

В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко

**ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ
ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ**

Пособие

УДК 575.8(075.8)
ББК 28.02я73
К89

Авторы: доцент кафедры экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **В.Я. Кузьменко**, преподаватель кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **В.В. Кузьменко**

Рецензенты: заведующий кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии УО «ВГМУ», доктор медицинских наук, профессор О.Д. Мяделец; заведующая кафедрой анатомии, физиологии и валеологии человека УО «ВГУ им. П.М. Машерова», доктор биологических наук, профессор И.М. Прищепа

Рассмотрены основные положения и понятия вопросов, выносимых на семинарские занятия по эволюционной теории, приведен детализированный список литературных источников, необходимых для усвоения сущности каждой темы. Рекомендован набор проверочных обучающих тестовых заданий, позволяющих применить теоретические знания, для решения практических задач в процессе самостоятельного изучения дисциплины.

Пособие предназначено для студентов дневной и заочной форм обучения биологических специальностей университета, учителей профильных биологических классов.

УДК 575.8(075.8)
ББК 28.02я73

© Кузьменко В.Я., Кузьменко В.В., 2006
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2006

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	6
1. КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД..	7
1.1. Представления о происхождении органического мира в античной науке	7
1.2. Развитие естествознания в Средневековье	7
1.3. Борьба креационизма и трансформизма во второй половине XVIII в. и в начале XIX веков	8
1.4. Сущность эволюционной концепции Ж.Б. Ламарка	11
2. СУЩНОСТЬ ЭВОЛЮЦИОННОЙ КОНЦЕПЦИИ Ч. ДАРВИНА	14
2.1. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости	14
2.2. Анализ происхождения пород домашних животных и сортов культурных растений	15
2.3. Учение об искусственном отборе	16
2.4. Условия, благоприятствующие искусственному отбору	17
2.5. Учение Ч. Дарвина об эволюции видов в природе. Концепция естественного отбора	17
2.6. Сравнительная характеристика эволюции культурных форм и видов в природе	19
3. МНОГООБРАЗИЕ ПРОЯВЛЕНИЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ОРГАНИЧЕСКОМ МИРЕ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ	22
3.1. Ч. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости	22
3.2. Современные представления о формах и причинах изменчивости. Генотип и фенотип	23
3.3. Наследственные изменения – мутации и их роль в эволюционном процессе	23
3.4. Значение комбинативной изменчивости в эволюции	25
3.5. Коррелятивная изменчивость и ее значение в эволюции	26
3.6. Ненаследственные изменения-модификации и их значение для эволюции	27
4. ПОПУЛЯЦИЯ – ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ	31
4.1. Требования к элементарной эволюционной единице. Популяция – элементарная единица эволюции	31
4.2. Реальность существования, структура, экологическая неоднородность и определение популяции	32
4.3. Изменение генотипического состава популяции – элементарное эволюционное явление	35
5. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ КАК РЕЗУЛЬТАТ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НАПРАВЛЕННЫХ И НЕНАПРАВЛЕННЫХ ФАКТОРОВ. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ	37
5.1. Мутационный процесс, его общая характеристика и эволюционное значение	38
5.2. Генетико-автоматические процессы (популяционные волны, дрейф генов и т.п.) и их роль в эволюции	39

5.3. Миграции как фактор эволюции	40
5.4. Изоляция как фактор эволюции, ее формы и значение в эволюции	41
5.5. Проблема факторов эволюции в современной эволюционной теории	41
6. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ КАК ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ	45
6.1. Дарвиновская концепция борьбы за существование	45
6.2. Современное понимание сущности борьбы за существование и ее формы	46
7. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – ГЛАВНАЯ ДВИЖУЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ. ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА	52
7.1. Современное понимание сущности естественного отбора	52
7.2. Особенности естественного отбора как основной движущей силы эволюции	54
7.3. Количественная характеристика борьбы за существование и естественного отбора	54
7.4. Формы естественного отбора	55
7.5. Значение и творческая роль естественного отбора	58
8. ЭВОЛЮЦИЯ АДАПТАЦИЙ – ОСНОВНОЙ РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА	61
8.1. Понятие «адаптации» и их примеры	61
8.2. Классификация адаптаций	62
8.3. Противоречивость процесса адаптиогенеза. Относительность органической целесообразности	63
9. ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ	66
9.1. Формирование представлений о виде. Критерии вида, использование их в систематике	66
9.2. Концепции вида. Сущность современной биологической концепции политипического вида и ее критический анализ	69
9.3. Реальность вида, общие признаки, формулировка понятия «вид»	69
9.4. Структура вида	70
9.5. Способы видообразования	71
9.6. Типология видов	73
10. ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА. ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО И ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМОВ	76
10.1. Общие представления об онтогенезе и филогенезе	76
10.2. Развитие представлений о соотношении индивидуального и исторического развития организмов	77
10.3. Современные представления об отношениях между онтогенезом и филогенезом. Теория филэмбриогенезов	78
10.4. Общие закономерности и тенденции эволюции онтогенеза	79
11. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ. МОДУСЫ ОРГАНОГЕНЕЗА	82
11.1. Функциональные изменения органов. Принцип мультифункциональности	82
11.2. Количественные функциональные изменения органов	83
11.3. Качественные функциональные изменения органов	84
11.4. Субституция органов. Полимеризация и олигомеризация	84
11.5. Взаимосвязь морфологических преобразований. Координации и их типы	85

12. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА	88
12.1. Проблема прогресса в современной теории эволюции	88
12.2. Биологический прогресс и регресс в эволюции. Критерии биологического прогресса	88
12.3. Пути достижения биологического прогресса	89
12.4. Направленность эволюционного процесса. Филетическая эволюция, дивергенция, конвергенция и параллелизм как основные пути эволюции	91
12.5. Общие закономерности макроэволюции, правила эволюции групп	92
13. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ, РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО МИРА	95
13.1. Сущность жизни. Уровни организации живого	95
13.2. Современные теории и гипотезы происхождения жизни	96
13.3. Основные этапы биогенеза и их экспериментальное моделирование	98
13.4. Основные этапы и характерные черты эволюции растительного мира	99
13.5. Основные этапы и характерные черты эволюции животного мира	100
13.6. Проблема эволюции биосферы	102
14. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА	105
14.1. Положение человека в зоологической системе и доказательства родства человека и животных	105
14.2. Эволюция антропоморфных обезьян	106
14.3. Человек умелый, его характеристика и место в ряду гоминид ..	109
14.4. Древнейшие люди – архантропы	109
14.5. Древние люди (неандертальцы). Особенности их эволюции	110
14.6. Возникновение человека разумного. Предпосылки и факторы гоминизации	110
14.7. Вопрос о центрах происхождения человека. Расы человека, их происхождение. Критика расизма	111
14.8. Движущие силы антропогенеза и их специфика	113
ЛИТЕРАТУРА	116

ПРЕДИСЛОВИЕ

Специфика изучения «Эволюционистики» (эволюционного учения, эволюционной теории, теории эволюции) – науки, изучающей причины, движущие силы, механизмы и закономерности эволюции живой природы – предполагает выделение в общем объеме часов от 20% до 50% на разных специальностях на практические (семинарские) занятия, призванные проблемно, более глубоко и конкретно проанализировать весьма сложные теоретические вопросы лекционного курса.

Предлагаемое пособие представляет собой часть учебно-методического комплекса, включающего разработанные авторами типовую учебную программу (Рег. № ТД – П 83/тип, Минск, 2002), рабочие программы, курс лекций («Эволюционное учение (эволюционистика)», издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова», Витебск, 2004). Оно включает в себя материалы для самостоятельной подготовки к 14 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 три 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 (с указанием страниц), соответствующими номерам в общем списке основной и дополнительной литературы, представленным в конце пособия.



← Таким значком обозначен этот перечень.



← 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.

Пособие предназначено для студентов как дневной, так и заочной форм 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.

1. КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД



1.1. 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 проявилась 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.

1.2. 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.

1.3. Борьба креационизма и трансформизма во второй половине XVIII и в начале XIX века. 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 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. 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 XVII 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 XIX 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 разворачиванию предшествующего зародыша. Вначале с позиций преформизма (теории вложения зародышей) объясняли только индивидуальное развитие организмов, но затем это было перенесено 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 предопределенности 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 позже положительно повлияла на формирование 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 XVIII 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. Распростра-

ние этих взглядов в естествознании способствовало возникновению и быстрому развитию нового направления – трансформизма в биологии. Он ограничивался представлением о превращении одних видов в другие и не развивал его до понимания последовательного исторического развития 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 ее 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. Большее 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 установил факт смены фаун во времени, что послужило ему 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 особенно 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 изменчивости 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 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.

1.4. 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 (5–29); 33 (с. 5–6).



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 ввел бинарную номенклатуру: а) Кювье; б) Аристотель; в) Геродот; г) Линней.
8. «Видов столько, сколько различных форм создал в начале мира Всемогущий», – 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 признаков; г) естественная.
12. Преформизм – это: а) учение о завершенной эволюции; б) учение о предопределенности 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, уничтожавших 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.

2.1. 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.

2.2. 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.

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*.

2.3. 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 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. Таким образом, искусственный отбор является творческим фактором эволюции культурных форм. Методический искусственный отбор позволяет накапливать и комбинировать наследственные изменения в совершенно оп-

ределенном 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»*.

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.

2.4. 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.

