

Учреждение образования «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Факультет биологический
Кафедра зоологии, физиологии и генетики

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

 Г.Г. Гончаренко
01 04 2019 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

 В.С. Аверин
01 04 2019 г.

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО УЧЕБНОЙ
ДИСЦИПЛИНЕ
Теория эволюции
для специальности**

1-31 01 01-02 Биология. Научно-педагогическая деятельность

Рассмотрено и утверждено на заседании
кафедры зоологии, физиологии и генетики
01.04.2019 г. протокол № 9

Составители:

член-корр. НАН Б, д.б.н., профессор Гончаренко Г.Г.,
к.б.н., доцент Крук А.В.,
старший преподаватель Сурков А.А.

Рассмотрено и утверждено
на заседании научно-методического совета
УО «Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины»
09.04.2019 г.
протокол № 6

Содержание учебно-методического комплекса по дисциплине
«Теория эволюции»
для специальности
1-31 01 01-02 – «Биология. Научно-педагогическая деятельность»

- 01 Титульный лист
- 02 Содержание
- 03 Пояснительная записка
- 1 Теоретический раздел
 - 1.1 Перечень теоретического материала
 - 1.2 Материалы для обеспечения самостоятельной учебной работы студентов
- 2 Практический раздел
 - 2.1 Перечень практических работ
 - 2.2 Задания к практическим работам
- 3 Контроль знаний
 - 3.1 Перечень вопросов к экзамену
 - 3.2 Критерии оценок по дисциплине
 - 3.3 Тестовые задания по дисциплине
- 4 Вспомогательный раздел
 - 4.1 Учебная программа дисциплины
 - 4.2 Перечень рекомендуемой литературы
 - 4.3 Глоссарий

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс дисциплины «Теория эволюции» составлен в соответствии с учебным планом учреждения высшего образования для специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)», утвержденным 29.08.2013 (регистрационный № 31-02-13), учебной программой учреждения высшего образования, утвержденной 28.05.2015 (регистрационный № УД-18-2015-282/уч.). Эти документы призваны ознакомить студентов с одной из важнейших биологических теорий и естествознания в целом, объясняющей целесообразность строения и приспособленность биологических систем, закономерности их исторического развития, организацию и разнообразие органических форм систем в прошлом и настоящем.

В последние годы теория эволюции испытывала ускоренное изменение и развитие в связи с появлением в естественнонаучной практике новых экспериментальных данных и методологических приемов ее изучения. Она представляет собой синтез достижений дарвинизма, ботаники, зоологии, физиологии, молекулярной биологии и генетики, экологии, биогеоценологии и других наук.

Целью учебно-методического комплекса является формирование у студентов четкого представления о факторах, движущих силах и закономерностях эволюционного процесса, материалистического мировоззрения, связи теории эволюции с избранной ими специальной областью биологии в дальнейшей практической деятельности.

Задачи учебно-методического комплекса состоят в познании и изучении общих закономерностей эволюции, причин и механизмов преобразования живого на всех уровнях его организации, причин единства и огромного многообразия органического мира, выяснении исторических связей между разными формами жизни и предвидения их развития в будущем.

В структурном отношении учебно-методический комплекс включает в себя четыре раздела: теоретический, практический, раздел контроля знаний, вспомогательный.

Теоретический раздел содержит лекционный материал, включающий в себя в соответствии с учебной программой 13 тем (26 часов), предназначенных для аудиторной работы со студентами (лекции преподавателя – 16 часов) и самостоятельного изучения тем, вынесенных за рамки аудиторных часов (УСР – 10 часов). Через содержание данных тем студенты могут получить знания по особенностям живых систем и уровням их организации, главенству эволюционной идеи в биологическом мировоззрении, об основных теориях эволюции, о специфике и эволюции живого, концепции видообразования, методах анализа эволюционных процессов.

Практический раздел включает в себя в соответствии с учебным планом дисциплины 12 практических занятий (24 часа). При проведении практических занятий используются демонстрационные материалы, таблицы и рисунки.

Раздел контроля знаний целесообразно проводить в форме текущего контроля знаний на практических занятиях, контрольных работ, тестового компьютерного контроля по темам и разделам курса. Для общей оценки усвоения студентами учебного материала рекомендуется введение рейтинговой системы.

Вспомогательный материал содержит необходимые элементы учебно-программной документации: учебную программу по дисциплине «Теория эволюции» учреждения образования. Кроме этого, в данном разделе имеется дополнительный материал, который может быть использован при чтении лекций, проведении практических занятий и организации самостоятельной управляемой работы студентов.

Электронный учебно-методический комплекс дисциплины «Теория эволюции» адресуется студентам дневной и заочной форм обучения специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)».

1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

1.1 Перечень теоретического материала

- 1 Введение
- 2 Дарвин и дарвинизм
- 3 Понятие микроэволюции
- 4 Элементарные факторы эволюции - мутационный процесс, изоляция, популяционные волны
- 5 Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции
- 6 Вид – основной этап эволюционного процесса. Видообразование – результат микроэволюции
- 7 Главные направления эволюционного процесса.
- 8 Эволюционный прогресс. Антропогенез

1.2 Материалы для обеспечения самостоятельной учебной работы студентов

- 1 Формирование синтетической теории эволюции
- 2 Понятие и проблемы макроэволюции, ее соотношение с микроэволюцией
- 3 Эволюция органов и функций
- 4 Правила эволюции филогенетических групп (правила макроэволюции)
- 5 Эволюция биосферы

1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

ЛЕКЦИЯ 1. ВВЕДЕНИЕ

1 Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы

2 Место курса в системе биологических наук

3 Биологические основы возможности осуществления эволюции

4 Старые и новые проблемы эволюционной теории и методы изучения процессов эволюции, ее синтетический характер

1 Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы

Теория эволюции является одной из важнейших биологических теорий объясняющей целесообразность строения и приспособленность биологических систем, закономерности их исторического развития, организацию и разнообразие органических форм систем в прошлом и настоящем.

Термин «эволюция» (от лат. *evolutio* – разворачивание, развитие) впервые был предложен в биологии швейцарским натуралистом Ш. Бонне (рисунок 1.1) в 1762 г. Эволюцией называется процесс необратимого исторического развития живой природы [32]. Имеются также более развернутые определения данного понятия. Эволюционные изменения, первоначально возникнув как отклонения в генетическом аппарате отдельных особей, захватывают все уровни организации биологических систем. Можно рассматривать эволюцию биосферы и отдельных сообществ, состоящих из растений, животных, грибов, микроорганизмов, эволюцию отдельных систематических групп и частей организмов - органов (например, развитие конечности лошади), тканей (например, нервной, мышечной), функций (дыхания, пищеварения) и даже отдельных белков (как гемоглобина). Но в строгом смысле слова эволюционировать могут только организмы,



Рисунок 1.1 – Шарль Бонне
(1720-1793)

совместно образующие популяции отдельных видов. Процесс развития живой природы складывается из изменений как постепенных, так и резких; как быстрых, так и длящихся миллионы лет.

Биологическая эволюция имеет ряд важных особенностей черт. Одной из характерных черт биологической эволюции является прежде всего преемственность. С момента возникновения жизни новое возникает в живой природе не на пустом месте, не из ничего, а из старого. Первых примитивных микроорганизмов, возникших 3,5 – 4 млрд. лет назад, и современных представителей связывает непрерывная цепочка поколений. Вторая особенность эволюции – возникновение в эволюционном процессе целесообразности. Целесообразностью проникнута живая природа. Все организмы, населяющие Землю, приспособлены к условиям, в которых они существуют. Все структуры их тел таковы, что они обеспечивают существование организма и воспроизведение потомства, чтобы продлить еще на одно звено цепочку поколений в будущее. Не менее характерная черта эволюции – усложнение и совершенствование структур организмов от одной геологической эпохи к другой.

Эволюционное учение представляет собой систему эволюционных взглядов, включающую теорию эволюции, различные эволюционные гипотезы, историю эволюционной мысли, методы изучения эволюционного процесса [32]. Эволюционное учение рассматривает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни. *Целью* эволюционного учения является выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом. Эволюционное учение решает *задачи*, вытекающие из необходимости познания общих закономерностей эволюции, причин и механизмов преобразования живого на всех уровнях его организации.

2 Место курса в системе биологических наук

Эволюционное учение является одним из важнейших разделов общей биологии. Оно объясняет основные особенности и пути развития органического мира, целесообразность строения и приспособленность биологических систем, закономерности их исторического развития, организацию и разнообразие видов в прошлом и настоящем. Эволюционное учение обобщает данные многих наук и представляет собой синтез достижений дарвинизма, ботаники, зоологии, морфофизиологии, молекулярной биологии и генетики, экологии, биогеоценологии и других наук. Это наука об общих законах исторического раз-

вития органической природы, методологическая основа всех специальных биологических дисциплин.

Эволюционное учение является теоретической базой биологии, так как объясняет основные особенности, закономерности и пути развития органического мира, позволяет понять причину единства и огромного многообразия органического мира, выяснять исторические связи между разными формами жизни и предвидеть их развитие в будущем. Эволюционное учение обобщает данные многих биологических наук, позволяет понять механизмы и направления изменчивости живой материи. Оно имеет важное значение для практики сельского хозяйства, селекции, медицины, охраны окружающей среды. Именно эволюционное учение дает возможность понять оптимальную стратегию взаимоотношения человека и окружающей живой природы, позволяет ставить вопрос о разработке принципов управляемой эволюции.

Эволюционное учение, суммируя знания в области биологии, геологии, палеонтологии, географии, антропологии, химии и многих других дисциплин, рассматривает весь комплекс проблем жизни: ее развитие от зарождения до возникновения разума, освоение сред обитания, адаптогенез к изменению внешних условий, возникновение и вымирание видов, изменение жизни в результате как глобального, так и местного масштаба. Проблема развития всегда была ключевой проблемой философии. Она составляет суть диалектического метода. Идеи эволюции, естественного отбора используются, хотя и не всегда корректно, в социологии (социал-дарвинизм) для объяснения общественного развития. Эволюционные идеи успешно использовал Л.Н. Гумилёв (рисунок 1.2) для анализа этногенеза. Изучение неравновесных химических систем показало возможность их самоорганизации и усложнения, возможность их самоорганизации и усложнения, возможность развития на этой основе сложных органических соединений и возникновения таким путем жизни. Эволюционная теория, сформированная в недрах биологии



Рисунок 1.2 – Гумилёв Лев Николаевич (1934-1992)

и дополненная закономерностями развития других систем, явилась фундаментом синергетики, рассматривающей саморазвитие и усложнение любых систем как результат их взаимодействия со средой. Самое непосредственное отношение эволюционная теория имеет и к экологии в ее широком понимании. Можно говорить, что экология – это эволюция, воплощенная в современной действительности. Эволюционная теория не только объясняет прошлое, но и дает методологические основы для предвидения будущего. Без знания основ эволюции невозможна никакая осознанная, эффективная деятельность в области природопользования.

3 Биологические основы возможности осуществления эволюции

Эволюционное учение занимает центральное место в многообразном здании современной биологии, служит теоретической основой развития биологии. Эволюционный подход важен во всех без исключения областях биологии, он является методологической основой биологии в целом. Как отметил выдающийся генетик Ф.Г. Добржанский (рисунок 1.3), «...в биологии все наполняется смыслом лишь тогда, когда истолковывается с эволюционной точки зрения».

Эволюция жизни на Земле – неоспоримый факт. Причины эволюции живого, движущие силы и закономерности эволюции, рассмотрение и анализ этих положений составляет основное содержание современного эволюционного учения.

Человек воздействует на эволюционный процесс разными способами. Знания закономерностей эволюции позволяют человеку применять их к селекционному процессу, а достижения селекции – для понимания эволюции. По существу селекция есть аналог эволюции, и весь арсенал эволюционных положений может быть использован в ней. В селекционной практике в соответствии с эволюционной теорией актуальной является проблема приспособленности сорта к условиям климата, почв. Осмысленное познание эволюции



**Рисунок 1.3 – Добржанский
Феодосий Григорьевич (1900-1975)**

онной теории позволяет селекционеру более основательно решать в практической деятельности многие общие и частные селекционные задачи. Это могут быть разрабатываемые разные методы отбора, элементы новой селекционной технологии, их применение. С генетической точки зрения селекция растений, животных, микроорганизмов и процессы эволюции как природных, так и культурных форм, имеют между собой много общего. Для этих процессов необходимы наследственная изменчивость и отбор. Подобно природе и нередко при ее помощи селекционер проводит жесткий отбор в популяциях культурных форм, создавая новые, способные лучше служить его целям). С помощью искусственного отбора, наряду с гибридизацией, человек создал многообразие форм культурных растений и животных и получил высоко продуктивные породы животных и сорта растений. Этот способ применяется для получения ценных штаммов микроорганизмов. Человек оставляет для размножения лучших особей с полезными хозяйственными качествами, изменяет в нужную сторону частоту встречаемости аллелей в размножаемой популяции, изменяя ее структуру. Однако создаваемые человеком породы и сорта не всегда способны к размножению. Дикая банкивская курица несет не более 25, а куры лучших пород несут более 300 яиц в год, но они практически утратили инстинкт насиживания – эту функцию выполняет инкубатор. Зерна кукурузы плотно сидят в початке и закрыты листовыми обертками, поэтому они не могут осыпаться. Естественно, без помощи человека такая кукуруза размножаться не сможет. Некоторые культурные растения не образуют семян и размножаются лишь вегетативно, например, бессемянный банан или растения с махровыми цветами, у которых вместо тычинок развиваются лепестки. Вряд ли любое одомашненное животное или культурное растение может устоять в борьбе за существование с другими организмами.

Человек оказывает влияние на темпы эволюции. Это объясняется тем, что искусственный отбор как главный фактор эволюции культурных форм действует гораздо эффективнее естественного. Часто породы домашних животных, полученные за немногие сотни, а то и десятки лет, отличаются друг от друга значительно более резко, чем виды и даже роды диких животных.

Главная движущая сила эволюции – естественный отбор действует на протяжении десятков и сотен поколений. И, как отмечал Ч. Дарвин (рисунок 1.4), нет предела деятельности этой силы, медленно и прекрасно приспособляющей каждую форму к самым сложным жизненным отношениям. В могучую силу отбора поверили лишь то-



Рисунок 1.4 – Чарлз Роберт Дарвин (1809-1882)

гда, когда человек стал активно влиять на окружающую среду. Сам того не желая, человек «вывел» насекомых, устойчивых к самым сильным ядам; крыс, перед которыми бессильны все средства; бактерии, на которых не действуют самые эффективные антибиотики. Это произошло на протяжении немногих человеческих поколений. Следует подчеркнуть, что естественный отбор идет по общей приспособленности организма, а не по какому-нибудь признаку. В отличие от него искусственный отбор часто ведется по одному признаку, важному для хозяйства. В результате бывает, что общая приспособленность организма снижается. Например, овцы с необычайно тонкой шерстью, выведенные в конце XIX века, оказались нежизнеспособными – слабыми и восприимчивыми к болезням.

Изменяя и сокращая биоразнообразие естественных биоценозов, экосистем человек влияет на биосферу в целом.

Человечество в настоящем и будущем должно осознанно осуществлять свою деятельность по отношению к биосфере, принимать во внимание и учитывать последствия направленной переделки при вторжении человека в планетарные процессы. На современном этапе, когда деятельность человека имеет важное значение в таких отраслях хозяйств, как сельское, микробиология, промышленное хозяйство, гораздо большее значение приобретает возможность возникновения,

формирования, трансформации адаптаций живых организмов. Это может стать причиной нарушения соответствия живых организмов условиям их существования.

4 Старые и новые проблемы эволюционной теории и методы изучения процессов эволюции, ее синтетический характер

Доказательства эволюции тесно перекликаются с методами изучения эволюционного процесса. Главнейшие из методов изучения эволюционного процесса, представляемые биологическими дисциплинами в последовательности, которая отражает проникновение эволюционных идей в эти дисциплины, следующие: палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и систематические, а также данные генетики, молекулярной биологии, биохимии, физиологии, селекции, экологии, моделирования эволюции, других наук.

Данные палеонтологии для обоснования принципа эволюции.

Все без исключения методы палеонтологии, как науки об ископаемых организмах, рассматриваются как методы изучения эволюционного процесса. Главнейшими палеонтологическими методами изучения и доказательствами эволюции органического мира являются: выявление ископаемых промежуточных (переходных) форм, восстановление филогенетических рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм. *Ископаемые переходные формы* – это формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп. Яркими представителями переходных форм являются: ископаемая *Ichtyostega*, позволяющая связать рыб с наземными позвоночными; *Archaeopteryx*, показывающая на связь рептилий и птиц; звероподобная рептилия *Lusaeonops*, которая по ряду основных черт строения и образу жизни имела признаки настоящих рептилий и, в то же время, признаки млекопитающих (дифференцировка зубов, развитие большой зубной кости, вторичного костного нёба и др.). Группа семенных папоротников дала начало голосеменным растениям. Переходных форм между ныне живущими и ископаемыми организмами обнаружено большое число в крупных (типы, классы) и более мелких (отряды, порядки, семейства) таксономических группах животного и растительного мира. Поиски и описание таких форм служат важными методами восстановления филогенеза отдельных групп. *Филогенетические (палеонтологические ряды)* – это ряды ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход фило-

генеза. Известно много палеонтологических рядов: лошадей, носорогов, хоботных и др. Так, наличие в эволюции лошадей многих последовательно сменяющих друг друга форм на обширных пространствах ряда континентов, позволило построить филогенетический ряд с высокой степенью достоверности. На примере анализа этих рядов видна постепенность процесса эволюции, приобретение сменяющими друг друга ископаемыми формами все большего сходства с современными. Развитие сменяющих друг друга форм чрезвычайно характерно для отдельных стволов любых групп в процессе эволюции. Ряды ископаемых предков особенно интересно анализировать с эволюционной точки зрения по отношению к современным формам. Доступность для глубокого анализа современного нам звена цепи позволяет лучше понять особенности развития всего эволюционного ряда. При определенных благоприятных условиях в ископаемом состоянии в одном и том же месте сохраняются все вымершие формы группы. Послойный анализ таких отложений дает возможность получить истинную последовательность возникновения и изменения форм в эволюции, установить реальную скорость протекания эволюционного процесса.

