоу П. Принципы эволюции. - М.: Мир, 1986.
 34. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. - М.: Мир, 1978.
 35. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974.
 36. Медников Б. М. Дарвинизм в XX веке. - М.: Советская Россия, 1975.
 37. Медников Б.М. Аксиомы биологии. - М.: Знание, 1982.
 38. Мина М.В. Микроэволюция рыб. - М.: Наука, 1986.
 39. Николов Т. Долгий путь жизни. – М.: Мир, 1986.
 40. Опарин А. И. Материя—жизнь—интеллект. - М.: Наука, 1977.
 41. Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Антропология. - М.: Высшая школа, 1978.
 42. Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. - М.: Мир, 1974.
 43. Рутген М. Происхождение жизни. - М.: Мир, 1973.
 44. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982.
 45. Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. - М.: Наука, 1987.
 46. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции, 2-е изд. - М.: Наука, 1977.
 47. Тищенко В.П. Введение в теорию эволюции. – СПб.: Изд-во С.- Петербург. ун-та, 1992.
 48. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. - М.: Мир, 1971.
 49. Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. – М.: Наука, 1977.
 50. Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. - М.: Мир, 1975.
 51. Хаксли Дж. Удивительный мир эволюции. - М.: Мир, 1971.
 52. Шарова И. Х. Проблемы теории эволюции. - М.: Знание, 1981.
 53. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980.
 54. Шеппард Ф. Естественный отбор и наследственность. - М.: Просвещение, 1970.
 55. Эволюция/Под ред.М.В. Мины. - М.: Мир, 1981.

БЛОК КОНТРОЛЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Примерный перечень вопросов к экзамену

1. Предмет, принципы и методы эволюционной теории. Задачи эволюционной теории и ее практическое значение.
2. Место эволюционной теории в системе биологических наук. Связь с философией диалектического материализма.
3. Зачатки эволюционизма в античной философии.
4. Накопление материала для формирования эволюционной идеи в метафизический период в развитии науки.
5. Зарождение эволюционной идеи (трансформизм). Трансформизм в биологии.
6. Эволюционная концепция Ж. Б. Ламарка и ее оценка.
7. Научные предпосылки возникновения дарвинизма. Развитие сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии, геологии и биогеографии.

8. Общественно-исторические предпосылки возникновения дарвинизма. Значение сельскохозяйственной практики.
9. Биография и научная деятельность Ч. Дарвина. История создания труда "Происхождения видов", его краткая характеристика.
10. Факторы эволюции культурных форм. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе.
11. Учение Ч. Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе как причине эволюции видов в природе.
12. Результаты отбора. Творческая роль отбора в формировании приспособленности организмов и видообразовании. Принцип монофилии и дивергенции.
13. Общая оценка эволюционного учения Ч. Дарвина.
14. Характеристика основных этапов развития эволюционной теории после Дарвина. Победа эволюционной идеи.
15. Формирование эволюционной теории и развитие дарвинизма как научного направления. Три течения в дарвинизме и их критический анализ.
16. Начало экспериментальных исследований предпосылок и движущих сил эволюции.
17. Формирование и развитие, синтетической теории эволюции.
18. Доказательства эволюции в природе.
19. Роль наследственной изменчивости в эволюции. Мутации как основной материал для эволюции.
20. Понятие нормы реакции и адаптивной нормы. Эволюционное значение адаптивных модификаций.
21. Комбинативная изменчивость и ее роль в эволюции.
22. Популяция - элементарная единица эволюции. Определение популяции и ее основные экологические характеристики.
23. Основные эволюционно-генетические характеристики популяций. Мобилизационный резерв наследственной изменчивости в популяциях.
24. Микроэволюция. Нарушение закона Харди-Вайнберга как неизбежное явление природы и как причина изменения генотипического состава популяции.
25. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов, популяционные волны) в популяциях и их эволюционное значение.
26. Миграция как фактор эволюции. Принцип основателя.
27. Мутационный процесс как элементарный фактор эволюции.
28. Изоляция как элементарный фактор эволюции.
29. Современные представления о сущности борьбы за существование и ее причинах.
30. Формы борьбы за существование. Направления отбора при разных формах борьбы за существование.
31. Формы элиминации, внутривидовой конкуренции и их эволюционное значение.
32. Современные представления о сущности естественного отбора. Особенности естественного отбора как основной движущей силы эволюции.
33. Количественная характеристика естественного отбора; коэффициент, эффективность, скорость.
34. Значение, творческая роль естественного отбора.
35. Разнообразие форм естественного отбора. Движущий отбор и его разновидности.
36. Стабилизирующий отбор и его формы.
37. Понятие полового отбора. Другие формы отбора.