2.5. Учение Ч. Дарвина об эволюции видов в природе. Концепция естественного отбора. Исходя из того, что породы домашних животных и сорта культурных растений представляют результат накопляющего действия искусственного отбора индивидуальных уклонений 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.

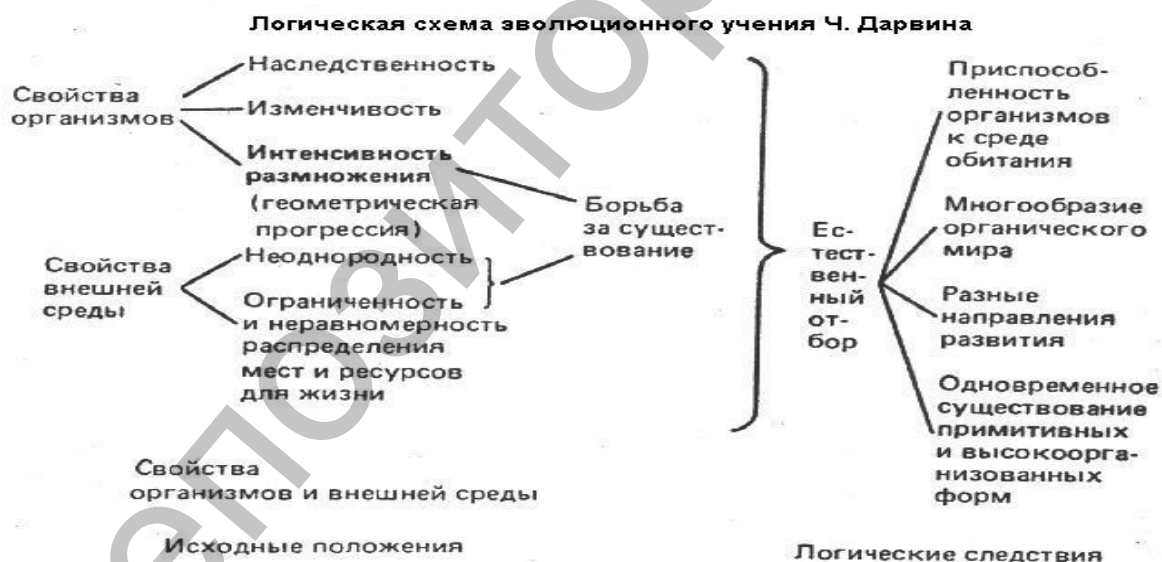
2. Все живые организмы размножаются в геометрической прогрессии.

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.

5. Выживание и преимущественное размножение приспособленных особей Дарвин назвал *естественным отбором*.

6. Естественный отбор отдельных изолированных разновидностей в разных условиях существования постепенно ведет к *дивергенции* (расхождению) признаков этих разновидностей и, в конечном счете, к видообразованию. Например, в борьбе с хищниками выживают более быстрые, сильные, обладающие средствами активной защиты, либо лучше укрывающиеся, защищенные своими инстинктами и средствами пассивной защиты.



В отдельных случаях за счет постепенного накопления полезных признаков могут возникнуть новые признаки не только повышающие приспособленность к данным условиям, но и обеспечивающие приспособленность к весьма широкому диапазону, то есть произойдет повышение уровня организации или прогресс. Поэтому теория естественного отбора Дарвина является не только теорией видообразования, а всеобъемлющей теорией эволюции, так как объясняет и факты поразительной приспособленности организмов, и причину возникновения многообразия форм, и почти

непрерывный процесс усовершенствования организации, которая не является каким-то особым «принципом» природы, выражением «стремления» к совершенствованию, только одна из форм приспособлений к более сложным условиям среды. На этих постулатах, безупречных с точки зрения логики (см. схему) и подкрепленных огромным количеством фактов, была создана современная теория эволюции.

2.6. 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.



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 (с. 29–66); 8 доп. (гл. 1–3).



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 ее 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) определенная 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 приспосабливаются к среде обитания; б) только благоприобретенные 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



3.1. 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.

3.2. 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, 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.

3.3. Наследственные изменения – 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 ал-

калоида, 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 XX 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.

3.4. 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 ме-

жду 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 получают 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:

- 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 с включенными в них через скрещивание мутациями становятся фактическим неисчерпаемым *непосредственным материалом* для эволюции, за счет которого и разворачивается внутривидовой эволюционный процесс.

3.5. 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 эргонтическими (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, суглобных 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.

3.6. Ненаследственные изменения-модификации и их значение для эволюции. Термин «модификация» был предложен датским генетиком В. Иогансенем. 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. В большинстве 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 ненаследственность. 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 (с. 47–72); 11 (с. 77–90).



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) фенокопии; 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) фенокопии; 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) фенокопии; 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 счет 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 черное 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 узами.*

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.