В последние десятилетия в изучении ископаемых остатков достигнуты большие успехи. Методы растворения окружающей породы позволяют восстанавливать даже очень тонкое строение вымерших микроскопических организмов. Применение современных палеомагнитных, палеохимических, радиоавтографических и других методов исследования позволяет выяснить особенности прошлых климатов и условий существования, например, соленость и температуру воды, с точностью датировать изучаемые остатки. На этой основе возникает реальная возможность реконструкции экосистем прошлого.

Данные биогеографии для обоснования принципа эволюции.

Биогеография имеет методы, позволяющие проанализировать общий ход эволюционного процесса. В числе биогеографических методов есть следующие: сравнение флор и фаун, островные формы, особенности распространения близких форм, прерывистое распространение, реликты.

Изучение особенностей развития современных континентов Земли в сопоставлении с анализом их населения позволяет судить о масштабах эволюции, связанных с возникновением целых флор и фаун. Например, в конце юрского периода мезозойской эры Южная Америка и Африка (вместе с Мадагаскаром) образовывала монолит. Следы этого былого единства сохраняются в современной фауне. Таковы игуаны Южной Америки и Мадагаскара, многочисленные сомовые и

хараценовидные рыбы Южной Америки и Африки. В конце мелового периода расположение материков приближается к современному. Имеются примеры сходства и различия населения отдельных территорий, которые получают объяснение с позиций истории территорий планеты. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой в Северной Азии, и различие не превышает, как правило, родового ранга. Для фауны Северной Америки, как и для фауны Северной Евразии, характерны многие близкие формы (лоси, куницы, норки, белые медведи, сурки, суслики и др.). Это определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий «мост» между отдельными ныне континентами Евразии и Северной Америки – лишь миллион лет назад эти континенты были связаны друг с другом. В то же время имеются глубокие различия в фауне Северной и Южной Америки, несмотря на большую территориальную близость континентов. Своеобразие животного населения этой части планеты объясняется длительной изоляцией континентов. В сходном положении оказывается и Австралия.

Фауна и флора островов оказывается тем более своеобразной, чем глубже и дольше острова изолированы. Так, сравнительно недавно потерявшие связь с материком Британские острова имеют фауну с небольшим числом автохтонных видов (куропатка граус, два вида полевок, ряд улиток, насекомых). Давно обособившийся от африканского материка остров Мадагаскар, наоборот, имеет своеобразную фауну. Детальный анализ островной фауны позволяет восстановить пути эволюции группы близких видов.

Биогеографический анализ распространения близких форм показывает, что с помощью зоогеографических данных можно восстановить возможный ход эволюционного процесса, получить данные о темпах эволюции, выявить центры происхождения групп. Примером могут служить пресноводные сиги рода *Coregonus*, встречающиеся в настоящее время в некоторых реках Англии и Ирландии: исходный прародительский вид современных сигов обитал в огромном пресном водоеме, образованном стекающими реками. Из-за проникновения в водоем морской воды при понижении суши отдельные реки были изолированы, и на протяжении последующей самостоятельной эволюции группы изолированных сигов преобразовались в три разных вида.

Убедительными эволюционными «документами» служат факты прерывистого распространения организмов. Прежде майский ландыш был широко распространен по лесным умеренным районам Северной

Евразии, но во время наступления ледника сплошной ареал оказался разорванным, майский ландыш сохранился в немногих более теплых местах обитания, и эти отдельные части прежде единого вида стали развиваться самостоятельно.

О флоре и фауне далекого прошлого Земли свидетельствуют реликтовые формы. *Реликты* – это отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох. Примеры реликтовых форм: гаттерия (единственный представитель целого подкласса рептилий), кистеперая рыба латимерия, сохранившаяся малоизмененной с девона, растение гинкго, ныне распространенное в Китае и Японии как декоративное растение. Изучение реликтовых форм позволяет делать предположение об облике давно исчезнувших групп, их образе жизни, условиях, существовавших миллионы лет назад.

Данные морфологии, эмбриологии, таксономии. Использование морфологических данных основано на принципе глубокого внутреннего сходства организмов. К морфологическим доказательствам эволюции относятся: гомология органов, рудиментарные органы и атавизмы, сравнительно-анатомические ряды. 1) *Гомологичными* называются органы, имеющие общий план строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции. Примеры: конечности млекопитающих, различающиеся по внешнему виду и функциям, построены однако из сходных элементов – лопатки, кости плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев; гомология слуховых косточек среднего уха; у растений перистосложный лист гороха с прилистниками и усиками, чешуйки на корневище и стеблевые чешуи хвоща, колючки барбариса, почечные чешуи представляют собой видоизменения листовой пластинки и являются гомологичными образованиями. Гомологичные органы и структуры показывают на родство, единство происхождения соответствующих организмов (рисунк 1.5). В противоположность явлению гомологии имеется явление *аналогии*. Аналогичные органы лишь внешне сходны, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций. *Аналогичными органами* являются колючки акации, барбариса, боярышника, ежевики; глаза наземных позвоночных и головоногих моллюсков. Эти органы показывают на сходные направления приспособления, вызываемые в процессе эволюции действием естественного отбора.

2) В строении любого организма имеются органы или структуры сравнительно недоразвитые и утратившие основное значение в про-

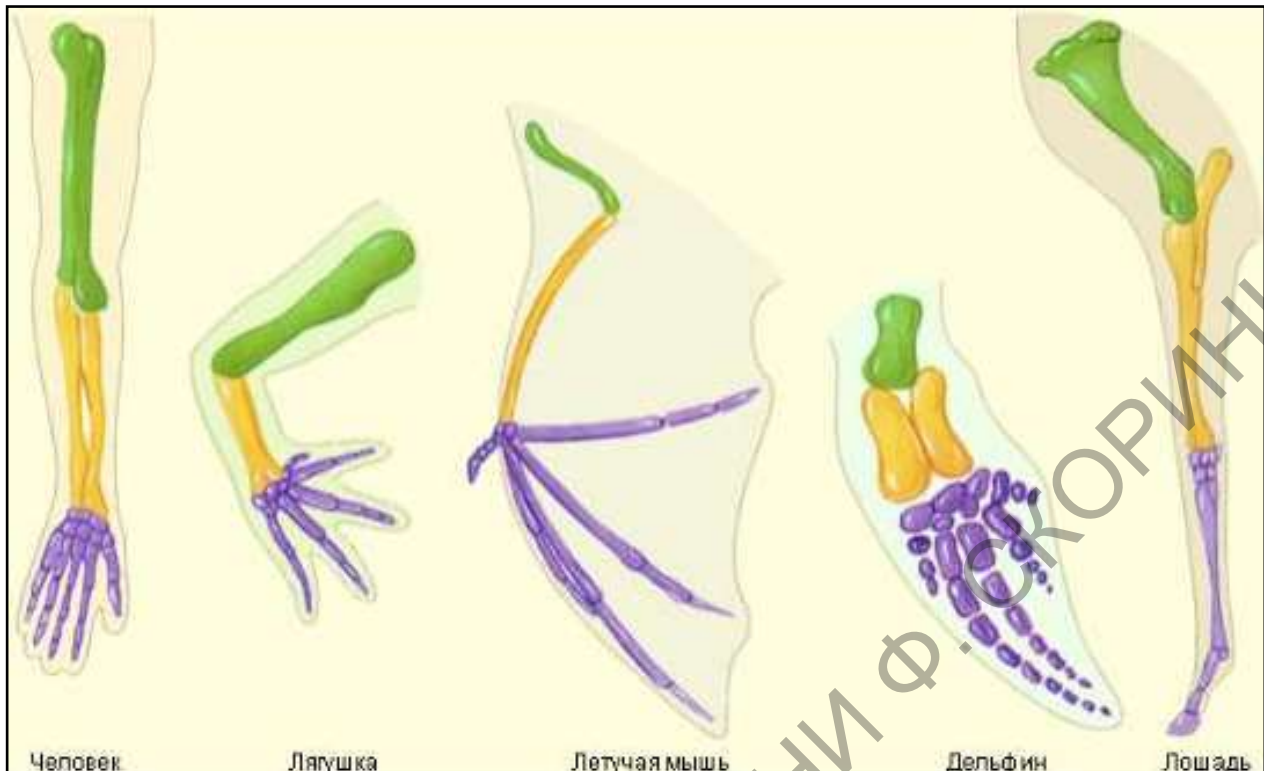


Рисунок 1.5 – Гомологичны органы у позвоночных животных

цессе филогенеза, такие органы или структуры называются *рудиментарными*. У представителей китообразных на месте задних поясов конечностей в толще туловищной мускулатуры располагаются от одной до трех небольших косточек - это рудименты тазовых костей, подтверждающие происхождение китообразных от наземных четвероногих предков с развитыми конечностями. У новозеландского нелетающего киви от крыльев остались лишь небольшие выросты – рудименты, свидетельствующие, что у предков киви были настоящие крылья. Орган или структура, показывающие «возврат к предкам», называются *атавизмами*. У человека атавизмами являются хвост, мощный волосяной покров на поверхности тела, многососковость. У лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) развиваются настоящие боковые пальцы. Рудиментарные органы и атавизмы представляют собой убедительные доказательства процесса эволюции.

3) Эволюционный анализ сравнительно-анатомических рядов как ряд, включающий тапира, носорога, лошади, показывает путь эволюции, приведший к возникновению однопалой конечности лошади. Сравнение современных однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих позволяет представить основной путь эволюции зверей – от откладывания яиц (ехидна и утконос) к рождению живых, но очень недоразвитых детенышей (сумчатые) и к соединению организ-

ма зародыша с организмом матери (плацентарные). Морфологические методы изучения эволюции основаны на положении – «чем ближе родство, тем больше сходство».

Эмбриология располагает двумя главными методами изучения эволюционного процесса: выявлением зародышевого сходства и изучением рекапитуляции.

В первой половине XIX в. выдающийся эмбриолог К.М. Бэр (рисунки 1.6) сформулировал «закон зародышевого сходства», согласно которому, чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами. Так, на ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных не отличаются друг от друга; на средних стадиях развития в сравнимом ряду у зародышей появляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на более поздних стадиях – особенности рептилий, птиц и млекопитающих. Явление зародышевого сходства показывает на общность происхождения и единство начальных этапов эволюции сравниваемых форм.

В процессе онтогенеза имеет место повторение (рекапитуляция) многих черт строения предковых форм: на ранних стадиях развития повторяются признаки более отдаленных предков (менее родственных форм), а на поздних стадиях – близких предков (более родственных форм). Имеется много примеров, подтверждающих принцип рекапитуляции.

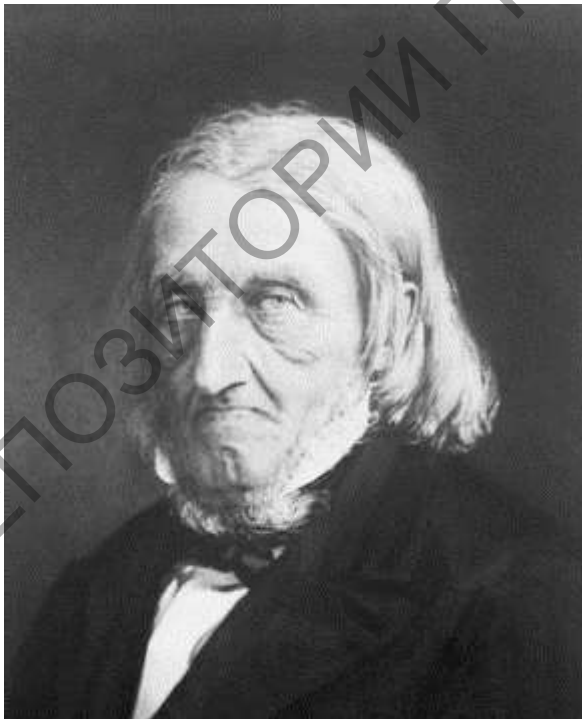


Рисунок 1.6 – Бэр Карл Максимович (1792-1876)

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Они также проходят стадию однослойного «шара» – ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (как вольвокс). Следующая стадия развития животных – обычно двуслойный мешок, этой стадии онтогенеза соответствует строение современных кишечноротовых (например, гидры). У всех позвоночных животных на определенной стадии развития существует хорда, вероятно, у предков позво-

ночных хорда существовала всю жизнь. В процессе эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевой кислоты (конечного продукта обмена пуринов). Концепция рекапитуляции помогает восстановить ход эволюционного развития многих групп и органов.

В качестве основного результата любого обстоятельного исследования таксономии (систематики) любой группы организмов является построение филогенетической системы – системы развития групп. В систематике при классификации организмов, создании их естественной филогенетической системы, применяются данные по переходным формам, внутривидовой структуре. Используются также популяционно-морфологические методы, позволяющие улавливать направления естественного отбора по изменению характера распределения значений признака в популяции на разных стадиях ее существования или при сравнении разных популяций.

Методы изучения эволюционного процесса в настоящее время. Методологически важным для изучения эволюции стало проникновение в эволюционное учение разнообразных генетических методов, применение точного аппарата генетических понятий. Анализ числа и особенностей строения хромосом в группах близких видов позволяет выявлять направления возможной эволюции их генома. Восстановить микрофилогенез близких видов можно при изучении повторных инверсий в определенных хромосомах. Генетические методы позволяют проводить анализ цитогенетических особенностей организмов, определять генетическую совместимость сравниваемых форм, что является важным для установления родства организмов. Разработка современного эволюционного учения невозможна без использования генетических методов и приемов. Ведущая роль генетики на современном этапе развития эволюционного учения подчеркивается развитием популяционной морфологии, фено- и геногеографии, микросистематики, кариосистематики.

Во второй половине XX в. на передовые рубежи в изучении эволюционного процесса вышли молекулярно-биологические и биохимические методы, возникло новое направление – молекулярная эволюция. Широко применяются для изучения эволюционного процесса методы, которые позволяют выяснять строение нуклеиновых кислот и белков. Молекулярный анализ является одним из главных методов установления филогенетических взаимоотношений разных групп живых организмов. Методом изучения эволюционного процесса на молекулярном уровне служит оценка эволюционных изменений по

степени сходства первичной структуры нуклеиновых кислот у разных групп организмов посредством гибридизации ДНК. Специальными методами исследований располагает биохимия. Эти методы позволяют с большой точностью выяснять родство разных групп. В практике микроэволюционных исследований широко используется метод изучения вариаций белков с помощью электрофореза. Он позволяет с большой точностью определять уровень генетической изменчивости в популяциях.

В познании процессов эволюции важную роль играет экология, изучающая условия существования и взаимоотношения между живыми организмами. Данные экологии позволяют уточнить доказательства эволюции из других областей биологии посредством выяснения роли адаптаций. Это определяется тем, что эволюционный процесс является адаптациогенезом – процессом возникновения и развития адаптаций. Эволюционные изменения прослеживаются и на примере взаимоприспособленности видов, которая играет важную роль в создании динамического равновесия и устойчивости экосистем. Исследования экологов на модельных популяциях оказались важными для обоснования протекания естественного отбора.

В последнее время появилась возможность моделировать эволюционный процесс. Моделирование эволюционного процесса позволяет исследовать влияния отдельных факторов на ход эволюции, выяснять возможные направления и результаты эволюции.

Из других методов изучения эволюции дают хорошие результаты методы сравнительной физиологии. Так, установлено, что по обмену веществ грибы в таксономическом отношении стоят ближе к животным, чем к растениям. Это служит одним из оснований выделять их в самостоятельное царство. Для установления определенных особенностей протекания эволюции применяется изучение поведения животных. Так, некоторые древние черты поведения у птиц и млекопитающих могут использоваться как важные показатели происхождения их от общих предков. При изучении эволюции находят применение и паразитологические методы. Их использование позволило доказать, что эволюция паразитов и хозяев протекает сопряженно. По присутствию паразитов можно судить о филогенетических связях видов – хозяев этих паразитов.

Таким образом, об эволюционном развитии органического мира свидетельствуют многие факты, накопленные разными науками о природе. Палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические, генетические, молекулярно-биологические, эко-

логические, биохимические и другие методы исследования, используемые в совокупности, дают возможность проследить развитие жизни как планетарного явления.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 2. ДАРВИН И ДАРВИНИЗМ

1 Представления о развитии живой природы в додарвиновский период: эволюционные идеи в древности, Средневековье и в эпоху Возрождения

2 Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка

3 Предпосылки возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина

4 Доказательство Ч. Дарвиным изменчивости видов

5 Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину

6 Оценка теории Ч. Дарвина

1 Представления о развитии живой природы в додарвиновский период: эволюционные идеи в древности, Средневековье и в эпоху Возрождения

Идея развития живой природы – идея эволюции прослеживается в трудах древних ученых-материалистов. Биологические представления о развитии органического мира имеются в работах ученых Индии, Китая, Египта, Греции. Основоположниками греческой философии являются Фалес, Анаксимен, Гераклит. Все они были объединены поисками материального первоначала, из которого в силу естественного саморазвития возник мир. Гераклит (VI-V вв. до н. э.) впервые ввел в науку о природе и в философию четкое представление о постоянном

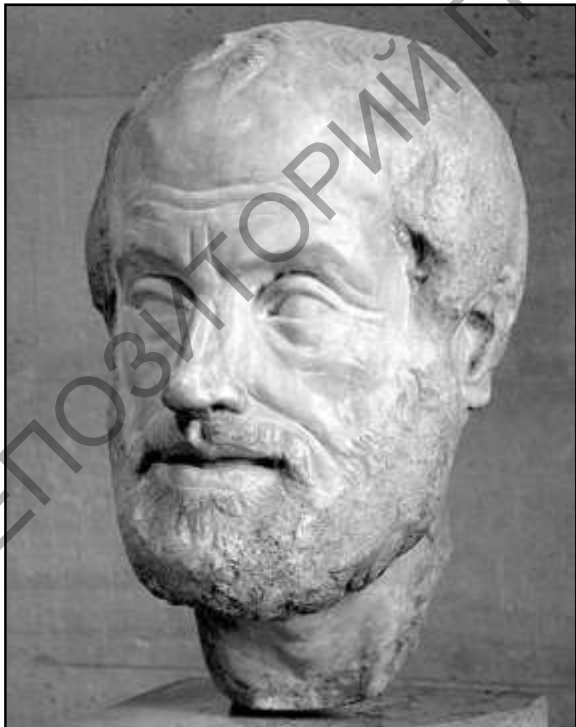


Рисунок 2.1 – Аристотель
(384 – 322 до н.э.)