38. Эволюция адаптации - основной результат действия естественного отбора. Противоречивость процесса адаптиациогенеза и его относительность.
39. Коррелятивная изменчивость. Зависимость проявления мутаций от генотипического фона.
40. История развития понятия вид.
41. Критерии вида.
42. Концепции вида. Современная биологическая концепция вида.
43. Реальность существования. Формулировка, общие признаки и биологическое значение видов.
44. Структура вида. Аллопатрические и симпатрические формы. Клинальная изменчивость, географические изоляты, гибридные зоны.
45. Постепенное видообразование. Теория и доказательства аллопатрического видообразования.
46. Симпатрическое видообразование.
47. Внезапное формообразование. Гибридогенное видообразование и роль полиплоидии в формировании новых видов.
48. Макроэволюция и ее основные пути. Филетическая эволюция. Дивергенция.
49. Конвергенция, параллелизм, их роль и биологическое значение.
50. Проблема происхождения таксонов. Принцип монофилии и полифилии. Представления о сетчатой эволюции.
51. Направленность эволюционного процесса. Критика антидарвиновских теорий ортогенеза.
52. Способы филогенетических преобразований органов.
53. Проблема прогресса в современной теории эволюции. Биологический прогресс и его критерии.
54. Пути достижения (способы осуществления) биологического прогресса.
55. Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Теория филэмбриогенезов.
56. Пути и закономерности эволюции онтогенеза.
57. Биологический регресс. Вымирание и тупики эволюции.
58. Общие закономерности эволюции.
59. Темпы эволюции. Неравномерность эволюции. Причины, влияющие на скорость эволюции.
60. Развитие представлений о сущности жизни. Основные уровни организации живого.
61. Современные гипотезы происхождения жизни. Основные этапы биогенеза и их экспериментально моделирование.
62. Основные этапы и характерные черты эволюции растительного мира.
63. Основные этапы и характерные черты эволюции животного мира.
64. Особенности эволюции экосистем. Основные этапы и направления эволюции биосферы.
65. Развитие представлений о происхождении человека. Место человека в зоологической системе.
66. Основные этапы антропогенеза. Антропоморфные обезьяны (дриопитеки, австралопитеки) - ранние предшественники человека.
67. Человек умелый.
68. Стадии древнейших (архантропы) и древних (палеоантропы) людей.
69. Видообразование. Значение изолирующих механизмов для внутривидовой дифференциации и обособления новых видов. Разнообразие путей формирования новых видов.

70. Становление человека разумного. Человеческие расы и их происхождение. Критика социал - дарвинизма и расизма.

71. Возникновение человека современного типа. Вопрос о центрах происхождения человека. Движущие силы антропогенеза и их специфика

72. Практическое и общенаучное значение эволюционной теории.

Самостоятельная работа

Пример контрольной работы по теории эволюции для студентов заочной формы получения образования (специальность «Биоэкология »)

Ф. И. О. _____

№ зачетной книжки _____

(Номер зачетной книжки и фамилия, имя, отчество указываются **обязательно**).

Номера вариантов выбираются по последней цифре номера зачетной книжки.