4.2. 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 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 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 определенное 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 адаптационном полиморфизме две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях. Гетерозиготный полиморфизм и адаптационный 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.

4.3. 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 (с. 76–81); 11 (с. 99–101).



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 соот-

ношение 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. 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 эволюцион-

ное 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.

5.1. 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.

5.2. 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 возникающая 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 приводить 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 утеря 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).



Рис. 5.1. Эффект «бутылочного горлышка».

5.3. 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.

5.4. Изоляция как фактор эволюции, ее формы и значение в эволюции. Изоляция обеспечивает барьеры, исключающие свободное скрещивание организмов. Она может быть вызвана территориально-механической (пространственной, 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.

5.5. 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 оспариваются.

Как известно, Дарвин, а вслед за ним и Тимирязев, выделяли три основных фактора: 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 (с. 42–46; 64–74; 100–105); 11 (с. 100–111).

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 территории; 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, составляют: 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 заключается 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 ми-

- грации 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



6.1. Дарвиновская концепция борьбы за существование. *Метафорически со времен Ч. Дарвина борьбой за существование 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.

6.2. 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:

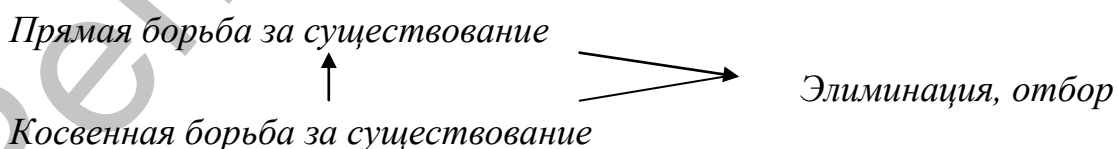
- 1) изучение факторов, влияющих на организм (только что рассмотренные формы);
- 2) изучение реакции организмов на эти факторы.

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:



- 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 внутигрупповым, межсемейным и межгрупповым.

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. 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. Основным результатом – 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 (с. 111–122); 8 доп. (гл. 3).

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 ее 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 партнера 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 счет 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, 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.
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 счет 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 счет гибели слабых особей; б) использование од-

- ного 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 счет 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



7.1. 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 гибнут 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 больший вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Только успех в распростра-

нении 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 (засубренное 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.

7.2. 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 тенденции 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.

7.3. 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 одина-

ковых 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:

$$f = n + ns / n = n(1+s) / n = 1+s,$$

где $n + s$ – выжили варианта *A*, *n* – выжили варианта *B*.

7.4. 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 подвиговые 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). 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). В основе дизруптивного отбора лежит дарвиновская дивергенция – экологическое расхождение близкородственных форм.

Транзитивный (переходный) отбор заключается в выживании и более интенсивном размножении особей вначале малочисленной 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 представителей средней нормы перед всеми отклонениями от этой нормы. Эта форма естественного отбора проявляет свое действие при установившихся экологических усло-

виях и биоценологических соотношениях или, наоборот, при резко изменяющихся и обратимых условиях среды.

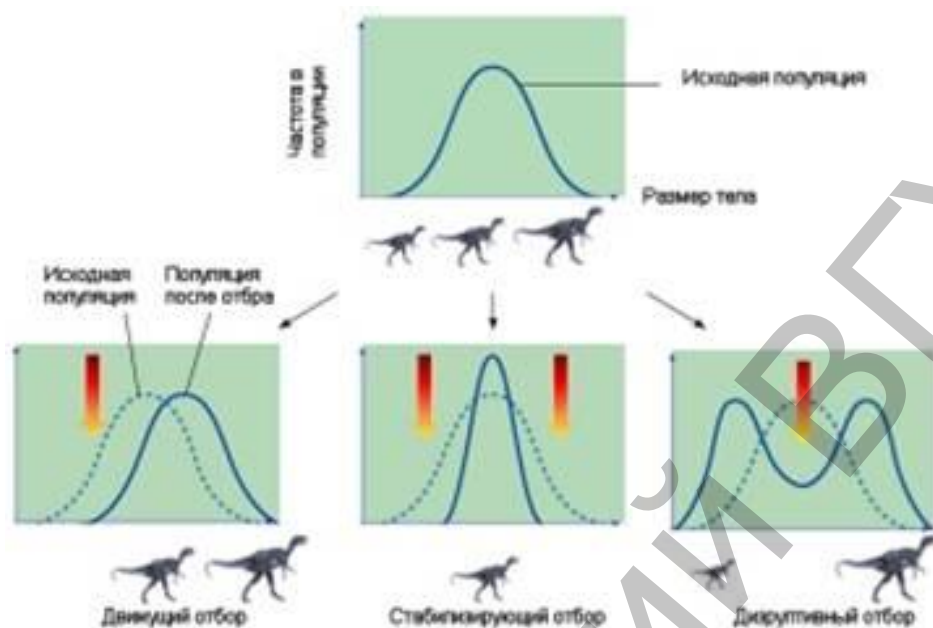


Рис. 7.1. **Формы отбора.**

Нормализирующий (или поддерживающий) отбор происходит при относительно постоянных условиях среды и приводит к сохранению средней величины признака (нормы) вследствие элиминации отклонений от нее, однако наследственная основа ее не меняется. Действие нормализирующего отбора сводится лишь к сохранению нормы за счет элиминации всех наследственных и ненаследственных отклонений от нее.