изменении. Идеи Гераклита положили начало диалектическому пониманию природы. Взгляды античных философов – материалистов распространялись довольно широко, разрабатывались многими. Одним из выдающихся мыслителей древности является Аристотель (рисунок 2.1). Вопросы биологии занимают большое место в творчестве Аристотеля, в его работах имеются положения, которые соприкасаются с идеей эволюции. Он создатель «лестницы природы», ведущей от тел неорганических через ряд все более и более сложных органических форм к высшим ступеням органи-

зации. Аристотель отмечает, что переход от тел неорганических к животным и человеку совершается постепенно. Учения древнегреческих натурфилософов имели своих сторонников и в Древнем Риме. Представитель античного материализма Лукреций Кар (1 в. до н.э.) писал, что «...природа никем не создана и управляется присущими ей законами...». Знаменитое многотомное сочинение «Естественная история» принадлежит римскому натуралисту Плинию (1 в. н.э.). Труд этот явился первой по времени энциклопедией естествознания.

Биологические взгляды в средние века и эпоху Возрождения. Для философии Средневековья была характерна схоластика (основана на церковных положениях), с чем связано название данного периода. Этот период был периодом утверждения метафизического взгляда на природу и общество. В период Средневековья работали такие известные ученые как Альберт Больштедский, Ибн-Рошд, Ибн-Сина. По представлениям Роджера Бекона (рисунок 2.2), живые и неживые тела построены из одних и тех же материальных частиц, живые существа находятся в тесной зависимости от окружающей среды. В эпоху Возрождения и в более позднее время большой вклад в развитие биологии внесли А. Везалий, У. Гарвей (рисунок 2.3), Р. Гук, А. Левенгук, М. Мальпиги, Ф. Реди, Дж. Рей. Так, У. Гарвей утверждал, что «все живое из яйца», отвергая идею самозарождения живых организмов из неживого (лягушек из ила, червей из грязи и т. д.). Наука XVII в. по-



Рисунок 2.2 – Роджер Бэкон (1214-1292)

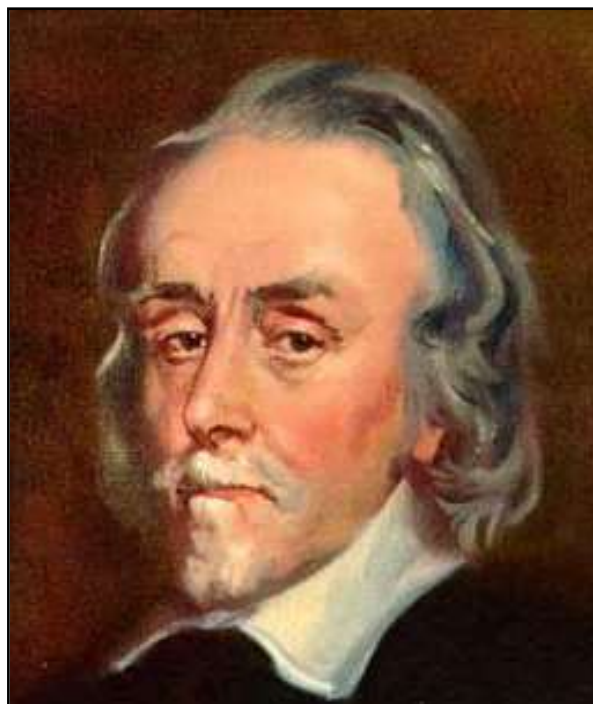


Рисунок 2.3– Уильям Гарвей (1578-1657)

лучила в свое распоряжение новое орудие познания природы – микроскоп, изобретение которого безгранично раздвинуло сферу исследования явлений и законов природы.

Развитие эволюционных взглядов в XVIII в. - начале XIX в. В XVIII и в первой половине XIX веков наблюдается дальнейшее развитие биологии и эволюционных идей в ней (К.Ф. Вольф (рисунок 2.4), Ж. Бюффон (рисунок 2.5), Э.Ж. Сент-Илер (рисунок 2.6), Ж. Кювье (рисунок 2.7), К. Линней, Ж.Б. Ламарк, Т. Шванн, К. Бэр, П.Ф. Горьнинов, К.Ф. Рулье и др.). Классические работы принадлежат К.Ф. Вольфу, они сыграли большую роль в подготовке обоснований для создания клеточного учения. Идеи К.Ф.Вольфа о всеобщности микроскопической структуры растений и животных, его представления о путях индивидуального развития организмов оказали большое влияние на последующие поколения ученых. К. Линней внёс большой вклад в биологию тем, что заложил основы систематики; ему принадлежит заслуга установления того факта, что вид есть основная форма существования живой природы; он впервые выяснил, что явление вида имеет всеобщее распространение, то есть что оно универсально для органической природы. Ж. Бюффон является одним из ранних представителей трансформизма – концепции об изменении и превращении видов. Он впервые высказал «историческую» точку зрения от-



Рисунок 2.4 – Каспар Фридрих Вольф
(1733-1794)



Рисунок 2.5 – Жорж де Бюффон
(1707-1788)



Рисунок 2.6 – Этьен Жоффруа Сент-Илер (1805-1861)



Рисунок 2.7 – Жорж Леопольд Кювье (1769-1832)

носителем неживой и живой природы, а также попытался связать историю Земли с историей органического мира. По его взглядам жизнь зародилась в воде, и первые живые существа образовались из мельчайших частиц живого вещества – органических молекул, возникших из неорганической природы. Ж. Бюффон впервые попытался обстоятельно рассмотреть проблему влияния на организмы внешней среды, он пишет об изменяющемся влиянии климата, влиянии пищи, продолжительности времени. Представителем позднего трансформизма является Э.Ж. Сент-Илер, он предложил единый план строения животных, создал учение о гомологии, отстаивал «принцип о взаимосвязи, взаимоотношениях органов», установил принцип «равновесия органов». Принцип коррелятивного соотношения органов животного установил Ж. Кювье, этот принцип корреляций отражал объективно существующую взаимозависимость органов и систем в организме, и открытие Ж. Кювье имело большое научное значение.

2 Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка

Очень важное значение в развитии и укреплении эволюционных идей в биологии имели работы Ж.Б. Ламарка (рисунок 2.8), создание им первого в истории биологии эволюционного учения.

Философские взгляды Ж.Б. Ламарка. По философским убеждениям



Рисунок 2.8 – Жан Батист Ламарк
(1744-1829)

ям Ж.Б. Ламарк – материалист деистического толка, т.е. он был близок к французской материалистической философии XVIII в. Деисты утверждали, что все явления природы осуществляются по естественным законам. В то же время у них имелись представления о творце, которому отводилась роль «первопричины», «законодателя» или «первого толчка», давшего начало Вселенной. В своих общих биологических взглядах Ж.Б. Ламарк придерживался положения о закономерном историческом развитии живой природы. Жизнь, по его

мнению, явление целиком материальное. Самозарождение жизни он считал отправной точкой для дальнейшей эволюции органического мира. Первые зародившиеся организмы дали начало всему многообразию органических форм.

«Принцип градации» органических форм. В труде «Философия зоологии» (1809) Ж.Б. Ламарк дает обоснование «лестницы существ». Он вносит коренное принципиальное изменение в распространенное представление о «лестнице существ». В противоположность большинству натуралистов и философов XVIII в. (Ш. Бонне, Г. Лейбниц и др.), видевших в «лестнице существ» последовательный ряд независимых, неизменных, созданных творцом форм, читавшихся сверху вниз, не связанных единством происхождения, Ж.Б. Ламарк признавал развитие одних форм от других на протяжении бесконечного числа поколений, отстаивал идею изменяемости видов. Идея наличия в природе ступенчатого многообразия и восходящего ряда форм явилась той отправной точкой, которая позволила Ж.Б. Ламарку сделать правильный вывод, логически вытекающий из нее – мир организмов развивался исторически, от простых форм организации ко все более сложным и совершенным. Развитие от низших форм к высшим, усложнение организации (путем естественной градации), по его мнению, осуществляется благодаря присущему живой природе постоянному стремлению к усложнению и совершенствованию организации, стремлению природы к прогрессу. Стремление к прогрессу не опре-

деляется внешними причинами, они лишь нарушают правильность градации. Градационный процесс совершается в силу установленного творцом порядка природы и обеспечивается врожденным стремлением органических форм к повышению организации. Вторым принципом, положенным Ж.Б. Ламарком в основу своего учения, состоит в утверждении *изначальной целесообразности* реакций любого организма на изменение внешней среды и признания возможностей прямого приспособления.

Возникновение новых признаков в эволюции у животных происходит следующим образом: вслед за изменением условий следует изменение привычек и посредством упражнения соответствующие органы изменяются в нужном направлении (первый «закон упражнения и неупражнения органов»), эти изменения передаются по наследству (второй «закон»). Ж.Б. Ламарк отмечал, обращаясь к примерам, что «стремясь избежать необходимости окунать тело в воду, птица делает всяческие усилия, чтобы вытянуть и удлинить ноги. В результате длительной привычки, усвоенной данной птицей и прочими особями ее породы, постоянно вытягивать и удлинять ноги, все особи этой породы как бы стоят на ходулях, так мало помалу у них образовались длинные голые ноги». Аналогичным образом, по его мнению, развиваются все специальные приспособления у животных.

Таким образом, основными положениями учения Ж.Б. Ламарка являются: 1) низшие организмы возникают из тел неживой природы путем самозарождения; 2) виды организмов не являются неизменными, постоянными, а изменяются во времени; 3) имеющееся многообразие форм органического мира есть результат градации – развития форм от низших к высшим; 4) оно сопровождается процессом приспособления организмов к изменяющимся условиям существования, путем упражнения и неупражнения органов и путем передачи по наследству благоприобретенных признаков. В основу учения Ж.Б. Ламарка положен принцип изначальной целесообразности организации, принцип приспособительной изменчивости.

Оценка учения Ж.Б. Ламарка. При несомненной прогрессивности взглядов Ламарка его концепция понимания причин эволюции была ошибочной, эволюционные взгляды были слабо аргументированы фактическим материалом. Тем не менее, им предложена первая целостная концепция развития органического мира. Он поднимает основные проблемы эволюции. В его учении отмечены предпосылки (изменчивость и наследственность) эволюции, он пытается объяснить эволюционный процесс. В основе учения Ж.Б. Ламарка лежит пра-

вильный вывод о безграничной изменчивости видов, его учение насыщено элементами эволюционизма.

Итак, впервые эволюционное учение как целостная система взглядов, доказывающих развитие природы, было создано французским биологом Ж.Б. Ламарком и рядом других ученых в первой половине XIX в.

Развитие эволюционных взглядов в первой половине XIX в. Начало XIX столетия связано со значительным усовершенствованием микроскопической техники, ее успехи послужили важной предпосылкой для изучения тонкого строения организмов и создания клеточной теории. Первая половина XIX в. ознаменовалась этим великим открытием. Обобщив научные достижения, Т. Шванн (рисунок 2.9) доказал всеобщность клеточного строения организмов, и 1839 г. стал считаться годом создания клеточной теории. Она убедительно подтвердила единство органического мира. Сторонником учения об изменяемости видов был Х. Пандер – один из основателей палеонтологии в России, основоположник учения о зародышевых листках. Работы Х. Пандера послужили толчком для классических исследований К. Бэра. В труде К. Бэра «История развития животных» содержится сравнительный обзор позвоночных животных. Работа эта способствовала созданию сравнительной эмбриологии как составной части сравнительной анатомии, дающей возможность установить родство между различными



Рисунок 2.9 – Теодор Шванн (1810-1882)

животными формами. В результате исследований К. Бэра установлены законы – «Закон зародышевого сходства» и «Закон специализации», которые явились основой для установления степени родства между различными систематическими группами, установления родословного древа органических существ. Убежденными сторонниками идеи исторического развития организмов были профессора Московского университета И.А. Двигубский и И.Е. Дядьковский, исследования которых объективно способствовали накоплению важных естественнонауч-

ных фактов. В ботанике, зоологии, минералогии работал крупный русский ученый П.Ф. Горянинов. По его представлениям, природа едина и находится в состоянии непрерывного развития, все в природе, начиная с первоматерии и до человека, связано генетически единством происхождения. Животные и растения имеют общий корень; эти наиболее простые организмы, от которых произошли как животные, так и растения, возникают путем самопроизвольного зарождения. П.Ф. Горянинов строит генетическую классификацию растений и животных, применяя в ней исторический критерий. В 40-е – 50-е гг. в России появляется первая после Ж.Б. Ламарка попытка создать целостное учение о развитии органического мира. К.Ф. Рулье (рисунок 2.10) дал глубокую разработку проблемы соотношения организмов с



Рисунок 2.10 – Карл Францевич Рулье (1814–1858)

условиями существования и методов ее изучения, разработав сравнительно-исторический метод исследования. Вслед за Э.Ж. Сент-Илером и Ж.Б. Ламарком он увидел главную причину изменчивости в воздействии на организм внешних условий. К.Ф. Рулье отмечал, что изменчивость и наследственность неразрывны и представляют собой две стороны единого процесса развития. У К.Ф. Рулье встречается выражение «война в природе». В начале 50-х годов XIX в. вокруг него сформировалась группа ученых, которая составила первую в мировой биологии додарвиновского времени школу зоологов-эволюционистов (Н.А.

Северцов, А.П. Богданов, С.А. Усов и др.).

В общем, развитие биологии в XVIII и в первой половине XIX веков дало ряд неопровержимых фактов, свидетельствующих о единстве строения живых существ и последовательной смене растительных и животных форм в течение истории Земли.

3 Предпосылки возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина

В первой половине XIX века в разных разделах биологии и смежных естественно-исторических науках накапливаются данные, которые могут быть материалистически истолкованы лишь в свете эволюционного развития растений и животных на протяжении длительного времени от каких-либо общих предковых форм. В трудах Ч. Лайеля (рисунок 2.11) закладываются основы исторической геологии. Формируется понятие об естественных группах. К. Бэр формулирует закон зародышевого сходства. Возникает положение о смене форм и нарастании сходства в последовательных геологических горизонтах вымерших форм с современными. Э.Ж. Сент-Илер разрабатывает идею о едином плане строения животных, создает учение о гомологии органов. Многие ученые придерживались положения об изменяемости видов и пытались выяснить причины этого процесса. Появляются труды, обобщающие доказательства эволюции. Создается учение Ж.Б. Ламарка об эволюции органического мира. К.Ф. Рулье развивает концепцию о возникновении органического мира из неорганического, о постепенном естественном изменении организмов и формировании многообразия существ под влиянием изменения внешних условий, о наследственности и изменчивости как основных свойствах живых организмов.



Рисунок 2.11 – Чарлз Лайель
(1797-1875)

и изменчивости как основных свойствах живых организмов. А.Н. Бекетов в работе «Гармония в природе» (1860) приводит данные об изменении растений в различных условиях обитания и о борьбе за существование. Закладываются основы экологии и биогеографии. Имеются большие успехи в селекции растений и животных. Развиваются идеи о свободной конкуренции и естественной гибели неудачных конкурентов, о перенаселении. В целом, в разных областях биологии к первой четверти XIX в. был накоплен огромный фактический материал, который нуждался в обобщении. Для такого

обобщения нужны были новые подходы. Практика сельского хозяйства требовала создания теории, которая позволила бы развивать дальше методы селекционной работы. Все это и определило в значительной степени то обстоятельство, что именно в Англии – одной из наиболее развитых в хозяйственном отношении стран мира в середине XIX в. сложились условия для создания теории эволюции.

Ч. Дарвин (1809-1882) в юности верит в Библию, собирается стать сельским пастором и занимается зоологией как натуралист-любитель. В 22 года Ч. Дарвин на пять лет покидает Англию и в качестве натуралиста (без жалованья) отплывает в кругосветное путешествие на экспедиционном судне «Бигль» английского адмиралтейства. «Бигль» обогнул земной шар, пройдя с юга вокруг Южной Америки, побывал в водах Австралии и Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. Во время стоянок корабля Ч. Дарвин собирал ботанические, палеонтологические и зоологические коллекции, проводил геологические наблюдения.

«Путешествуя на корабле ее величества «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касавшимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента. Факты эти, как будет видно из последних глав этой книги, кажется, освещают до некоторой степени происхождение видов эту тайну из тайн». Так начинается «Введение» в «Происхождение видов...».

В период путешествия (1831 – 1836 гг.) Ч. Дарвин собирал палеонтологические, ботанические, зоологические коллекции, проводил геологические наблюдения. Путешествуя по Южной Америке, он отмечает, что многообразие животного мира логичнее объяснить медленно текущими процессами изменения форм, чем отдельными актами творения. Находки ископаемых форм броненосцев, ленивцев (рисунки 2.12-2.13), их сходство и различия с живущими формами приводят его к выводу о родстве вымерших и существующих форм. Кульминацией, с точки зрения формирования эволюционных взглядов, явилось исследование флоры и фауны Галапагосских островов, где Ч. Дарвин на примере различий между близкими видами вьюрков, дроздов (рисунок 2.14), черепах, ящериц (рисунок 2.15) увидел как бы сам процесс эволюции в действии.