Работы могут присылаться по почте или представляться по электронной почте (kontr_kuzmenko@vsu.by) к началу зимней сессии текущего года. При этом в Вашем варианте контрольной работы правильные ответы (буква и сам ответ) должны быть выделены полужирным шрифтом (например, **а) Аристотель**) или заливкой (например, **а) Аристотель**).

Работа считается выполненной, если даны правильные ответы не менее, чем на 70% тестовых вопросов данного варианта.

Вариант 0

1. «Лестницу существ» придумал: а) Аристотель; б) Анаксимандр; в) Фалес; г) Линней.
2. Идеалистическое учение в биологии, утверждающее, что все живое на Земле является результатом акта божественного творения – это направление в развитии биологии называется: а) трансформизмом; б) креационизмом; в) материализмом г) верного ответа нет.
3. Ж. Ламетри, Д. Дидро, Р. Гук, Ж. Бюффон – это представители: а) трансформизма; б) креационизма; в) теории катастроф; г) метафизических взглядов.
4. Из приведенных «законов» эволюции Ж.-Б.Ламарк выдвинул: а) «Закон прямого приспособления»; б) «Закон упражнения и неупражнения органов»; в) «Закон наследования благоприобретённых признаков»; г) а + б + в.
5. Ч. Дарвин создал первую логически непротиворечивую: а) теорию эмбриогенеза; б) эволюционную теорию; в) клеточную теорию; г) гипотезу происхождения жизни на Земле.
6. Термин «эволюция» впервые был использован в биологии: а) Ч. Дарвином; б) К. Линнеем; в) Ш. Бонне; г) Ж. Бюффоном.
7. Теория Дарвина объясняет появление приспособленности: а) комбинативной изменчивостью и естественным отбором; в) комбинативной изменчивостью и искусственным отбором; в) мутационной изменчивостью и искусственным отбором; г) мутационной изменчивостью и естественным отбором.
8. Какое из перечисленных понятий можно поставить в центр логической структуры учения Ч.Дарвина: а) изменчивость; б) естественный отбор; в) наследственность; г) стремление организмов к усовершенствованию.

9. Основой разнообразия живых организмов является: а) модификационная изменчивость; б) генотипическая изменчивость; в) фенотипическая изменчивость; г) ненаследственная изменчивость.
10. Мутации, которые затрагивают лишь клетки тела называют: а) соматические; б) генные; в) генеративные; г) хромосомные.
11. Мутации, связанные с изменением структуры хромосом, называются: а) точечные; б) генные; в) геномные; г) верного ответа нет.
12. Элементарным эволюционным материалом является: а) популяция; б) организм; в) мутация; г) модификация.
13. Микроэволюция – это процесс: а) надвидовых преобразований; б) внутривидовых преобразований; в) приводящий к образованию крупных систематических групп; г) приводящий к приобретению разными видами биологических отличий.
14. Популяция – это: а) группа особей, обитающих совместно в сходных условиях; б) группа особей свободно скрещивающихся между собой; в) самовоспроизводящаяся группировка особей одного вида, образующая эволюционно-устойчивую эколого-генетическую систему; г) совокупность особей, похожих по внешним признакам
15. Из перечисленных объектов не способны эволюционировать: а) микрофлора кишечника человека; б) популяция домового воробья; в) популяция лютика едкого; г) отара овец.
16. Элементарным эволюционным явлением называются: а) факторы, способствующие изменению генофонда популяции; б) изменения частного характера, имеющие адаптивное значение, но не переводящее организм на качественно иной уровень организации; в) стойкие, происходящие на протяжении нескольких поколений изменения генофонда популяции в одном и том же направлении; г) колебания численности особей в популяции.
17. К элементарным эволюционным факторам относятся: а) борьба за существование и влияние экологических факторов; б) мутационный процесс, борьба за существование, изоляция; в) борьба за существование и популяционные волны; г) мутационный процесс, популяционные волны и изоляция.
18. Мутационный процесс: а) является элементарным фактором эволюции; б) обеспечивает возможность полиплоидии; в) обеспечивает возможность самооплодотворения; г) обеспечивает возможность партеногенеза.
19. Значение популяционных волн: а) дают возможность сохраниться носителям всех мутаций; б) уничтожают носителей вредных мутаций; в) обеспечивают возможность резкого увеличения частоты редкого аллеля в популяции за короткое время; г) обеспечивают возможность хромосомных перестроек.
20. В какой из перечисленных популяций дрейф генов будет иметь наибольшее значение: а) насекомые-вредители в лесу; б) насекомые-вредители в саду; в) насекомые-вредители в поле; г) насекомые-вредители в саду, обработанном инсектицидами.
21. Основной причиной борьбы за существование является: а) возможность беспредельного размножения; б) наследственная изменчивость; в) ограниченность территории и пищи; г) соотносительная изменчивость.
22. Из перечисленных форм борьбы за существование, с точки зрения Ч. Дарвина, наиболее важной для эволюционного процесса является: а) межвидовая борьба по типу «хищник – жертва»; б) межвидовая борьба по типу «продуцент – консумент»; в) внутривидовая борьба во всех её формах; г) внутривидовая борьба в виде прямой и косвенной конкуренции.