Канализирующий отбор означает выживание и размножение организмов с более устойчивыми механизмами онтогенеза, способными противостоять случайным внутренним и внешним воздействиям, оказывающим влияние на сложившуюся адаптивную норму. 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, по-

переменное балансирующее изменение частоты бурой и желтой форм наземной улитки *Ceraea nemoralis* и др.).

7.5. 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 преемственность 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 (с. 88–105); 11 (с. 123–141); 8 доп. (гл. 4).



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 ситом», 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, в) 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, отличающихся по фенотипам и генотипам; в) доминированием организмов со средней нормой реакции в мало изменчивых условиях.

8. ЭВОЛЮЦИЯ АДАПТАЦИЙ – ОСНОВНОЙ РЕЗУЛЬТАТ ДЕЙСТВИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА



8.1. 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.

8.2. Классификация адаптаций. По происхождению различают следующие адаптации.

Преадаптивные – потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. При этом надо помнить, что под преадаптацией подразумевается не предприспособление 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 коадаптаций – 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, энтомофильные растения и насекомые, симбиотические виды, паразит – хозяин, аллелопатия и т.д. Строго разграничить генотипические, популяционные, биогеоценотические 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-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) значительно отставание биогенных структур 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.

8.3. Противоречивость процесса адаптациогенеза. Относительность органической целесообразности. 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 рекомби-

нации), но, благодаря им, создается резерв внутривидовой изменчивости, который необходим виду при изменении условий жизни.

В целом 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. 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 (с. 121–140); 11 (с. 142–152).

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 обита-

- ния, 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 защищенного вида более защищенному 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 строении 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 строении 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 строении 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 строении 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) ведет к: а) образованию новых видов; б) вымиранию популяций; в) уменьшению изменчивости; г) межвидовой конкуренции.
23. Сходство между незащищенными и защищенными 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

9.1. 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 1931 г. 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.

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.

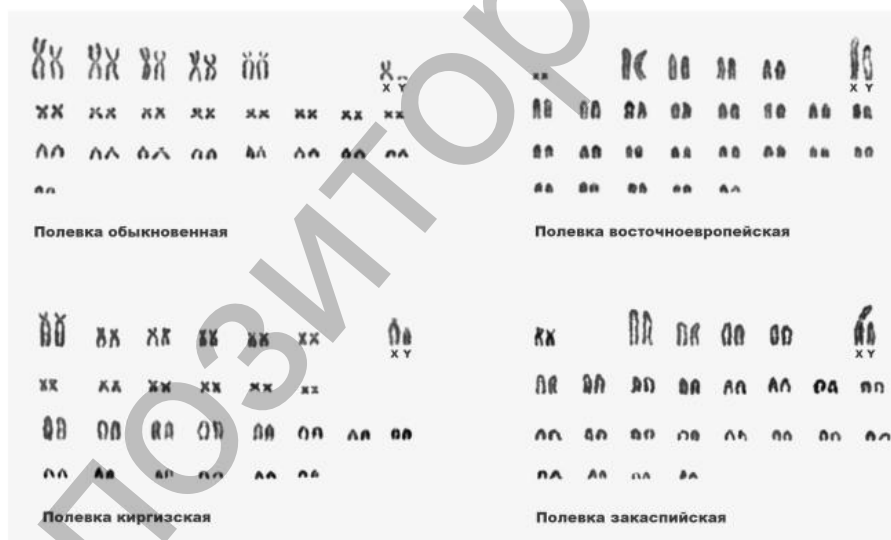


Рис. 9.1. Хромосомные наборы четырех видов-двойников полевков.

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.

9.2. 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 уклонения 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»*.

9.3. 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»*.

9.4. Структура вида. Подход К.М. Завадского 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.

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 местобитания, 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 морфобиологическими особенностями и одинаково реагирующая на условия среды (эдафогруппы, фенотипы).

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 определенных 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.

9.5. Способы видообразования. *Видообразование* – направляемый естественным отбором процесс приспособительных (адаптивных) преобразований, ведущий к превращению генетически неразобщиных 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 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).