Ч. Дарвин возвращается в Англию в 1836 г, убежденным эволюционистом. Он ставит задачи – объяснить причины и способы преобразования видов, установить механизм формирования приспособ-



Рисунок 2.12 – Ископаемые остатки вымерших животных Южной Америки и современные их родичи, А – ископаемый броненосец глиптондон, Б – современный южноамериканский броненосец



Рисунок 2.13 – Скелет мегатерия

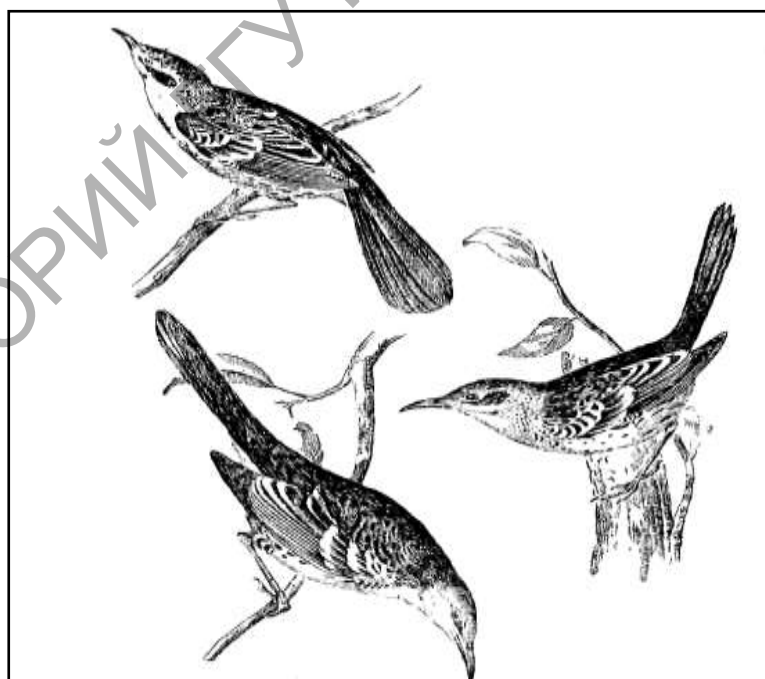


Рисунок 2.14 – Галапагосские дрозды-пересмешники: 1 – остров Чарлз, 2 – острова Чатэм и Джемс, 3 – остров Альбемарль



Рисунок 2.15 – Морская галапагосская игуана (А) в сравнении с родственной ей наземной южноамериканской игуаной (Б). Отчетливо выражено сходство обоих животных

собленности (органической целесообразности) организмов. Начинается длительный период разработки стройной теории эволюции, основанной на вскрытии механизма эволюционного процесса. Анализируя историю выведения пород голубей, собак и создания высокопродуктивных сортов культурных растений. Ч. Дарвин убеждается, что различия между породами и сортами возникают в результате отбора и преимущественного размножения тех особей, у которых желаемое свойство или признак наиболее выражены. Такой известный человеку с древнейших времен искусственный отбор может быть либо бессознательным (когда оставляют для раз множения лучшие особи, не задумываясь о конечных результатах), либо методическим (когда селекционером ставится цель по улучшению определенного признака или свойства). Новизна подхода Ч. Дарвина к объяснению эволюции домашних животных и культурных растений состояла в том, что он усмотрел в деятельности человека творческое начало. Ключ к объяснению разнообразия домашних форм, подчеркивал Ч. Дарвин, заключается в умении человека накапливать изменения путем отбора, а не просто в самих фактах изменчивости и наследственности, как считалось ранее. Изучение истории создания пород и сортов привело к важному выводу, что большинство их имеет монофилетическое (от одного корня) происхождение. В механизме действия искусственного отбора по накоплению различий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса – действие естественного отбора.

Все время после окончания путешествия Ч. Дарвин посвящает обработке полученных наблюдений. В 1839 г. выходит первая принесшая ему широкую известность в научных кругах книга «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». Проходят еще четыре года, заполненные опытами с растениями, разведением голубей, продолжением обработки зоологических и ботанических коллекций. По записным книжкам удалось восстановить, что еще в 1837 г. Ч. Дарвин впервые приходит к идее естественного отбора. В 1842 г. Ч. Дарвин делает черновой набросок теории естественного отбора. Еще через два года он расширяет работу с 35 до 230 страниц и в связи с плохим состоянием здоровья, будучи неуверен в завершении работы, просит опубликовать ее после смерти.

Здоровье улучшается. В это время все читающее общество взволновано появлением анонимных книг «Следы естественной истории творения» (их автором был Р. Чемберс, впоследствии активный защитник теории Ч. Дарвина). Резкая критика этих книг с разных сто-

рон (Р. Чемберс, давая множество убедительных доказательств существования эволюции, признавал участие в ней сверхъестественных сил) и скептическое отношение друзей к его работе заставляют Ч. Дарвина отложить публикацию почти готового труда, с тем чтобы исчерпывающим образом документировать каждое из выдвигаемых положений. В 1858 г. этот труд составлял 2000 страниц и, по мнению автора, на две трети был готов к публикации. Однако Ч. Дарвин так и не закончил его. В это время Ч. Дарвин получает письмо от молодого зоолога Альфреда Уоллеса с просьбой ознакомиться и в случае одобрения представить в журнал рукопись его не большой статьи «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа». В статье в сокращенном варианте содержались основы той же теории, к которой Ч. Дарвин пришел независимо от А. Уоллеса еще в 1842 г. Сначала Ч. Дарвин собирается представить статью А. Уоллеса и по этому вопросу не выступать. Но по настоянию друзей он решает опубликовать и собственную статью под названием «Об изменении органических существ в естественном состоянии...». Ч. Лайель и Дж. Гукер представляют линнеевскому обществу одновременно обе статьи и копию одного из ранних писем Дарвина.

Все документы были опубликованы в 1858 г. Эти события заставляют Ч. Дарвина опубликовать сокращенный вариант подготовляемого много лет труда «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Все 1250 экземпляров первого лондонского издания, появившиеся в свет 24 ноября 1859 г., разошлись в несколько дней.

Даже если бы Ч. Дарвин не оставил нам теорию естественного отбора, мы вправе были бы считать его одним из выдающихся натуралистов. Один только перечень его главных книг показывает, насколько глубоки и разносторонни были его интересы:

1839 г. «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль»

1842 г. «Строение и распределение коралловых рифов»

1844 г. «Геологические наблюдения над вулканическими островами»

1846 г. «Геологические наблюдения над Южной Америкой»

1851 - 1854 гг. «Усоногие раки» (т. 1-2)

1859 г. «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь»

- 1862 г. «Опыление орхидей»
1865 г. «Движения и повадки лазящих растений»
1868 г. «Изменение домашних животных и культурных растений»
(в 2 т.)
1871 г. «Происхождение человека и половой отбор»
1872 г. «Выражение эмоций у человека и животных»
1875 г. «Насекомоядные растения»
1876 г. «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире»
1877 г. «Различные формы цветов у растений одного и того же вида»
1879 г. «Жизнь Эразма Дарвина»
1880 г. «Способность к движению у растений»
1881 г. «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни»
Ч. Дарвин умер в Дауне, где он жил после возвращения из кругосветного путешествия, похоронен в Вестминстерском аббатстве, рядом с И. Ньютоном

4 Доказательство Ч. Дарвиным изменчивости видов

При создании своей теории Ч. Дарвин анализирует явление изменчивости у организмов. До него ученые (Ж.Б. Ламарк, Э.Ж. Сент-Илер, К.Ф. Рулье и др.), обращаясь к проблеме изменчивости, выделяли приспособительную изменчивость, она возникает под прямым или косвенным воздействием внешней среды, возникающие изменения являются приспособлениями. Ч. Дарвин, анализируя материал по изменчивости, пришел к выводу, что изменения у организмов возникают в результате совместного действия двух причин: 1) влияние внешних условий (пищи, температуры, влажности и т. д.), 2) природы самого организма. При этом, природа организмов – это ведущая причина изменчивости, а внешние условия лишь «искра», из которой возникает пламя, и характер его зависит от качества горючего материала – природы самого организма. Ч. Дарвин выделяет следующие формы изменчивости: определенную, неопределенную, соотносительную. *Определенная изменчивость* – эта изменчивость, которая возникает под влиянием какого-либо определенного фактора внешней среды, он действует одинаково на все особи сорта, породы или вида и изменяет их в одном направлении. Например, может происходить изменение волосного покрова под влиянием климата. *Определенная изменчивость* является массовой, захватывает все поколение. *Неопре-*

деленная, или индивидуальная, изменчивость – это такая изменчивость, когда изменения признаков наблюдаются у отдельных единичных особей, они происходят в разных направлениях. Яркий пример этого свойства изменчивости – появление разнообразной окраски цветков как по цвету (белая, розовая, фиолетовая), так и по интенсивности окрашивания лепестков. Причина такого явления, отмечал Ч. Дарвин, нам неизвестна. Индивидуальная неопределенная изменчивость имеет наследственный характер, то есть она устойчиво передается потомству, является неприспособительной. Данная изменчивость видна всем, кто наблюдал коров в стаде, щенят одного помета, растений на поле и др. В противоположность Ж.Б. Ламарку, Э.Ж. Сент-Илеру, которые считали, что источником эволюционных преобразований является определенная изменчивость, сразу создающая полезные, приспособительные признаки, Ч. Дарвин придавал важнейшее значение неопределенным изменениям. Часть его теории, согласно которой преимущественное значение для преобразования форм имеют неопределенные, случайные изменения, является одним из существенных положений в ней.

Соотносительная, или коррелятивная изменчивость – это изменчивость, при которой изменение в каком-либо одном органе является причиной изменений других органов. Например, голуби с оперенными ногами имеют перепонки между пальцами; у голубей с длинным клювом – длинные конечности; белые кошки с голубыми глазами, как правило, являются глухими.

Анализ явлений изменчивости позволил Ч. Дарвину сделать вывод, что она является одним из факторов, определяющих преобразование культурных форм. При этом важными являются наследуемые изменения. Вместе с тем они не определяют образование новых пород и сортов. Ч. Дарвин, обращаясь к факторам, способствующим образованию культурных форм, подчеркивал, что ключ к объяснению разнообразия домашних форм заключается не просто в самих фактах изменчивости и наследственности, а в умении человека накапливать изменения, что осуществляется путем искусственного отбора.

Под искусственным отбором понимают отбор, производимый человеком. Ч. Дарвин выделил несколько принципов, которые позволяют оценить искусственный отбор как творческую причину эволюции культурных форм. Все культурные формы животных и растений приспособлены человеком к его нуждам и прихотям. Большая часть одомашненных животных и окультуренных растений полезна в хозяйственном отношении как поставщики пищи и сырья для промышлен-

ности, меньшая часть служит для развлечения (декоративное цветоводство, спортивные лошади, голуби), охраны и охоты (собаки). Полезность домашних форм для человека является первым принципом искусственного отбора, целью и стимулом его осуществления. Постепенное усиление полезных признаков через отбор их носителей (особей) в последовательном ряду поколений – второй принцип искусственного отбора. Так, у растений расы отличаются друг от друга как раз такими признаками, по которым шел направленный отбор, например: весьма разнообразны листья капусты (как хозяйственно ценный признак) и сходны цветки у разных сортов этого растения, в то же время разнообразны цветки анютиных глазок (декоративный признак) и сходны их листья. Еще одним важным принципом искусственного отбора является чистопородное разведение и изоляция. Ключ к объяснению того, что домашние формы являются полезными и совершенными, отмечает Ч. Дарвин, заключается во власти человека накапливать изменения путем отбора; природа доставляет последовательные изменения, человек слагает их в известных, полезных ему направлениях. *В накоплении различий в ряду поколений состоит механизм действия искусственного отбора.*

Изучение истории создания пород и сортов привело Ч. Дарвина к важному выводу, что большинство их имеют *монофилетическое (от одного корня) происхождение.*

Формы отбора. Выделяют бессознательный отбор и методический отбор. Бессознательный отбор известен с глубокой древности, когда человек сохранял наиболее ценных особей, уничтожая остальных: люди оставляли для размножения самых молочных коров, более яйценоских кур и т. д. Тогда же было замечено, что качество потомства зависит от качества родителей. При выведении новых сортов растений или пород животных человек среди многих организмов отмечает такие, которые имеют новые, интересующие его признаки. Эти формы используются, то есть отбираются в качестве производителей, и в потомстве снова делается отбор особей, унаследовавших требуемый признак. Таким образом, человек методически отбирает особи с определенными признаками, накапливая из поколения в поколение наследуемые изменения. Отбор, в результате которого человек создает новые формы с определенной целью, называется методическим.

Обстоятельства, благоприятствующие искусственному отбору. Интенсивность искусственного отбора может быть различной, и Ч. Дарвин отмечает следующие обстоятельства, ему благоприятству-

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

Результативность действия искусственного отбора. Благодаря проведению искусственного отбора удается довольно быстро добиться желаемых результатов: например, если дикая корова дает примерно 700 литров молока в год, то домашние породы могут давать порядка 10000 и более литров молока в год; в результате умелого отбора выведены породы кур, дающих 200-300 и даже более 500 яиц в год; выведенные человеком породы лошадей могут сильно различаться по скорости передвижения, перевозке тяжестей.

Таким образом, Ч. Дарвин, глубоко изучив проблему окультуривания животных и растений, заложил основы учения о одомашнивании (одомашнивание). В результате тщательного рассмотрения проблемы окультуривания он определяет факторы эволюции культурных форм - изменчивость, наследственность, искусственный отбор. Это имело большое значение для дальнейшей разработки им на большом фактическом материале проблемы происхождения видов. Он делает предположение, что, быть может, сходным путем происходит образование видов и разновидностей в природных условиях. В этом случае требовалось установить наличие индивидуальной изменчивости у диких видов животных и растений. Требовалось привести доказательства существования в природе направляющего фактора, действующего аналогично отбору, практикуемого человеком. Ч. Дарвин приступает к изучению этих вопросов.

Доказательства изменчивости видов в природе. Индивидуальная изменчивость домашних животных и культурных растений хорошо известна каждому человеку. Однако дикие животные или растения одного вида на первый взгляд кажутся весьма однородными и постоянными в своих признаках. Изучение Ч. Дарвином изменчивости в природе, анализ им большого материала по данному вопросу показал на наличие широкой изменчивости у представителей дикой флоры и фауны. Обращаясь к труду А. Де Кандоля, который Ч. Дарвин называет «замечательным», о дубах всего света, он отмечает, что автор «указывает около дюжины признаков, которые могут изменяться даже на одной и той же ветви». По наблюдениям энтомолога Б.Д. Уол-

ша «насекомые, встречающиеся на различных растениях, представляют... постоянные различия в цвете, размерах или характере выделений». Рассматривая известные случаи диморфизма и триморфизма у животных и растений, Ч. Дарвин ссылается на А. Уоллеса, обратившего внимание на то, что самки некоторых видов бабочек Малайского архипелага регулярно появляются в двух или даже трех резко различающихся формах. В главе 2 (Происхождение видов) Ч. Дарвин пишет: «Я убежден, что самый опытный натуралист изумился бы многочисленности случаев изменчивости даже самых существенных частей строения». Как оказалось, для растений и животных характерна изменчивость признаков и свойств, ибо даже в потомстве одной пары родителей нет одинаковых особей. При средних благоприятных условиях эти различия могут не играть существенной роли, но в неблагоприятных условиях каждое мельчайшее различие может стать решающим для выживания. В живых остаются лишь особи, которые обладают определенными, в конкретных условиях благоприятными свойствами, отличающими их от основных особей этого вида. Изменения захватывают различнейшие признаки организации, в том числе и самые существенные. Ч. Дарвином было установлено, что изменения имеют в большой степени неопределенный характер. Они могут быть вредны, полезны или безразличны для организма. Индивидуальная изменчивость является основой, на которой путем накопления различий строятся различия между разновидностями, а затем и видами. Ч. Дарвин отмечает, что наиболее изменчивы широко расселенные, распространенные виды, так как они подвергаются действию разнообразных физических условий и должны взаимодействовать с различными группами организмов. Виды, наиболее процветающие, находятся на пути к интенсивному образованию новых видов. В общем, неопределенная, индивидуальная изменчивость является основой, материалом для преобразования форм.

Борьба за существование, прогрессия размножения. Основываясь на изучении большого числа фактов из области естествознания и практики растениеводства и животноводства, Ч. Дарвин приходит к выводу о существующем в природе стремлении каждого вида к размножению в геометрической прогрессии. Это правило не знает исключений, потенциально каждый вид способен произвести и производит гораздо больше особей, чем доживает их до взрослого состояния. Однако число взрослых особей каждого вида сохраняется более или менее постоянным. Следовательно, остальные гибнут в «борьбе за жизнь», в «борьбе за существование» – таков еще один важный вы-

вод, сделанный Ч. Дарвином. Он писал: «Борьба за существование неизбежно вытекает из быстрой прогрессии». Таким образом, неизбежность борьбы за существование в живой природе Ч. Дарвин вывел из противоречия между способностью организмов к неограниченному размножению и ограниченностью средств жизни. Обращаясь к явлению борьбы за существование, он отмечал, что каждый организм на протяжении жизни, в процессах жизнедеятельности вступает в определенные отношения как с другими организмами того же вида, так и с организмами других видов, которые либо служат ему пищей, либо являются хищниками, либо паразитами, наконец, каждый организм подвержен влиянию абиотических условий существования. Эти многочисленные препятствия, факторы и приводят к огромной смертности, в особенности среди личинок и молоди. Большая часть потомства гибнет и до взрослого состояния выживает лишь незначительная часть. Взрослых особей всегда меньше, чем юных. Выживанию особей противостоят многочисленные препятствия. Процесс взаимодействия между организмами и окружающей их средой Ч. Дарвин определил как борьбу за существование. Он пользовался термином «борьба за существование» как метафорой, включая в него различные формы зависимости одного существа от другого и от неорганической среды, включая не только жизнь особи, но и успех ее в оставлении потомства. Борьба за существование проявляется при межвидовых отношениях, прежде всего, в форме активного уничтожения одних особей другими – это *межвидовая форма* борьбы за существование. Примерами межвидовой борьбы являются отношения между травоядными животными и растениями, хищниками и их жертвами, паразитами и их хозяевами. Межвидовая борьба выливается также в форму конкуренции за свет и влагу у растений, пастбища и места охоты у животных. Результатом межвидовой борьбы может быть или полное истребление одного вида другим, или гибель части особей, при этом наиболее слабых, менее защищенных от истребления, наименее приспособленных к жизни по соседству с опасными видами. В результате межвидовой борьбы наблюдается победа более жизнеспособной популяции над менее жизнеспособной, занимающей ту же экологическую нишу. Формы зависимости между различными организмами могут быть очень сложными. Ч. Дарвин приводит пример зависимости урожая клевера от количества кошек в данной местности – чем больше кошек, тем меньше мышей (они разоряют шмелиные гнезда), тем больше шмелей (опылители), тем выше урожай клевера. Имеется также *внутривидовая форма* борьбы за существование. Она сводится

по преимуществу к конкуренции между особями одного и того же вида за пищу, свет и другие условия, необходимые для жизни. Внутривидовая борьба за существование, по Ч. Дарвину, носит более ожесточенный характер, чем межвидовая, так как особи одного вида обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище и подвергаются одинаковым опасностям. При внутривидовой борьбе происходит сохранение популяции и вида за счет гибели слабых, совершенствование вида в направлении большей приспособленности к факторам, вызывающим эту борьбу. Примеры внутривидовой борьбы: в одновозрастном хвойном лесу одни растения широко раскинули крону и больше улавливают света, их корни проникают глубже и достают воду, питательные вещества, принося ущерб слабым; состязание между хищниками одной популяции за добычу; внутривидовой каннибализм, борьба за главенство в стае.