23. Роль борьбы за существование состоит в: а) создании материала для отбора, выражающееся в неоднородности популяции; б) сохранении особей преимущественно с полезными изменениями; в) возникновении под влиянием факторов внешней среды наследственных изменений; г) обострении взаимоотношений между особями.
24. Результатом межвидовой борьбы за существование является: а) сохранение популяции и вида за счёт гибели слабых особей; б) использование одного вида другими в качестве пищи; в) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей; г) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения генофонда.
25. Избирательное воспроизведение разных генотипов называется: а) борьбой за существование; б) конкуренцией; в) естественным отбором; г) адаптацией.
26. Естественный отбор, приводящий к разделению вида на два различных подвида называется: а) стабилизирующим; б) движущим; в) дизруптивным; г) нет правильного ответа.
27. Содержание естественного отбора заключается в: а) избирательной плодовитости родителей; б) избирательном воспроизведении генотипов; в) избирательной смертности потомков; г) способности к размножению в арифметической прогрессии.
28. Стабилизирующий образ обуславливается: а) активными взаимоотношениями между противоположными полами; б) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам; в) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования; г) выживанием организмов с отклоняющейся.
29. Выберите правильный перечень результатов эволюции по Ч. Дарвину: а) конвергенция признаков, многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания; б) многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания, повышение уровня организации живых существ; в) дивергенция признаков, повышение уровня организации живых существ, изменчивость; г) дивергенция признаков, наследственность, многообразие видов.
30. Приспособительный характер эволюции заключается в том, что: а) организмы подвергаются естественному отбору; б) организмы побеждают в борьбе за существование; в) организмы не приспособлены к условиям среды; г) организмы изменяются после непродолжительного изменения условий среды.
31. Форма и окраска тела палочника является: а) мимикрией; б) маскировкой; в) предупреждающей; г) расчленяющей.
32. Пример поведенческой адаптации, возникшей в процессе эволюции: а) соответствие в строении копулятивных органов самцов и самок; б) забота о потомстве; в) покровительственная окраска; г) поддержание постоянной температуры тела.
33. Биологический вид – это: а) система потенциально скрещивающихся популяций; б) совокупность свободно скрещивающихся особей; в) генетически закрытая система, репродуктивно изолированная от других подобных систем; г) совокупность особей, похожих по внешним признакам.
34. Главным критерием вида является: а) генетический; б) анатомо-морфологический; в) репродуктивный; г) ни один из критериев не является главным.
35. Образование новых видов, по Г. де Фризу, объясняется: а) рекомбинацией генов; б) внезапным появлением крупных мутаций; в) изменением климатических факторов внешней среды; г) изменением географических условий.