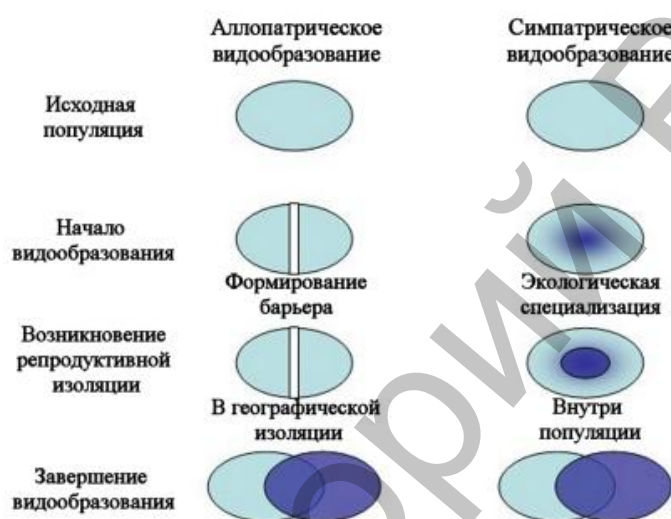


Рис. 9.2. Основные этапы аллопатрического и симпатрического видообразования.

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 экологическая или (при внезапном видообразовании) сразу генетическая. Это может быть экологическая специализация по хозяину у паразитов, обособление внутрипопуляционных фенотипов, 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 ре-

продуктивными 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, гибридогенное происхождение и аллополиплоидный характер генома которых может считаться экспериментально доказанным (культурная слива, пшенично-ржаные гибриды, редечно-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.

9.6. 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

Критерий	Типы видов
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); 10 (с. 74–88; 10–120); 22 доп.



Проверьте себя

1. Совокупность географически и экологически близких популяций, способных скрещиваться между собой, обладающих общими морфофизиологическими 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. Основопологающим 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 определенный 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) определенном 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 трех 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 отдаленной 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



10.1. 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.

10.2. Развитие представлений о соотношении индивидуального и исторического развития организмов. Проблема взаимоотношений индивидуального развития организмов и их эволюции интересует ученых давно. Еще в XVIII 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 XIX 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.

10.3. 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) *Архаллаксисы* (*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 (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.

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.

10.4. 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 отностительной 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 (рационализация) 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 (с. 321–343); 11 (с. 209–221).

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 Бюффоном; 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) дегенерацией; б) ценогенезом; в) ароморфозом; г) идиоадаптацией.
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) Бэром; б) Геккелем и Мюллером; в) Дарвином; г) Бюффоном.
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 определенных условиях окружающей среды; б) в эмбриональном периоде; в) в постэмбриональном периоде; г) нет.

11. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ. МОДУСЫ ОРГАНОГЕНЕЗА



11.1. Функциональные изменения органов.

Принцип multifunctionality. В основе различных филогенетических изменений органов лежит широко распространенное явление *multifunctionality* (многофункциональности), отмеченное еще в XIX веке Дарвином и Дорном. Multifunctionality 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 multifunctionality органов не вызывает сомнения. При этом одна из функций бывает главной, а остальные второстепенными, имеющими значение лишь в определенных ситуациях.

Наряду с multifunctionality, 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 фактором в изменении формы. По своему содержанию функциональные изменения органов могут быть количественными и качественными.

11.2. 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 – передвижению 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 оргanelл, 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 выдвигают. 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 лоша-

диных 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.

11.3. 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 начинает 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 оставшихся 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 покрытосемянных.

Полимеризация и олигомеризация связаны со многими из рассмотренных выше способов функциональных изменений органов и по существу являются объединяющими механизмами функциональных преобразований органов.

11.5. 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 ор-

ганов 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 строения отдельных органов или систем органов, так как разные органы и системы дают неодинаковую картину эволюционной «продвинутости».

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 (с. 222–231).

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 функций; 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) деления 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) деление 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) деления 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 закрепилась в нормальном пальце-хождении копытных; в) крыло птицы возникло в результате постепенного преобразования функции передней конечности предков; г) у акаций фотосинтезирующую функцию выполняют листовидные образования стеблей филлоклады.

12. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА



12.1. 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. Северцов (1925), исходил из дарвиновского положения о том, что повышение организации – частный и необязательный результат эволюции. Поэтому 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.

12.2. 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 внутригрупповой 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.

12.3. 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 пыльцевой 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) характеризуется 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 «идеоадаптация» 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, боль-

шинству видов растений и животных, населяющих Голарктическую область.