Есть еще форма борьбы за существование – *с неблагоприятными условиями неорганической природы*. При изменившихся или крайних условиях среды имеет место обострение внутривидовой борьбы, наблюдается выживание более приспособленных, что приводит к совершенствованию вида. Например, у растений пустыни происходит редукция листьев и образование длинных корней, что обеспечивает выживание их при недостатке влаги; у истребляемых видов (как сорняков) имеет место огромная семенная продуктивность и способность к вегетативному размножению; у грибов-паразитов наблюдается обильное спорообразование; в зимнее время у животных меняется окраска и густота шерсти, они впадают в спячку. Ч. Дарвин подчеркивал, что в борьбе за существование выступают два процесса. Ограниченность условий, необходимых для жизни и размножения, приводит особей данного вида к соревнованию в добывании средств к жизни, к соревнованию в средствах защиты своей жизни и жизни потомства, с одной стороны. С другой стороны, столкновение особей вида с врагами и вредными влияниями приводит к устранению от жизни и размножения, или к элиминации. Например, борьба за существование происходит не между лисицами и зайцами, а между лисицами с одной стороны и зайцами с другой стороны. Эти обе стороны всегда одинаково выражены. Итак, борьба за существование является отбирающим фактором в природе.

5 Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину

Из приведенного выше материала видно, что когда отдельные особи различаются по своим качествам и оказываются в данной об-

становке не одинаково активными, выносливыми или защищенными, тогда проявляется их избирательное устранение. В соревновании побеждают, переживают и оставляют потомство более приспособленные, то есть особи, которые лучше добывают себе пищу, полнее ее используют, успешнее защищаются или скрываются от врагов, или избегают вредных физических влияний. Выживание особей статистически в среднем зависит от тех незначительных отличий, незначительных преимуществ, которыми особь отличается от множества других. Это показывает на значение неопределенной индивидуальной изменчивости. В результате сопоставления фактов борьбы за существование и всеобщей изменчивости признаков и свойств Ч. Дарвин пришел к заключению о неизбежности в природе избирательного уничтожения одних особей и выживания, размножения других – естественного отбора. Под естественным отбором Ч. Дарвин подразумевает процесс переживания наиболее приспособленных и гибель менее приспособленных организмов. Естественный отбор не следует рассматривать как сознательный выбор, а как сохранение организмов в результате действия факторов, реально существующих в природе. Этим положением подчеркивается материалистическая трактовка естественного отбора. Из нее следует, что в природной обстановке при постоянном естественном отборе особей, более соответствующих условиям существования, постоянно и постепенно происходит изменение старых и образование новых форм (важный результат отбора). Отбор действует через сохранение, накопление и усиление в ряду поколений мелких, но полезных наследственных изменений. Благодаря этому образуются приспособления, создается органическая целесообразность – приспособленность организмов. Так Ч. Дарвин впервые правильно решает вопрос об удивительном явлении приспособленности организмов к окружающей среде. Это определяется не мистической целью, к которой стремятся организмы (как полагал Ж.Б. Ламарк), не волей творца, создавшего в природе гармонию (взгляды представителей теологии, телеологии), а постоянно действующим в природе через естественный отбор законом совершенствования приспособлений относительно конкретной среды. История развития органических форм есть, по теории Ч. Дарвина, и история развития приспособлений к окружающей среде.

Таким образом, Ч. Дарвин показал, что предпосылками естественного отбора являются наследственная изменчивость, борьба за существование, неизбежными результатами отбора – возникновение новых приспособлений, новых видов и на этой основе – таксономиче-

ского и экологического разнообразия.

Обстоятельства, благоприятствующие естественному отбору:

1) большая частота неопределенных изменений; 2) многочисленность особей вида, увеличивающая вероятность появления изменчивости; 3) неродственное скрещивание, расширяющее изменчивость; 4) изоляция (главным образом, географическая); 5) широкое распространение вида; 6) накапливающее действие естественного отбора как основное условие успеха отбора.

Сравнение естественного отбора с искусственным: 1) различия между естественным и искусственным отбором имеются в том, что естественный отбор действует медленно, а искусственный отбор – быстро (методический отбор); отбирающим фактором является: при искусственном отборе – человек, при естественном – борьба за существование; при искусственном отборе, в отличие от естественного, создаются формы, полезные человеку, может иметь место накопление признаков, не приносящих пользу для их обладателя; 2) сходство между естественным и искусственным отбором заключается в том, что в одном и другом случае отбираются (сохраняются) особи с незначительными полезными отклонениями в поколениях; материалом для того и другого отбора служит индивидуальная наследственная изменчивость; результатами отбора являются новые формы: при искусственном отборе – сорта и породы, при естественном – виды и более крупные таксоны; механизм действия как искусственного, так и естественного отбора состоит в накоплении изменений в последовательном ряде поколений. Следует подчеркнуть, что установление Ч. Дарвином механизма действия искусственного отбора было важным, так как это позволило ему по аналогии сделать вывод о механизме естественного отбора. В механизме действия искусственного отбора по накоплению различий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса – действие естественного отбора.

6 Оценка теории Ч. Дарвина

Теория Ч. Дарвина является одной из выдающихся естественно-научных теорий. Ч. Дарвином определены факторы эволюции – изменчивость, наследственность, естественный отбор как основная движущая сила эволюции. Благодаря теории Ч. Дарвина в биологию широко проник исторический метод, получили разрешение важные биологические проблемы – видообразования и органической целесообразности. Теория Ч. Дарвина является всеобъемлющей теорией

эволюции, так как она объясняет непрерывный процесс усовершенствования организации, факты поразительного приспособления организмов к условиям существования, исключительное многообразие органических форм. Эта теория приобрела характер общеприродоведческой концепции.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 3. ФОРМИРОВАНИЕ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период
- 2 Критические выступления против теории Ч. Дарвина
- 3 Основные этапы развития эволюционной теории в XX веке
- 4 Постулаты СТЭ

1 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период

Во второй половине XIX в. после появления теории Ч. Дарвина происходит преобразование биологических наук, широкое проникновение в биологию исторического, эволюционного подхода. Теория Ч. Дарвина привлекла внимание биологов к изучению эволюционного процесса, началась интенсивная разработка общебиологических проблем. Положения, изложенные Ч. Дарвином, послужили прочным фундаментом для дальнейшего развития морфологии, анатомии, эмбриологии, палеонтологии, физиологии, биогеографии, экологии. Широкое распространение эволюционных идей вызвало появление: эволюционной палеонтологии, эволюционной морфологии, эволюционной эмбриологии, исторической биогеографии и др. Филогенетическое направление на определенный период становится главным в

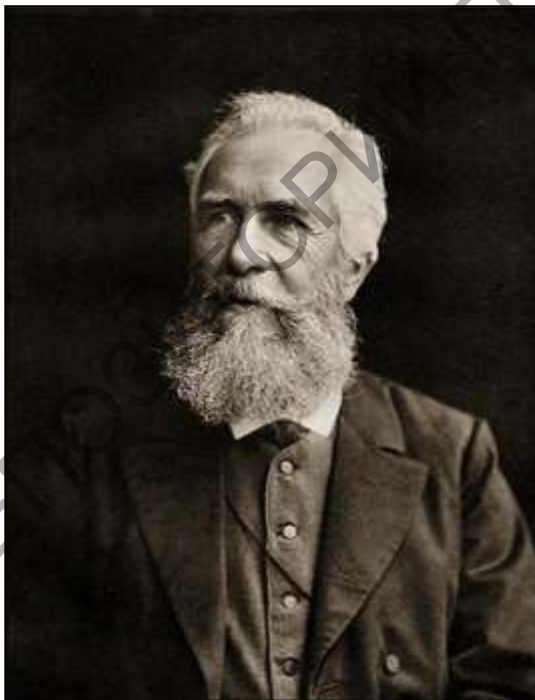


Рисунок 3.1 – Эрнст Гёккель
(1834-1919)

большинстве отраслей биологии, а эволюционный подход – основой и методологией специальных дисциплин. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем (рисунок 3.1) метод «тройного параллелизма» – сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии. Анализ конкретного материала стал осуществляться с позиций исторического развития, начали проводиться исследования по установлению родства организмов и восстановлению истории происхождения всех организмов. Это позволило в сравнительно короткий срок получить новую и очень важную информацию.

Вторая половина XIX в. – это период интенсивного построения филогенетических древ для всех крупных групп растительных и животных организмов. Основу всей филогенетической сравнительной анатомии позвоночных животных дал немецкий ученый К. Гегенбаур. Он разработал ряд крупных ее разделов – теорию происхождения черепа, происхождения конечностей, развития позвоночника. В сравнительной анатомии беспозвоночных животных была проделана аналогичная работа А. Лангом. Т. Гексли провел сравнение первичных зародышевых листков с основными слоями тела кишечнополостных – эктодермы и энтодермы, а Э. Геккель построил на этих фактах *теорию гастреи*, т.е. предположил, что предком всех многоклеточных животных было существо с двухслойным телом, подобным зародышевой гастрале. Теорию происхождения многоклеточных (*теорию паренхимы*) разработал И.И. Мечников (рисунок 3.2), где привел доказательства происхождения многоклеточных организмов от одноклеточных путем дифференцировки колониальных форм. Как часть филогенетической морфологии развивалась эмбриология. Основателями эволюционной сравнительной эмбриологии стали А.О. Ковалевский и И.И. Мечников. Дальнейшей разработке *теории зародышевых листков* способствовали классические работы этих ученых по эмбриональному развитию различных низших беспозвоночных. Было установлено существование у них общей стадии – гастролы. Очень сходной у этих животных оказалась и стадия бластулы, а в ряде случаев имелось поразительное сходство органогенеза. Это позволило сделать



Рисунок 3.2 – Мечников Илья Ильич (1845-1916)

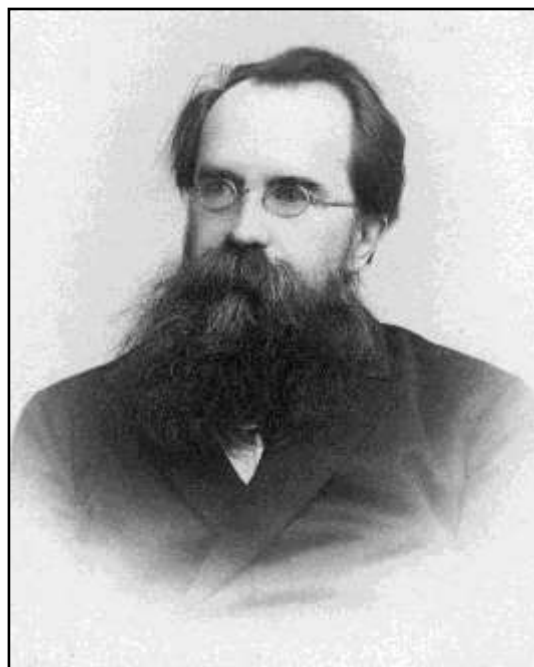


Рисунок 3.3 – Ковалёвский Александр Онúфриевич (1840-1901)

вывод, что все группы животного царства в принципе имеют общую основу развития. И.И. Мечников совместно с А.О. Ковалевским впервые высказали мысль о гомологии зародышевых листков беспозвоночных и позвоночных животных. Это придало теории зародышевых листков новое филогенетическое содержание и существенно изменило ее по сравнению с топографической теорией зародышевых листков, предложенной ранее Х. Пандером, К. Бэрм и др. Опираясь на эволюционную теорию И.И. Мечников, используя сравнительный и исторический методы, разработал теорию фагоцитоза. Он показал, что внутриклеточное пищеварение у простейших – это обычное, еще не выполняющее защитных функций пищеварение, с усложнением организации фагоцитоз становится не только функцией питания, но и защитной, а у позвоночных животных – это уже только защитное приспособление. Личиночному развитию ракообразных были посвящены исследования Ф. Мюллера. Они привели к установлению теории рекапитуляции. Э. Геккель создал первое филогенетическое древо животного мира. Ф. Мюллер и Э. Геккель подняли вопрос о соотношении онто- и филогенеза. На основе теории эволюции началась интенсивная разработка палеонтологии. Значительный вклад в ее развитие внесли О. Марш и В.О. Ковалевский. Они впервые восстановили геологическую историю современного животного – лошади, ряд постепенных изменений предков которой является до сих пор одной из прекраснейших иллюстраций эволюции. Работы В.О. Ковалевского также позволили установить некоторые закономерности эволюции копытных. Представления В.О. Ковалевского о существовании адаптивного и инадаптивного направлений в эволюции имели большое значение и вошли в науку под названием «закона В.О. Ковалевского». Благодаря работам К.А. Тимирязева под влиянием эволюционной теории развивалась физиология растений. Он впервые доказал, что фотосинтетические реакции подчиняются закону сохранения энергии. Усвоение углерода растениями, поглощение света К.А. Тимирязев рассматривал как приспособления, возникшие в ходе длительной эволюции при постоянном взаимодействии растений с окружающей неживой природой. Результатами своих исследований он показал связь органического мира с неорганическим, что было важно для подкрепления эволюционной теории. К.А. Тимирязев выявил также принципиальное химическое и физиологическое сродство в строении хлорофилла растений и гемоглобина крови животных. Это было первым физиологическим доказательством единства происхождения растений и животных. Под воздействием эволюционной теории постепенно

развивается и эволюционная физиология животных, основателем которой является И.М. Сеченов (рисунок 3.4). Учитывая природу организмов и их связь с окружающей средой, он раскрывает особенности



Рисунок 3.4 – Сеченов Иван Михайлович (1829-1905)

развития психических процессов в онтогенезе человека и в эволюции животного мира в целом. Особенностью психической деятельности человека и животных, по его мнению, являются приспособления, возникшие в ходе эволюции. В рассматриваемый период заложены основы фитоценологии и начала развиваться геоботаника. Эти науки были связаны с именами А.Н. Бекетова, В.В. Докучаева и др. Изучение закономерностей формирования растительных сообществ стало возможным благодаря учету их эволюционных преобразований.

Итак, на основании анализа хода филогенетического развития отдельных групп вскрываются важные принципы и формируются основные черты эволюции групп. Все новые явления и факты в биологии описываются с позиций дарвинизма. В его развитии большое значение имели работы: Э. Геккеля, Ф. Мюллера, К. Гегенбаура в Германии; Т. Гексли, А. Уоллеса, Дж. Гукера в Англии; И. И. Мечникова, А.О. и В.О. Ковалевских, И.М. Сеченова, К.А. Тимирязева, А.Н. Бекетова, В.В. Докучаева в России; А. Грея в Америке и др.

2 Критические выступления против теории Ч. Дарвина

Несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством биологов, многие ведущие ученые либо не признали (Р. Оуэн, К. Бэр), либо принимали учение об эволюции путем естественного отбора с оговорками или выдвигали серьезные возражения (Л. Агассиц, А. Келликер, К. Негели и др.). Этому в немалой степени способствовало то, что взгляды Ч. Дарвина на всемогущество отбора и особенности возникновения новых видов встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Ч. Дарвин). Были возражения против дарвинов-

ской трактовки происхождения сложных органов путем постепенных изменений. Возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения, на первый взгляд, было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений. Ч. Дарвин, однако, на примере происхождения глаза ясно показал, что процесс эволюции включает ряд последовательных этапов, которые характеризуются возникновением новых качеств в результате непрерывных и постепенных изменений. Недостаточным казался принцип отбора и для объяснения первых стадий развития полезных уклонений. Ряд ученых, критикуя Ч. Дарвина, утверждали, что теория естественного отбора не объясняет начальных стадий возникновения новых органов, поскольку их зачатки не могут нести в себе будущие функции, то есть они бесполезны и поэтому не попадают под давление отбора. Например, Дж. Майварту было не понятно, как под действием естественного отбора образовались млечные железы у млекопитающих. Ч. Дарвин по этому поводу писал: «Развитие млечных желез не имело бы значения и не попало бы под влияние отбора, если бы новорожденные не могли в то же самое время пользоваться их выделениями». Этим примером подчеркивается положение, согласно которому незначительные индивидуальные изменения при определенной жизненной ситуации, обеспечивая успех в борьбе за существование, имеют большое значение. Некоторым современникам Ч. Дарвина казалось невероятным случайное совпадение многих индивидуальных изменений организмов с требованиями среды. Это было довольно веское возражение против теории естественного отбора. Однако в теории Ч. Дарвина речь идет не о случайных совпадениях благоприятных единичных изменений организмов, а о закономерном их соответствии условиям среды, которое достигается действием естественного отбора.

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

кинса», ввиду трудности его объяснения в начальном периоде. Для опровержения возражения Дженкинса необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия законов Г. Менделя. В то же время, тогда были известны многочисленные факты, свидетельствовавшие против «растворения признака в скрещивании». Например, характерная горбинка на носу у представителей королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счету поколения. По расчетам Ф. Дженкинса признак должен был уменьшиться в 128 раз. Четырнадцатый по счету поколений герцог Шрюсбери имел, как и основоположник рода (500 лет назад), сросшиеся первые и вторые фаланги на пальцах рук. Но эти факты оставались вне внимания исследователей-эволюционистов.