36. Примером географического (аллопатрического) видообразования являются:
 а) различные виды галапагосских вьюрков; б) клёст еловик и клёст сосновик; в) лютик ядовитый и лютик кашубский; г) барсук амурский и барсук европейский.
37. Индивидуальное развитие особи (от момента рождения до смерти)– это:
 а) жизнь; б) живое тело; в) онтогенез; г) филогенез.
38. Биогенетический закон подтверждается: а) сходством зародышей различных классов позвоночных; б) филогенетическими рядами; в) ископаемыми переходными формами; г) мутационной изменчивостью
 Формулировка биогенетического закона: а) онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза; б) чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами; в) число потомков, рождающихся на свет, много больше числа, которое может найти себе пропитание; г) расхождение признаков у родственных форм происходит под влиянием различных условий среды.
39. Появление в эмбриогенезе и на личиночных стадиях новых признаков, изменяющих морфологию и интенсифицирующих жизнедеятельность взрослого организма называется: а) дегенерация; б) ценогенез; в) ароморфоз; г) идиоадаптация.
40. Смена функций - это: а) приобретение органом новых функций; б) главная функция утрачивает прежнее значение, а на ее место становится ранее второстепенная; в) замещение одного органа другим; г) ароморфоз.
41. Биологический прогресс характеризуется: а) увеличением числа особей вида, сужением ареала вида; б) увеличением числа особей вида, расширением ареала вида; в) уменьшением числа особей вида, сужением ареала вида; г) уменьшением числа особей вида, расширением ареала вида.
42. Пути достижения биологического прогресса являются: а) ароморфоз, дивергенция, дегенерация; б) ароморфоз, дегенерация, идиоадаптация; в) конвергенция, дивергенция, идиоадаптация; г) конвергенция, дегенерация, ароморфоз.
43. Ароморфозом у позвоночных животных является: а) строение позвоночника; б) две пары конечностей; в) форма тела; г) два круга кровообращения.
44. Примером идиоадаптации является: а) редукция заростка; б) формирование цветка; в) появление различных жизненных форм; г) появление ядра.
45. Признаками жизни являются: а) обмен веществ и энергии, раздражимость, гомеостаз; б) индивидуальное и историческое развитие, дискретность и целостность; в) репродукция, наследственность, изменчивость; г) а + б + в.
46. Фундаментальными свойствами живого являются: а)самообновление; б) самовоспроизведение; в) саморегуляция; г) а + б + в.
47. Переходной формой между пресмыкающимися и птицами является: а) хвостатый летающий ящер; б) археоптерикс; в) ихтиозавр; г) динозавр.
48. Переходной формой между папоротниковидными и голосеменными являются: а) псилофиты; б) семенные папоротники: в) саговниковые.
49. Биологическим фактором, который обеспечивал человека на ранних этапах эволюции развитие мышления и трудовой деятельности, считается: а) забота о потомстве; б) прогрессивное развитие мозга; в) появление четырёхкамерного сердца; г) увеличение дыхательной поверхности лёгких.
50. Назовите биологические факторы эволюции: а) трудовая деятельность; б) наследственная изменчивость; в) дрейф генов; г) популяционные волны; д) общественный образ жизни; е) развитие речи; ж) изоляция; з) развитие мышления.

Учебное издание

**ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ (ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ)
ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНОСТЕЙ: 1-02 04 01 БИОЛОГИЯ И ХИМИЯ,
1-33 01 01 БИОЭКОЛОГИЯ, 1-31 01 01 БИОЛОГИЯ
(НАУЧНО-ПЕДАГОГИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ)**

Учебно-методический комплекс по учебной дисциплине

Составители:

КУЗЬМЕНКО Виталий Яковлевич

КУЗЬМЕНКО Виталий Витальевич

Технический редактор

Г.В. Разбоева

Компьютерный дизайн

И.В. Волкова

Подписано в печать . Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 22,66. Уч.-изд. л. 27,53. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014 г.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.