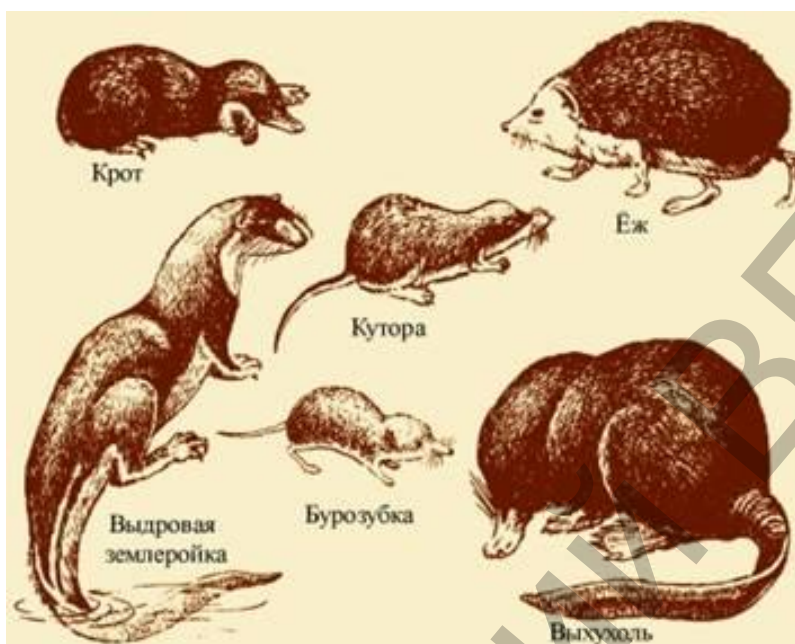


Рис. 12.1. Разнообразие форм у насекомоядных млекопитающих – пример идиоадаптации.

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.

12.4. 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.



Рис. 12.2. Конвергентное сходство животных, питающихся муравьями и термитами.



Рис. 12.3. Вымершие саблезубые формы хищных млекопитающих – пример параллельной эволюции. Слева – южно-американские саблезубые тигры, справа – австралийский сумчатый волк.

12.5. 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.

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 (с. 359–393); 11 (с. 187–209).

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 трехкамерного 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 легочного дыхания у земноводных; б) появление четырехкамерного 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) приспособительные 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) суперморфозами; б) ароморфозами; в) гиперморфозами; г) идиоадаптацией.

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



13.1. 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, отграниченность). 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.

13.2. Современные теории и гипотезы происхождения жизни. *Теория стационарного состояния (вечности жизни)*. Земля никогда не возникала, 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 не отвергая идей 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).

13.3. 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 готовы 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. 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.

13.4. 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. Прimitивные 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 капельно-жидкой 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.

13.5. 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 связаны 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 из них 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.

13.6. 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 направле-

нием 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 эволюции экосистемы в течение миллиардов лет 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 (с. 141–295); 11 (с. 243–264).

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



14.1. 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.

14.2. 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 лемуруров (*Lemuroidea*) – наиболее примитивной группы среди современных приматов. Лемуры ныне обитают в тропических лесах Мадагаскара, Африки и

Южной Азии. От каких-то примитивных лемуринов в первой половине палеогена возникли настоящие обезьяны – антропоиды (*Anthropoidea*). Вероятно, их обособление от лемуринов 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.

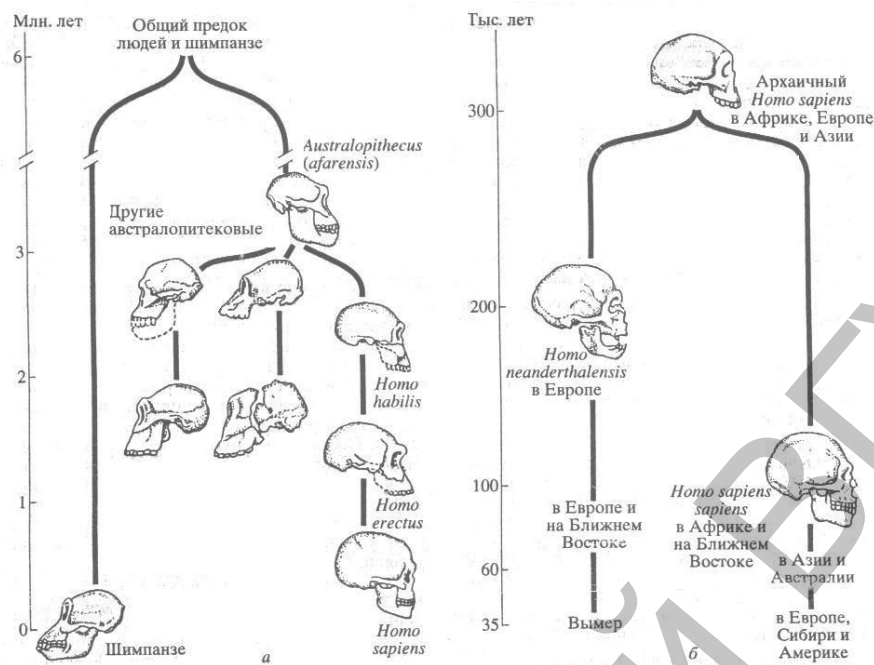
Древнейшие остатки антропоидов известны из среднеэоценовых отложений Алжира (*Algeripithecus*) и верхнеэоценовых слоев Бирмы и Египта. В раннем олигоцене существовали уже достаточно разнообразные их представители. Наиболее известен из них парапитек (*Parapithecus*), близкий по уровню организации к низшим мартишкообразным 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 (схема).