Иногда критические выступления в отношении теории Ч. Дарвина касались его переоценки значения перенаселения и недооценки важности качественных преобразований. Однако трактовка данных положений совершенно не затрагивала сущности его теории.

Существовал и другой фронт исследований, прямо или косвенно противопоставляемый дарвинизму. Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики. В это время (конец XIX - начало XX вв.) не только в биологии, но и в других областях естествознания, нападки на материалистические взгляды усилились. Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора разошлись. Эволюционное учение распространялось шире и шире, а теория естественного отбора – центральное звено всей эволюционной теории – стала подвергаться более жесткой критике. Причин этому было несколько, но основная заключалась в отсутствии достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристиках живого на Земле – наследственности и изменчивости.

Выступая против основных положений теории Ч. Дарвина, генетики этого периода опирались на следующие принципы. Во-первых, по их мнению, в теории имеется еще слабое экспериментальное обоснование. Они утверждали, что причины эволюции необходимо изучать вне всякой связи с теоретическими суждениями. Один из наиболее ярких выразителей такого взгляда – У. Бэтсон писал, что «мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции». Во-вторых, наследственная изменчивость рассматривалась в качестве главного и непосредственного фактора эволюции, а отбору отводилась второстепенная роль браковщика неудачных мутантных и гибридных форм. Г. де Фризом (1889) была выдвинута гипотеза эволюции, согласно ко-

торой новые виды возникают сразу, скачкообразно, посредством появления отдельных крупных изменений наследственности (мутаций) без ведущего участия естественного отбора. В работах В. Иоганнсена (1903) была показана неэффективность отбора в чистых линиях (в потомстве одной самооплодотворяющейся особи, гомозиготном по большинству признаков). И хотя таких гомозиготных групп особей в природе не встречается, веру в могущество отбора эти эксперименты подрывали.

В общем, причиной критических выступлений против теории естественного отбора Ч. Дарвина было то, что ей «не хватало» генетической основы.

3 Основные этапы развития эволюционной теории в XX веке

В развитии эволюционной теории выделяют пять основных этапов. Первый этап – 1859-1900 гг. увенчался крушением концепции постоянства видов. Креационизм потерял значение доминирующего в биологии мировоззрения. Второй этап – 1901 г.- начало 20-х годов - связан с переходом в конце XIX в. от описательного и сравнительного методов изучения эволюции, во-первых, к экспериментальным исследованиям отбора как причины возникновения и сохранения адаптаций и, во-вторых, к изучению в природных условиях естественного отбора как причины образования разновидностей и видов. На фактических данных была дана характеристика наследственной изменчивости. Вместе с тем, в этот период наблюдается резкое обострение борьбы между дарвинизмом и другими направлениями, продолжавшейся до середины 20-х годов XX в. Главная причина этого состоит в следующем. В начале становления генетики ее положения были использованы для создания новых концепций эволюции. Сам по себе этот факт был знаменателен. Он свидетельствовал о тесной связи генетики с теорией эволюции, но время их объединения было впереди. Третий этап в развитии теории эволюции приходится на конец 20-х – начало 30-х годов, когда идет формирование синтетической теории эволюции. Четвертый этап включает период с конца 30-х до начала 50-х годов. Пятый этап начинается в 50-х и продолжается до 80-х гг. [34].

4 Постулаты СТЭ

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) представляет собой синтез, объединение дарвинизма (теория Ч. Дарвина и его сторонников) с генетикой, экологией, другими науками. Путь к синтезу был не простым. Первым шагом на этом пути может считаться вскрытие законо-

мерностей распределения хромосом при клеточном делении. Основываясь на этих фактах, А. Вейсман выдвигает *принцип невозможности передачи по наследству благоприобретенных признаков*. На рубеже XIX-XX вв. профессор Московского университета А.А. Колли поставил вопрос о молекулярном механизме передачи признаков по наследству. В 1927 году русский ученый Н.К. Кольцов сделал предположение о наличии «наследственных молекул», открытых много лет спустя, и о матричной репродукции хромосом. При синтезе дарвинизма и генетики положительную роль сыграла мутационная гипотеза эволюции Г. де Фриза, ускорив накопление точных данных по наследственной изменчивости в живой природе. Но следует подчеркнуть, что Г. де Фриз отрицал творческую роль отбора, принимал трактовку вида как генетически далее не разложимой единицы, отличающейся от другой подобной единицы лишь по одному наследственному признаку. Так, низкорослые и высокорослые мутанты энотеры Г. де Фриз считал вполне самостоятельными видами. Большое значение в формировании СТЭ имела окончательно оформившаяся, благодаря работам Т. Моргана, А. Стертеванта и др., хромосомная теория наследственности. В потоке генетических исследований формируется «принцип Харди-Вайнберга», согласно которому при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными. В 1920 г. Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Он объяснял это явление тем, что в генотипе одного из членов близких видов закодирована возможность образования того или иного признака. Поэтому с высокой степенью вероятности можно предполагать нахождение подобного признака и у других видов данной группы. В соответствии с указанным законом «чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходства в изменчивости их признаков». Закон Н.И. Вавилова имеет общеприкладное значение, он облегчает поиски нужных для селекции мутантных растений и животных. В 1926 году С.С. Четвериков написал работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики». Ее приравнивают по значимости к трудам Г. Менделя. Выход в свет работы, по сути, дал начало синтетической теории эволюции (хотя название это появилось позже). С.С. Четвериков на основе большого фактического материала делает следующие обобщения: 1) в природе мутационный процесс происходит также, как в лабораторных опытах, что позволяет данные последних переносить на природные ситуации; 2) возникновение новых мутаций происходит непрерывно у всех живых организмов, но боль-

шинство из них оказывается рецессивными по отношению к дикому виду; чем дольше существует популяция, тем больше в ней накапливается скрытых мутаций; 3) преобладание панмиксии у большинства природных популяций обеспечивает проявление закона Харди–Вайнберга, в противоположность этому ограничение панмиксии, распад единой популяции нарушает скрещивание между её группами, изоляты приобретают иной генофонд, что имеет значение для эволюционных преобразований. По данным С.С. Четверикова численность популяций меняется, часто пульсирует с сезонной, годовой и многолетней периодикой. Такие колебания – “волны жизни” также имеют значение для эволюции. При этом, важно то, что очередная волна начинается с небольшой популяции с сильно смещенным равновесием генов, нарушением частоты их встречаемости. В новой популяции особи не могут быть хранителями всех генов родительской популяции. Редкие раньше гены могут случайно возрасти в числе, благодаря размножению их обладателей. Поэтому новая популяция будет иметь иной мутационный фонд, чем родительская, и эволюция ее пойдет по другому. С.С. Четвериков отмечает, что важнейшим фактором эволюции является естественный отбор. Все другие факторы изменяют численность генов в популяции случайно, ненаправленно. Только отбор – процесс направленный. Именно он осуществляет обратную связь между условиями обитания и генофондом популяций. Следует отметить важность обобщений, сделанных С.С. Четвериковым, и прежде всего его вывод о насыщенности природных популяций разными мутациями. В ходе «переработки» мутаций под действием естественного отбора осуществляется процесс эволюции.

В связи с развитием генетики, экологии, других наук, в 1930-х – 1940-х годах происходит накопление новых биологических данных, способствовавших укреплению дарвинизма. К 1930-м годам работами английских ученых Р. Фишера, Дж. Холдейна, С. Райта была создана математическая теория эволюции, позволяющая формализованно описывать изменения генетической структуры популяций. Благодаря изучению генетического состава популяций удастся вскрыть основные закономерности начальных этапов эволюции. В качестве субстрата и элементарной единицы эволюции стали рассматривать популяцию. Исследования, проведенные Р.А. Фишером, Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым, С. Райтом и др., показали, что в эволюции большую роль играет изменение частоты встречаемости аллелей благодаря колебаниям численности популяций, утраты генов, то есть благодаря «генетико-автоматическим процессам» или «дрейфу генов». Ге-

нетические исследования позволили проанализировать основные моменты протекания эволюционного процесса от появления нового признака в популяции до возникновения нового вида. Точные подходы помогли выяснить роль отдельных *эволюционных факторов*, сформулировать представления об *элементарной эволюционной единице* (популяция), *элементарном эволюционном материале* и *явлении*. Все это привело к созданию Н.В. Тимофеевым-Ресовским и Ф.Г. Добржанским в 1937-1939 гг. *учения о микроэволюции* – одного из главных разделов современной теории эволюции. Термин «*микроэволюция*» был впервые использован Ю.А. Филипченко в 1927 г., для того, чтобы подчеркнуть несводимость, на взгляд автора, процессов эволюции крупного масштаба к процессам видообразования. В современном смысле термин был предложен Ф.Г. Добржанским (1937 г.) и Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1938 г.). Микроэволюция включает относительно небольшие отрезки времени, ее процессы разыгрываются на ограниченных территориях и включают явления, протекающие в популяциях и низших таксонах, заканчиваясь механизмами видообразования.

В XX в. получили дальнейшее изучение экологические факторы эволюции. Знаменательно было то, что вновь после Ч. Дарвина широко исследуется борьба за существование (Дж. Холдейн, Г.Ф. Гаузе и др.). Исследованиями В.Н. Сукачева и его учеников было установлено, что изменения интенсивности борьбы за существование в посевах растений разной плотности и разного качественного состава приводят к избирательному переживанию более стойких особей. Выяснилось, что даже при значительной степени загущения общей угнетенности растений не происходило, а всегда наблюдалось выживание одних особей при гибели других. В.Н. Сукачев сделал важный вывод о том, что борьба за существование есть реальный факт, что она в итоге неизбежно приводит к адаптивным эволюционным преобразованиям. Эти работы были признаны классическими в биологии и вошли во многие сводки по эволюционной теории. Экспериментальное изучение борьбы за существование проводилось и на животных. Было установлено, что важным регулятором плотности особей у животных является обострение внутривидовой конкуренции. Плотность влияет и на основные процессы жизнедеятельности (рост, активность поведения в добыче пищи и размножении). В рассматриваемый период проводится детальное экспериментальное и математическое изучение не только борьбы за существование, но и естественного отбора, имеет место развитие теории вида – Н.И. Вавилов, Э. Майр, К.М. Завад-

ский, В. Грант и др. Значительный прогресс в изучении механизмов эволюционного процесса способствовал разработке не только проблем микроэволюции, но и более крупного, макроэволюционного уровня – работы Н.И. Вавилова, Дж. Симпсона, А.Н. Северцова и др. А.Н. Северцов и его школа проводили комплексную программу исследований в области эволюционной морфологии. Было создано учение об изменениях онтогенеза как источнике филогенетических преобразований, разработаны положения о главных направлениях эволюционного процесса, установлены закономерности прогрессивного развития. Большой вклад в создание синтетической теории эволюции внес И.И. Шмальгаузен. Он высоко оценил важность дарвиновской идеи о борьбе за существование. Им выделены и рассмотрены во взаимосвязи 2 формы естественного отбора: движущий и стабилизирующий, создана теория стабилизирующего отбора. Опубликованные И.И. Шмальгаузенем работы охватили важнейшие проблемы дарвинизма, наиболее значительными из них являются – «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939-1940), «Факторы эволюции» (1946), «Проблемы дарвинизма» (1969). В рассматриваемый период вышел ряд изданий, названия которых показывают их общую направленность: «Генетика и происхождение видов» (1937) Ф.Г. Добржанского, «Систематика и происхождение видов» (1947), «Зоологический вид и эволюция» (1968) Э. Майра, «Эволюция. Современный синтез» (1942) Дж. Хаксли. Ф.Г. Добржанский предложил различать три уровня эволюционных преобразований внутри вида, в конечном итоге приводящих к образованию видов и более крупных таксонов. Первый уровень сводится к процессам наследственной изменчивости – мутациям и рекомбинациям. Судьба мутаций и рекомбинаций определяется комплексом факторов, действие которых составляет второй уровень эволюционных преобразований. На этом уровне осуществляется *отбор* наиболее благоприятных мутаций и рекомбинаций генов. Важное значение на этом уровне имеет миграция и изоляция. Миграция особей способствует расселению мутантов в более подходящие условия, что может оказаться причиной распада вида на новые внутривидовые формы. Этому способствует и изоляция. Отбор, миграция и изоляция, а также мутации и рекомбинации, преобразуют генетическую структуру популяций в соответствии с разными условиями обитаниями вида. Итогом эволюционных преобразований на этих уровнях является внутривидовая дифференциация. На третьем уровне эволюции происходит образование самостоятельных видов из внутривидовых форм. В русском переводе вышла книга

Дж. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (1948). Автор к наиболее существенным факторам, влияющим на скорость и пути эволюции, относит: изменчивость, частоту мутаций, характер мутаций, быстроту смены поколений, размеры популяций и естественный отбор. В книге относительно мутаций указано, что если бы частота мутаций способна была стать столь высокой, а прочие факторы столь слабыми, то в этом случае они могли бы быть определяющим фактором эволюции. Кроме того, мутации могли бы стать основным фактором эволюции при условии, если бы они были строго направлены, а не случайны. Однако мутации случайны по отношению к приспособительному оптимуму, приспособительной может оказаться лишь небольшая их часть и она меньше 50%. При этих условиях общий эффект мутаций является деструктивным. Вместе с тем, как отмечает Дж. Симпсон, высокую изменчивость в популяции можно рассматривать как своего рода банк, где на текущем счету находятся мутации и откуда их можно при первой надобности изъять, не ожидая возникновения новых. Нейтральные и вредные признаки (в особенности, но не только, рецессивные) могут сохраняться и в случае изменения направления отбора стать полезными. Что касается естественного отбора внутрigrупповых, межиндивидуальных изменений, то он, по мнению автора, является по существу, творческой силой, так как определенно приводит к возникновению групп (популяций) нового качества.

Основные постулаты синтетической теории эволюции выражаются следующим образом [3]:

- Материалом для эволюции служат наследственные изменения – мутации (как правило, генные). Мутационный процесс – поставщик материала для отбора – носит случайный и ненаправленный характер.
- Основным движущим фактором эволюции является естественный отбор, возникающий на основе борьбы за существование.
- Наименьшей эволюционирующей единицей является популяция.
- Эволюция носит в большинстве случаев дивергентный характер, то есть один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.
- Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование как этап эволюционного процесса представляет собой последовательную смену одной временной популяции чередой последующих временных популяций.
- Вид состоит из множества соподчиненных морфологически,

физиологически, биохимически, генетически, экологически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов и популяций. Однако известно не мало видов с ограниченными ареалами, в пределах которых не удастся выделить самостоятельные подвиды, а реликтовые виды могут состоять из единственной популяции. Существование таких видов, как правило, не долговечно.

- Вид существует как целостное и замкнутое образование. Целостность вида поддерживается миграциями особей из одной популяции в другую, при которых наблюдается обмен аллелями («поток генов»).

- Поскольку основным критерием вида является его репродуктивная изоляция, то этот критерий не применим к формам, у которых отсутствует половой процесс (прокариоты, низшие эукариоты).

- Макроэволюция на уровне выше вида (род, семейство, отряд, класс и др.) идет путем микроэволюции. Согласно СТЭ, не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюции, то есть, для эволюции групп видов живых организмов характерны те же предпосылки и движущие силы, что и для микроэволюции.

- Любой реальный (а не сборный) таксон имеет монофилетическое происхождение.

- Эволюция имеет ненаправленный характер, то есть не идет в направлении какой-либо конечной цели.

Таким образом, в XX веке в биологических науках были сделаны открытия большого теоретического и практического значения. Благодаря формированию СТЭ в биологии оформилась целостная система взглядов на субстрат, причины, закономерности эволюционного процесса. Для создания СТЭ большую роль сыграли исследования Н.И. Вавилова, Т. Моргана, С.С. Четверикова, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Ф.Г. Добржанского, Р. Фишера, С. Райта, И.И. Шмальгаузена, Н.П. Дубинина, Б. Ренша, Дж. Гексли, Дж. Симпсона и др.

Синтетическая теория эволюции вскрыла глубинные механизмы эволюционного процесса, накопила множество фактов и доказательств эволюции живых организмов, объединила данные разных биологических наук. Важные открытия, сделанные выдающимися учеными, подтвердили положение дарвинизма, что факторами эволюции являются наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор. Во взаимодействии они определяют образование адаптаций и видов, но направляет эволюцию естественный отбор. Развитие теории эволюции в новых условиях означало торжество принципов дарвинизма, поскольку ее фундамент составило уче-

ние о естественном отборе как главном движущем и интегрирующем факторе эволюции.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 4. ПОНЯТИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

- 1 Формирование учения о микроэволюции, его задачи
- 2 Генетическая изменчивость – материал для эволюции
- 3 Характеристика наследственной изменчивости, как элементарного эволюционного материала
- 4 Роль среды в проявлении изменчивости, роль ненаследственных изменений в эволюции
- 5 Популяция как элементарная эволюционная единица

1 Формирование учения о микроэволюции, его задачи

Во времена Ч. Дарвина и в последующую эпоху расцвета его эволюционного учения почти ничего не было известно о двух таких основных явлениях жизни и наиболее общих характеристиках живых организмов на Земле как наследственность и изменчивость. Явления наследственности и изменчивости живых организмов были известны людям, но научных представлений о характере и механизмах наследования признаков и их изменчивости не было. Лишь после развития современной генетики с начала XX столетия появилась возможность положить достаточно точные сведения об основных закономерностях наследования и изменчивости признаков и свойств организмов в основу нового – микроэволюционного этапа изучения эволюционного процесса. Как отмечено выше, одним из важных положений в учении о микроэволюции является положение, об элементарном эволюционном материале, которым является наследственная изменчивость.

Как известно, строгий и достаточно точный анализ в любой области возможен лишь тогда, когда удастся вычлениить и описать элементарные структурные единицы и явления. Благодаря использованию генетических идей и подходов оно стало возможным в отношении эволюционного процесса. Микроэволюция – эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием. Термин «микроэволюция» был использован впервые Ю.Д. Филипченко в 1927 г., для того чтобы подчеркнуть несводимость, на взгляд автора, процессов эволюции крупного масштаба к процессам видообразования. В современном смысле термин «микроэволюция» впервые был предложен Ф.Г. Добржанским (1937) и Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1938).