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 верхнемiocеновых 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 1990-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 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.

Австралопитеки ходили на двух ногах, хотя их походка по своему механизму несколько отличалась от нашей. Объем мозга этих приматов составлял 350–500 см³.

14.3. 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.

14.4. 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*.

14.5. 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 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*. 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 известная 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.

14.6. Возникновение человека разумного. Предпосылки и факторы гоминизации. Большим сходством с современным человеком обладали поздние архаичные *H. sapiens* из Африки (типа так называемого «родезийского человека»), изготавливавшие 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 *кроманьон-*

цами. 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 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.

Орудия *H. s. sapiens* были более совершенны, чем орудия неандертальцев. Человек знал гончарное дело, умел шлифовать, сверлить, 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. 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.

14.7. 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 ней. 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 при-

способностями 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.

14.8. 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 стала предшествовать их переработка в мыслях. Труд начался 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 (с. 295–321); 11 (с. 264–286); 10 доп.; 11 доп.



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 четырехкамерного 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 желез; 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 четырехкамерное сердце; г) появилась рассудочная деятельность.
11. Биологическим фактором, который обеспечивал человеку на ранних этапах эволюции развитие мышления и трудовой деятельности, считается: а) забота о потомстве; б) прогрессивное развитие мозга; в) появление четырехкамерного сердца; г) увеличение дыхательной поверхности легких.
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.

ЛИТЕРАТУРА

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. – Мн.: 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.

Дополнительная

1. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. – М.: Мир, 1984.
2. Берман З.И. и др. История эволюционных учений в биологии. – М.–Л.: Наука, 1966.
3. Возникновение человека / Под ред. Ю.Г. Рычкова. – М., 1977.
4. Воронцов Н.Н. Теория эволюции: итоги, постулаты и проблемы. – М.: Знание, 1984.
5. Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. – Л.: Наука, 1976.
6. Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
7. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980.
8. 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.
9. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений / Собр. соч. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – Т. 4.
10. Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор / Собр. соч. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т. 5.
11. Джохансон Д., Иди М. Люси: Истоки рода человеческого. – М.: Мир, 1984.
12. Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920 годы). – Л.: Наука, 1973.

13. Иорданский Н. Н. Развитие жизни на Земле. – М.: Просвещение, 1979.
14. Исаченко З.Ф. Методические указания и межсессионные задания по курсу дарвинизма. – М.: Просвещение, 1967
15. История биологии с древнейших времен до начала XX века / Под ред. Л.Я. Микулинского. – М.: Наука, 1972.
16. История биологии. С начала XX века до наших дней / Под ред. Л.Я. Бляхера. – М.: Наука, 1975.
17. Кайданов Л.З. Генетика популяций. – М.: Высшая школа, 1996.
18. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – М.: Мир, 1985.
19. Корсунская В.М. Чарлз Дарвин. – М.: Наука, 1972.
20. Кейлоу П. Принципы эволюции. – М.: Мир, 1986.
21. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978.
22. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974.
23. Медников Б.М. Дарвинизм в XX веке. – М.: Советская Россия, 1975.
24. Медников Б.М. Аксиомы биологии. – М.: Знание, 1982.
25. Мина М.В. Микроэволюция рыб. – М.: Наука, 1986.
26. Николов Т. Долгий путь жизни. – М.: Мир, 1986.
27. Опарин А.И. Материя–жизнь–интеллект. – М.: Наука, 1977.
28. Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. – М.: Высшая школа, 1978.
29. Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. – М.: Мир, 1974.
30. Руттен М. Происхождение жизни. – М.: Мир, 1973.
31. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982.
32. Татаринцов Л.П. Очерки по теории эволюции. – М.: Наука, 1987.
33. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции, 2-е изд. – М.: Наука, 1977.
34. Тищенко В.П. Введение в теорию эволюции. – СПб.: Изд-во С.- Петербург. ун-та, 1992.
35. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. – М.: Мир, 1971.
36. Филиппченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. – М.: Наука, 1977.
37. Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. – М.: Мир, 1975.
38. Хаксли Дж. Удивительный мир эволюции. – М.: Мир, 1971.
39. Шарова И. Х. Проблемы теории эволюции. – М.: Знание, 1981.
40. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980.
41. Шеппард Ф. Естественный отбор и наследственность. – М.: Просвещение, 1970.
42. Эволюция / Под ред. М.В. Миных. – М.: Мир, 1981.

В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко

ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