Основные задачи микроэволюции - это изучение факторов и механизмов внутри видовой дифференциации завершающейся видообразованием.

2 Генетическая изменчивость – материал для эволюции

Общие причины генетической изменчивости разнообразны. В основе возникновения изменчивости как всеобщего явления живой природы на молекулярном уровне лежит конвариантная редупликация. Вся наблюдаемая *изменчивость* какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется *фенотипической*. В общей фенотипической изменчивости популяции [17] могут быть выделены две доли: генотипическая, или наследственная, и паратипическая, вызванная внешними условиями.

Как отмечалось ранее, Ч. Дарвин выделял определенную и неопределенную изменчивость. Первая форма изменчивости, означающая по Ч. Дарвину определенную, характерную для данного вида реакцию на изменения внешней среды, по современной терминологии соответствует модификационной. При этом термин Ч. Дарвина в лучшей степени выражает характер изменений по сравнению с индифферентным современным понятием. Неопределенная изменчивость по современным представлениям в значительной степени соответствует мутационной изменчивости. Следует отметить, что и в этом случае терминология Ч. Дарвина является более выразительной. Неопределенность реакций вместе с наследственностью изменений служат наилучшими характеристиками мутаций. Между тем, термин «мутация» не выражает ни того, ни другого. Таким образом, дарвиновские определения основных форм изменчивости являются удачными.

3 Характеристика наследственной изменчивости, как элементарного эволюционного материала

Наследственная изменчивость – это изменения признаков, обусловленные изменениями генотипа и, следовательно, сохраняющаяся в ряду поколений. Выделяют две формы наследственной изменчивости – мутационную и комбинативную. При мутационной изменчивости происходят изменения (мутации) в самих генах, а значит и в генотипе. Эти изменения передаются из поколения в поколение, по наследству. Доля общей изменчивости, которая определяется генотипическими различиями между особями по данному признаку, характеризует наследуемость этого признака.

Признак может меняться только в пределах определенной границы, характерной для каждого вида – нормы реакции. Величина наследуемости разных признаков варьирует, соответственно этому эффективность отбора для разных признаков является различной. Поэтому

путем отбора удается сравнительно быстро добиться увеличения жирности и содержания белка в молоке (величина наследуемости для этих признаков высока – 60-70%), а отбор на величину удоя (наследуемость общей продуктивности не превышает 33%) малоэффективен. Высокая доля генотипической изменчивости популяции определяет успех селекции. Результаты исследований по установлению доли генотипической и паратипической составляющих в общем спектре фенотипической изменчивости, полученные на генетически хорошо изученных видах, позволяют с определенной степенью достоверности предполагать характер наследуемости основных групп признаков в природных популяциях. Изменения наследственного материала – мутации представляют собой элементарный эволюционный материал. Мутации – это дискретные изменения наследственной информации особи (примеры мутаций приведены на рисунке 4.1).

Важнейшими с эволюционной точки зрения характеристиками мутаций признаны: частота возникновения, встречаемость в природных популяциях, влияние мутаций на признаки особей. Мутации возникают внезапно, скачкообразно, стойко передаются из поколения в поколение, они ненаправленны – мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных, так и жизненно важных признаков (рисунок 4.2). По своему проявлению мутации могут быть полезными, вредными и нейтральными, доминантными (очень редкое событие), неполно доминирующими и рецессивными (основная масса мутаций).

Выделяют также генные, хромосомные, геномные, внеядерные мутации. Генные мутации затрагивают изменения одного гена. Эти мутации имеют первостепенное значение для эволюции. Во-первых, они универсальны, присущи всем живым организмам. Во-вторых, частота генных мутаций выше, чем частота других типов мутаций. В-третьих, и это главное, генные мутации вызывают преимущественно мелкие изменения фенотипа, накопление которых в процессе отбора составляет основной путь микроэволюции. Хромосомные мутации изменяют структуру хромосом. Многие из хромосомных мутаций летальны. Рецессивные хромосомные мутации сохраняются в гетерозиготах и пополняют резерв внутривидовой наследственной изменчивости. Геномные мутации заключаются в изменении нормального числа хромосом, строго определенного для каждого вида. Так, у простейших (инфузории) число хромосом в макронуклеусе может увеличиваться в несколько тысяч раз (полиплоидия), что обеспечивает синтез большого количества веществ. Широко распространена полиплоидия

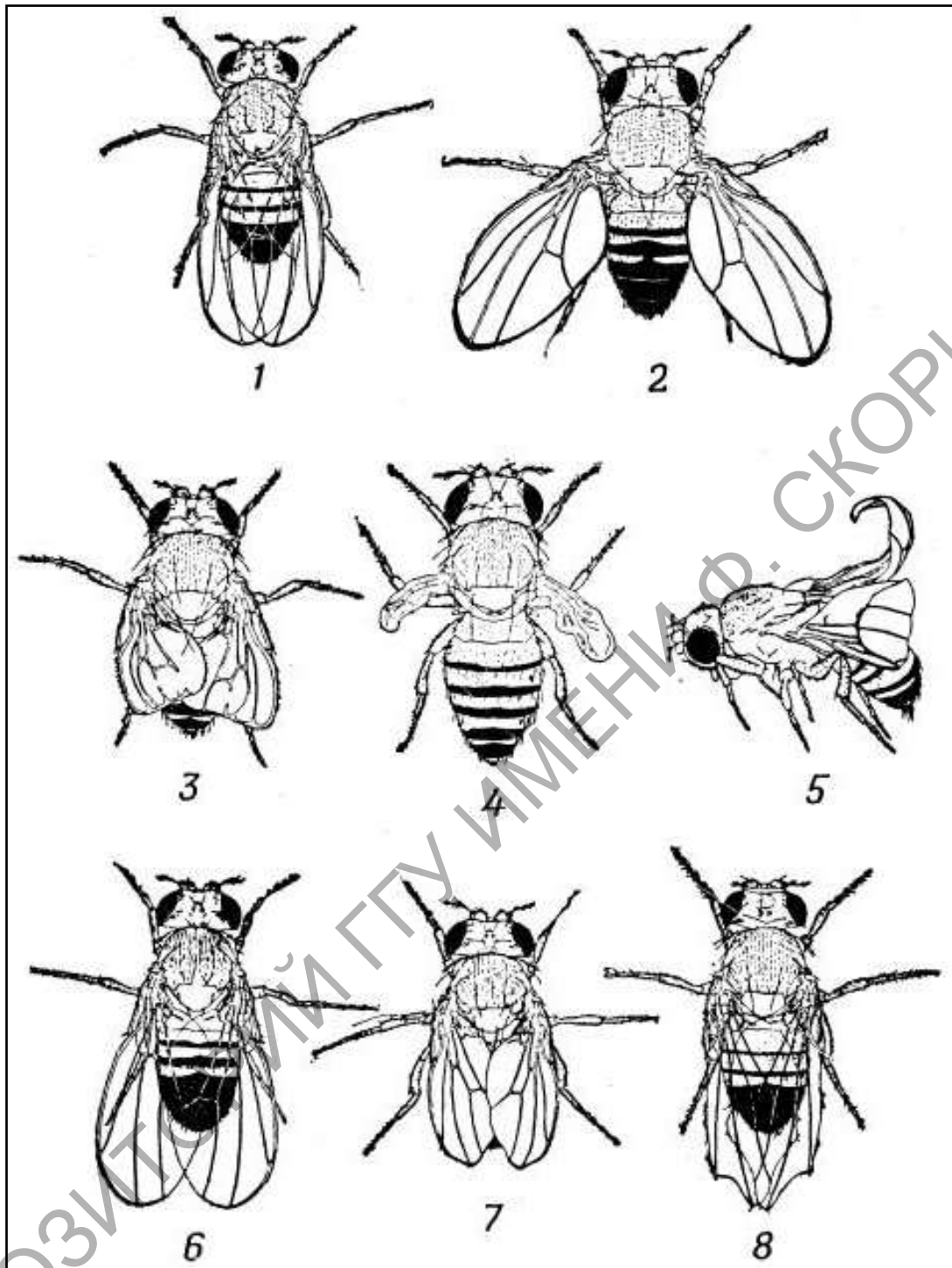


Рисунок 4.1 – Мутации плодовой мушки *Drosophila melanogaster*: 1 - forked (вилочатые щетинки); 2 - dichaete (нехватка двух щетинок и растопыренные крылья); 3 - rudimentary (рудиментарные крылья); 4 - vestigial (зачаточные крылья); 5 - curled (закрученные крылья); 6 - stubble (укороченные и утолщенные щетинки); 7 - miniature (маленькие крылья); 8 - scute crossveinless cut (отсутствие щетинок на щитке и поперечных жилок на крыле и наличие вырезки на вершине крыла)

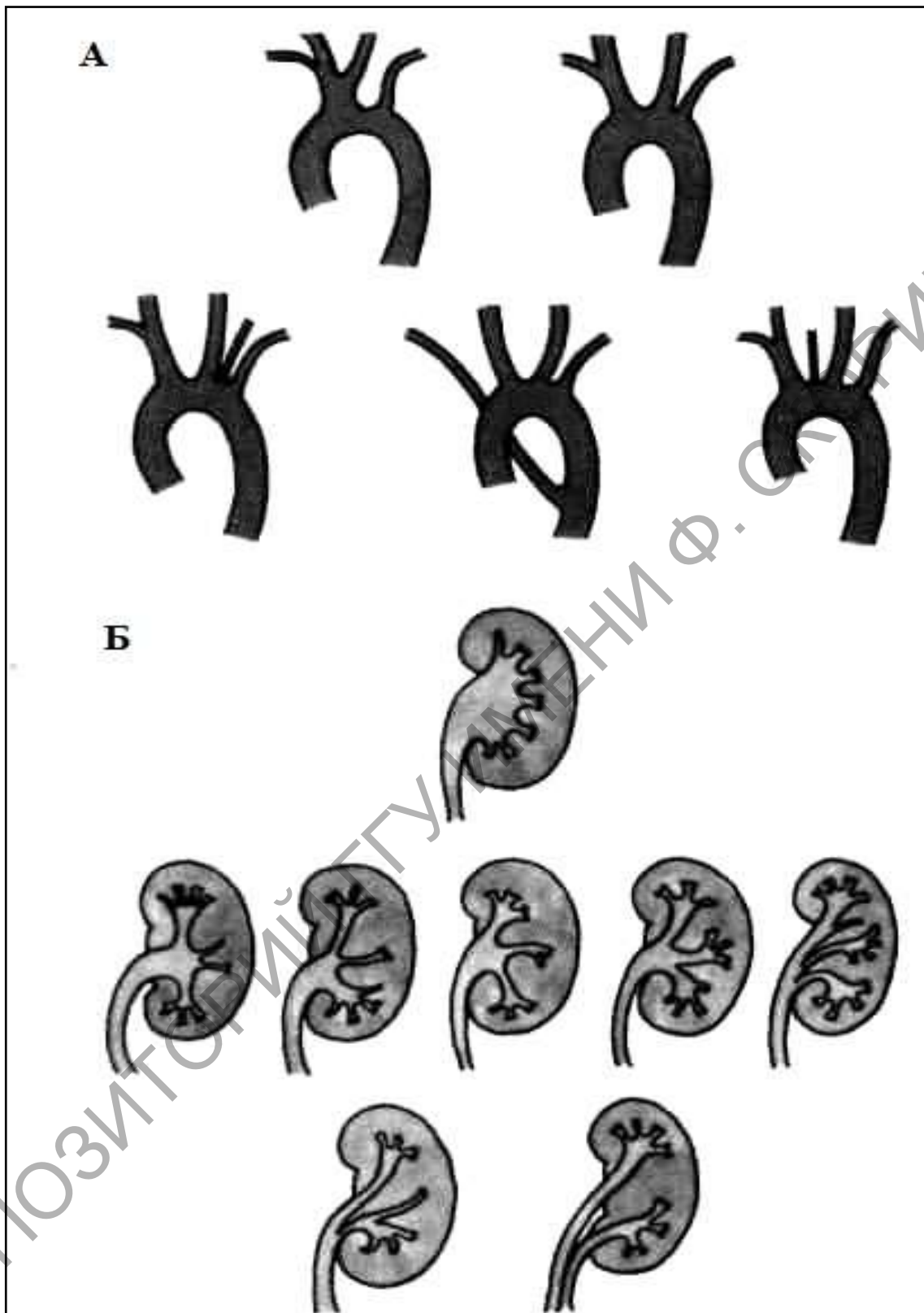


Рисунок 4.2 – Некоторые вариации в отхождении от сердца главного кровеносного сосуда – аорты (А), а также в строении выводящей системы почек (Б)

у растений, в особенности, у высших покрытосеменных. Наблюдаются случаи полиплоидии у животных, в частности у рыб. Геномные мутации имеют большое эволюционное значение: они являются одним из важнейших факторов видообразования и прогрессивной эволюции. Значение для эволюции внеядерных мутаций изучено недостаточно. Однако по сравнению с ядерными мутациями их роль не столь невелика.

Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается числом гамет одного поколения, несущих определенную мутацию по отношению к общему числу гамет. Частоты мутаций, точно определенные для некоторых видов растений, животных, микроорганизмов, составляют в среднем от 10^{-4} до 10^{-9} [17]. Для простоты обычно принимают, что средняя частота мутирования составляет 1×10^{-6} , то есть одна мутация на 1 млн. генов [12]. Частота мутаций неодинакова для разных генов. Общая частота мутаций, складывающаяся из частот мутаций отдельных генов, колеблется у разных организмов от нескольких процентов (бактерии, одноклеточные водоросли, низшие грибы) до 25% (дрозофила) всех гамет одного поколения. При действии мутагенных факторов частота мутаций резко повышается и может достигать значительных величин. Проявление мутаций зависит от генетической среды, в которую попадает мутантный аллель; степени фенотипического проявления мутантного гена, в зависимости от условий, в которых он оказывается. Наследуемость определяет спектр возможных состояний признака – его нормы реакции, но возникновение вариантов этой нормы определяет взаимодействие генотипа и среды. Спектр признаков, затрагиваемых мутациями, очень широкий. Наследственной изменчивости подвержены все морфологические, физиологические, биохимические, этологические и другие признаки и свойства (рисунок 4.2).

При комбинативной изменчивости изменяются сочетания наследственного материала и характер его взаимодействия в генотипе. Комбинативная изменчивость обеспечивает большое разнообразие фенотипов. Если учесть, что фенотипическое выражение данного гена определяется не только внешней, но и генной средой, и в тоже время генная среда неизбежно меняется от поколения к поколению в процессе скрещивания (комбинации геномов родителей), то необходимо признать, что комбинативная изменчивость, то есть изменчивость, возникающая в результате комбинирования генов при размножении, должна иметь в эволюции существенное значение. Комбинаторика не только меняет фенотипическое выражение признаков – она может создавать новые признаки. Так, при скрещивании кур с двумя аллелями,

определяющими форму гребня, в гетерозиготе возникает новая форма гребня (ореховидный).

В сочетании с мутагенезом комбинативная изменчивость заметно ускоряет эволюционный процесс. В целом, наследственная изменчивость живых организмов приводит к полиморфизму, который и является основой для действия естественного отбора.

4 Роль среды в проявлении изменчивости, роль ненаследственных изменений в эволюции

Приспособление организма к известным условиям внешней среды означает, что эти условия становятся необходимыми не только для его нормального существования, но и для его развития. Выработка приспособительности реакций организма показывает, что известные факторы внешней среды становятся необходимыми условиями для самого осуществления этих реакций. Приспособление водяного лютика к жизни в воде, например, означает, что некоторый комплекс факторов водной среды становится необходимым условием, без которого водная форма не может развиваться. Существование нормы реакции организма на изменения внешней среды предполагает существование и нормы условий развития этого организма, в чем и выражается его приспособление. Организм приспосабливается к условиям внешней среды на всех стадиях своего индивидуального развития. Между тем эти условия могут быть весьма различными для разных стадий развития. У растений в наших широтах развитие начинается обычно весной, при большой влажности, при удлиняющемся дне и низкой температуре и заканчивается при большой сухости, при высокой температуре и укорачивающемся световом дне. Весь цикл развития растения обычно хорошо приспособлен именно к этой смене факторов внешней среды. В особенности это видно при сравнении наших растений с южными, которые требуют не столько иных условий температуры и влажности, сколько короткого светового дня для достижения полного развития, цветения и плодоношения.

Биологические данные являются прекрасной иллюстрацией исторической обусловленности всех реакций развивающегося организма. Эти реакции являются результатом эволюции.

Роль ненаследственных изменений в эволюции. Изменчивость, которая возникает в организме в процессе его роста и развития под воздействием разных условий среды, является ненаследственной (паратипической, модификационной) изменчивостью. В настоящее время разделение всей наблюдаемой изменчивости на наследственную и ненаследственную правильно лишь в общих чертах. Ненаслед-

ственных признаков нет: все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственно обусловлены. Наследуется не признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды. Степень варьирования признака, размах модификационной изменчивости называют нормой реакции. Норма реакции является индивидуальной наследственной программой развития. Широта нормы реакции обусловлена генотипом, она складывалась исторически, в результате естественного отбора. Узкая норма реакции свойственна, например, для окраски роговицы глаз, волос, шерсти, жирности молока; широкая норма реакции свойственна таким признакам, как количество цветков в соцветии, количество плодов, форма и величина листьев, молочность крупного рогатого скота, яйценоскость у кур, масса тела. Формирование признака или фенотипа, возможные пределы их изменения не случайны, а определяются генотипом и являются результатом взаимодействия генотипа и окружающей среды. При модификационной изменчивости (возникновении модификаций) имеет место ненаследуемость, групповой характер изменений, соответствие изменений действию определенного фактора среды, обусловленность пределов изменчивости генотипом. Модификации могут иметь приспособительный (адаптивный) характер по отношению к определенным условиям. Примером таких модификаций служат реакции многих амфиботических растений, образующих на суше воздушные стебли и листья, в воде – типичные водные листья. Клетки клубней картофеля, помещенные в темный подвал, содержат пластиды, лишенные хлорофилла. На свету побеги зеленеют, следовательно, синтез хлорофилла зависит не только от соответствующих генов, но и от внешнего фактора – освещенности. Под влиянием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возникает загар – накопление в клетках кожи пигмента меланина. Рост человека в значительной мере определяется генотипом, но подвержен и значительному влиянию среды. Степень развития мышц и массы тела очень сильно зависят от внешних условий (питания, физической нагрузки и т.д.). Модификационный полиморфизм является ярким показателем индивидуальной пластичности организма, дает предпосылки для быстрого его изменения в случае резкого изменения условий существования. Адаптивные модификации приобретают большое значение в эволюции во всех случаях быстрой смены условий существования. Обуславливая переживание особей, они определенным образом сказываются на всем процессе эволюции. В необычных для истории вида условиях среды нередко образуются неадаптивные модификации, называемые морфо-зами. У водяной гречихи при развитии во влажном воздухе образуют-

ся листья, плавающие на воде. Морфозы не имеют приспособительного значения потому, что это новые, ничем не подготовленные реакции на факторы, в природе не встречающиеся, как, например, рентгеновские лучи или химические соединения, отсутствующие в природе, а также крайне высокие или крайне низкие температуры. Морфозы (если организм не гибнет) не только не имеют приспособительного значения, но имеют иногда характер уродливости [31].

Таким образом, изучение разнообразных проявлений изменчивости и их роли в эволюции позволило сформулировать представление о генетических основах эволюции. Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов, поэтому понимание основных генетических процессов, происходящих в популяции, необходимо для всей современной эволюционной теории.

5 Популяция как элементарная эволюционная единица

Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида животных, растений или микроорганизмов распределены в пределах видового ареала неравномерно и плотность видового населения всегда варьирует. Участки с относительно высокой встречаемостью, плотностью особей данного вида чередуются с участками низкой встречаемости, плотности. Такие «центры плотности» населения каждого вида называют, как правило, популяциями. *Популяция* – это совокупность особей одного вида, обитающих на определенной территории, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций. Популяция – минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу. Популяция – самая мелкая, элементарная группа особей, из тех, которым присуща эволюция.

Различают несколько типов популяций. В качестве наименьшей группировки для высших позвоночных выделяют небольшую группу связанных тесным родством организмов – *парцеллу*, или *семью* (Н.П. Наумов, 1963). Примерами такой единицы могут служить прайд львов, гарем у морских котиков.

Выделяют также *микрораспространения*. Группы особей вида, являющиеся менее близкородственными, чем семьи, объединениями, связанные единством территории и тесным экологическим взаимодействием, представляют собой микрораспространения. Примером могут служить колония мышевидных грызунов, стадо оленей. Микрораспространения образуются не у всех видов. Так, лоси ведут почти одиночный образ

жизни. К микропопуляциям приравнивают по рангу так называемые элементарные популяции. Примером их являются нерестовые скопления рыб, близких по возрасту и фенотипу. Грачиные колонии или тока глухарей и тетеревов определяют как микропопуляции.

Группировкой более высокого ранга, чем микропопуляция, является локальная (местная) популяция, основным признаком которой считают устойчивость территории, занимаемой данной группой организмов.

Более крупная группировка, выделяемая Н.П. Наумовым, представляет собой экологическую популяцию, т. е. группу особей, связанных единством ритмов жизни: например, сроками перелета у птиц, сроками начала размножения и диапаузы у насекомых и др. Над экологической популяцией стоит (или равна ей) географическая популяция, часто приравниваемая к морфологическому (морфогеографическому) подвиду, выделяемому систематиками. Иногда говорят даже о видовых популяциях, подразумевая под этим названием все население данного вида, отнесенное к его ареалу [3, 4].

Популяция регулирует свою численность путем обновления и замещения особей. При сбалансированной интенсивности рождаемости и смертности формируется *стабильная* популяция. Фактически же в природе нет популяций, которые сохранялись бы неизменными хотя бы на протяжении короткого промежутка времени. Чаще отмечается превышение рождаемости над смертностью, и численность популяции растет. Такие популяции будут *растущими*. Увеличение численности популяции характерно для колорадского жука, чайки обыкновенной, зайца-русака, элодеи канадской. Однако при чрезмерном развитии популяции ухудшаются условия существования, что вызывает ее переуплотнение. Это приводит к резкому возрастанию смертности, и в результате численность популяции начинает сокращаться. Если смертность превышает рождаемость, популяция становится *сокращающейся*. Хорошо известны случаи резкого сокращения численности популяций промысловых видов животных (соболя, бобра, выхухоли). Сокращающаяся популяция, достигнув какой-то минимальной численности, превращается в свою противоположность – в растущую популяцию, так как создаются благоприятные условия для ее восстановления. При оптимальной плотности популяции отношения между особями стимулируют протекание жизненных процессов (рост, развитие, половое созревание), а при перенаселении замедляют эти процессы.

Устойчивость популяции поддерживается исторически сложившимися способами самовоспроизведения благодаря смене поколений

и способности к саморегуляции путем изменений своей структуры. У клональных популяций репродуктивная устойчивость обеспечивается делением индивида на дочерние особи (простейшие) или вегетативным размножением у растений. В популяциях, в которых репродуктивная целостность основана на скрещивании особей (панмиктические популяции), возникли различные дополнительные особенности генотипической и фенотипической организации (диплоидность, гомологичность хромосом, вторичные половые признаки и др.), имеющие специфическое эволюционное значение. Благодаря мутационной и комбинативной изменчивости генетический резерв панмиктических популяций несравненно богаче, чем у клональных организмов. Это свойство панмиктических популяций имеет огромное значение для эволюции.

Генетические и морфофизиологические особенности популяций. Популяция служит объектом изучения экологии, генетики, теории эволюции. С позиций экологии особи в пределах популяции рассматриваются как статические единицы, равнозначные друг другу. Выделяют экологические характеристики популяции – это величина (по занимаемому пространству и численности особей), возрастная и половая структуры, популяционная динамика и некоторые другие. С позиций генетики и теории эволюции выделяют эволюционно-генетические и морфофизиологические характеристики. При изучении природных популяций не всегда удается сразу найти такой признак, присутствие или отсутствие которого в заметной концентрации характеризует ту или иную популяцию по сравнению с соседними. В этих целях проще и надежнее сравнивать популяции по многим признакам. Особенно успешным такой подход бывает при использовании признаков – маркеров генотипического состава популяции. Примерами их могут служить зазубренная или гладкая ость у пшеницы, красная и черная окраска элитр у двухточечной божьей коровки, форма отдельных костей черепа и швов между костями. Удобным физиологическим признаком-маркером для определения границ, которые занимают определенные популяции серых крыс, является их нечувствительность к сильному антикоагулянту варфарину, используемому для борьбы с мелкими грызунами. Сопоставление аналогичных данных по тем или иным признакам позволяет характеризовать разные популяции, описывать их границы, выяснять сходство с соседними популяциями, строить гипотезы о путях исторического развития отдельных популяций и их групп, выяснять действие различных эволюционных факторов. Подход к изучению морфофизиологических особенностей популяции (фенетический подход) не исключает использова-

ния традиционных способов сравнения популяций по размерам, массе, пропорциям тела особей.

Каждая популяция обладает конкретной совокупностью генетической информации – это генофонд популяции. Она также обладает определённым фенофондом (совокупность фенотипов популяций вида). Признаки и свойства той или иной совокупности – фены детерминированы определенными генами и отражают характер внутривидовой и внутривидовой изменчивости. О генофонде популяции можно судить по её фенофонду. Зная фенофонд популяции и вида, можно построить фенотипическую карту, которая будет в определенном плане и геногеографической. Такой подход использовал Н.И. Вавилов при создании теории центров многообразия и происхождения культурных растений. На животных подобные исследования проводились А.С. Серебровским, Ю.А. Филипченко, Н.К. Кольцовым и др. Ставшие классическими работы по геногеографии растений и животных имели большое значение для эволюционной теории.

Внутри вида популяции обмениваются особями и соответственно генетическим материалом. Поэтому популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или иного генотипа. При составлении генетической характеристики популяции необходимо учитывать частоту генов и генотипов.

Каждая популяция в той или иной степени неоднородна. Неоднородность популяции объясняется наличием в ней различных возрастных и половых групп, сезонных группировок, одиночных и стадных фаз и т.д. Такое явление носит название *полиморфизма популяций*.

Как показали многочисленные эксперименты, главнейшей особенностью природных популяций является их генетическая гетерогенность. Она поддерживается за счет мутаций, процесса рекомбинации (кроме форм с бесполом размножением). При скрещиваниях наследственные изменения накапливаются в популяциях, насыщают их. Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и скрещиванием, позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления наследственные изменения, вновь возникшие и те, которые возникли давно и существуют в скрытом виде. Несмотря на гетерогенность составляющих ее особей, любая популяция представляет сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии. Популяция – минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений. При скрещивании особей внутри популяции происходит выщепление в потом-

стве многих мутаций, в том числе, обычно понижающих жизнеспособность особей из-за гомозиготности. В природной популяции, при достаточном числе генетически разнообразных партнеров по спариванию, возможно поддержание на необходимом уровне генетической разнокачественности всей системы в целом. Этим свойством не обладает ни особь, ни отдельная семья или группа семей. Положение о генетическом единстве популяции является одним из наиболее важных выводов популяционной генетики.

Большое значение в жизни всех организмов имеет внутрипопуляционный генетический полиморфизм. Генетический полиморфизм заключается в сосуществовании внутри популяций нескольких генетически различных форм, в изменении частоты мутаций в пространстве, в разные годы или сезоны. Различие в генотипах определяет разнообразие и по фенотипам, которое выражается в довольно стойком внутрипопуляционном фенотипическом полиморфизме. Каковы же причины и механизмы возникновения и поддержания полиморфизма в популяциях? Ответ на данный вопрос был получен после изучения экологической стороны этого явления. Была обнаружена тесная связь между распределением в популяции форм с различными генотипами и спецификой условий существования этих форм в пределах местобитания популяции. Появление внутрипопуляционного полиморфизма оказалось обусловлено тем, что в популяциях в одних экологических условиях наиболее жизнеспособными являются одни генотипы, а в других – иные. В этих условиях в популяции происходит образование нескольких форм, приспособленных к разным условиям. Яркая иллюстрация такого полиморфизма – популяция богомоллов, состоящая из форм с различной окраской особей – зеленая и бурая. Соответственно фону среды распределяются и концентрации генов, определяющих эти окраски: на зеленом фоне преобладают особи с генами, детерминирующими зеленую окраску, на буром – бурую окраску. Исследование внутрипопуляционного генетического полиморфизма позволяет выявить механизмы, поддерживающие динамическое равновесие в природных популяциях.

Кроме генетического, имеется еще модификационный полиморфизм. Являясь ярким показателем индивидуальной пластичности организма, он дает предпосылки для быстрого изменения организма в случае резкого изменения условий существования.

В динамике популяций полиморфизм имеет большое значение – отдельные группы, обладая специфическими чертами, занимают разные экологические ниши. При этом, усложняются и становятся более разнообразными связи организмов со средой. В результате популя-

ции приобретают широкие возможности для освоения арены жизни, существования и эволюции при изменении условий внешней среды.

Популяции свойственна генетическая пластичность, которая обеспечивает адаптивные сдвиги. Это достигается различными способами. Например, у микроорганизмов с их огромной скоростью размножения и многочисленными популяциями в любой момент имеется достаточное количество новых мутантов, способных размножаться в изменившихся условиях. За счет их быстрого размножения обеспечивается сохранение популяции в новой среде. У многоклеточных раздельнополых организмов размеры популяции и скорость размножения значительно меньше. В связи с этим, вновь возникающие мутации в редких случаях могут явиться основой для адаптивного ответа популяции на изменение внешних факторов. У таких организмов пластичность обеспечивается за счет скрытой генетической изменчивости. Пластичность популяции находится в прямой зависимости от её генетической гетерогенности.

Популяция обладает генетическим грузом – это снижение приспособленности популяций из-за появления неприспособленных особей. Поскольку мутационный процесс возникает случайно, то появление их неизбежно. Генетический груз устанавливается для определенного момента времени. Наследственные изменения, не адаптивные в конкретных условиях, в сменившихся условиях оказываются адаптивными.

Закон Харди-Вайнберга и условия его проявления. В природных популяциях постоянно имеются возможности для их стабильности, на что указывает закон Харди-Вайнберга (1908): «при наличии альтернативных аллелей гена в популяции и при одинаково высокой жизнеспособности разных генотипов первоначальное соотношение аллелей, независимо от их исходной частоты, сохраняется во всех последующих поколениях». Значит, при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными. Отклонение от равенства закона Харди-Вайнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо из факторов или их совокупность, то есть в результате продолжающегося мутирования гена, или по нему идет отбор, или в результате эмиграции и иммиграции особей популяции обмениваются генами с другими популяциями того же вида. Однако сохранение равновесия не всегда свидетельствует об отсутствии действия этих факторов. Например, при половом отборе частоты генов могут меняться от поколения к поколению, а частоты генотипов будут удовлетворять соотношению $p^2 : 2pq : q^2 = 1$

Поскольку в достаточно большой популяции при относительной

редкости рецессивных гомозигот отбор по данному гену будет слабым, а повторное мутирование редким, можно полагать, что концентрация данной пары аллелей остается более или менее постоянной.

Из закона Харди-Вайнберга следуют два важных положения: во-первых, концентрация данного аллеля может меняться только под действием внешних по отношению к популяции факторов, влияющих на ее численность и состав; во-вторых, в популяции будут накапливаться разные аллели – разнообразие генов по мере мутирования будет возрастать. Это генотипическое разнообразие, точнее разнообразие генов данной популяции или вида, называемое генофондом, имеет большое значение для эволюции, так как представляет собой материал для отбора.

Итак, стабильность популяций нарушается объективно существующими в природе факторами. Кроме отмеченных, на генетическую структуру популяции, частоту генов в популяции оказывает влияние ее размер, количество родителей, определяющих генетический состав следующего поколения. Общая величина популяции – это число особей, входящих в данный момент в ее состав. Количество особей непременно сказывается на частоте генов в пределах популяции. Количество родителей, определяющих генетический состав следующего поколения, представляет собой репродуктивную величину популяции. Эффективная репродуктивная величина популяции постоянно снижается в виду ряда причин, в том числе: неравного соотношения полов, инбридинга – скрещивания особей, связанных близким родством. Следует отметить, что в малых популяциях неизбежен довольно тесный инбридинг, приводящий к гомозиготизации, а тем самым сводящий до минимума их генетическую гетерогенность. При таком предельном ограничении разнообразия наследственной изменчивости снижаются и возможности отбора. Поэтому для большинства случаев правомерно утверждение, что малые популяции зачастую находятся на грани полного исчезновения. Вместе с тем, в природе наблюдается много инбредных линий, в особенности у растений (самоопылители) и у клональных популяций. Сам факт существования инбредных линий показывает на относительность вреда гомозиготизации.

В общем, основными генетическими (эволюционно - генетическими) характеристиками популяции являются: постоянная наследственная гетерогенность, частота генов, генотипов и фенотипов, внутреннее генетическое единство, динамическое равновесие отдельных генов (аллелей), полиморфизм. Популяция обладает генофондом и фенофондом, генетической пластичностью и генетическим грузом;

в популяции есть возможности для поддержания ее стабильности. Все это имеет большое значение для эволюционного процесса. На популяционном уровне действуют эволюционные факторы, в том числе, борьба за существование, благодаря которым, выживают особи с полезными в данных условиях изменениями. Популяция является гетерогенной системой, то есть состоит из особей с неодинаковой приспособленностью к среде. Только в такой насыщенной различающимися особями системе может действовать естественный отбор. В результате популяция представляет собой элементарную эволюционную структуру. Как элементарная эволюционная единица популяция должна иметь следующие черты: 1) реально существовать в природе, 2) быть целостной в пространстве и времени, 3) постоянно наследственно изменяться.

- 1 Мутационный процесс, генетическая комбинаторика
- 2 Характеристика изоляции как элементарного фактора эволюции
- 3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль
- 4 Взаимодействие элементарных факторов эволюции

1 Мутационный процесс, генетическая комбинаторика

Элементарным эволюционным материалом в эволюции являются мутации, процесс же возникновения мутаций представляет собой мутационный процесс. *Постоянно идущий в природе мутационный процесс является основным поставщиком наследственной изменчивости.* Он ведёт к изменению в популяции частоты одного аллеля по отношению к другому. Значительная часть (от нескольких до десятков процентов) особей в популяции – это носители вновь возникших мутаций.

Статистичность и ненаправленность мутационного процесса. Спонтанный мутационный процесс характеризуется определёнными чертами. В виду относительно высокой стабильности хромосом частота возникновения отдельных определённых мутаций всегда относительно низка, по каждому отдельному гену давление мутационного процесса невелико (в среднем 10^{-6}). Но в связи с большим числом генов и хромосом общая частота всех возникающих мутаций достаточно высока. Следовательно, мутационный процесс оказывает определённое действие на генетическую структуру популяции и в сочетании с генетической комбинаторикой оказывает вполне ощутимое давление на популяцию. Мутационный процесс, являясь источником наследственной изменчивости, не может, однако, направлять эволюционные изменения. Во-первых, мутационный процесс является случайным, возникают самые разнообразные мутации, изменяющие исходные признаки и свойства в различных направлениях, осуществляя в классической форме «неопределённую изменчивость» Ч. Дарвина. Такая ненаправленность мутационного процесса делает невероятной возможность его направляющего влияния на протекание эволюционных изменений. Во-вторых, давление мутационного процесса, хотя и вполне ощутимо, но относительно невелико, имеются давления других факторов, перекрывающие давление мутационного процесса. Мутационный процесс неизбежно ограничен онтогенетическими возможностями каждой формы организмов. Высокая стабильность гено-

типов организмов к внешним воздействиям делает невозможным и направляющее влияние условий среды на ход эволюционных изменений. Значит, по всем своим основным свойствам мутационный процесс не является фактором, способным оказывать направляющее влияние на процесс эволюции. Статистичность и ненаправленность спонтанного мутационного процесса подтверждается результатами экспериментов. Установлено, что действие даже самых специфических мутагенов всегда даёт спектр разнообразных мутаций.

Эволюционное значение мутационного процесса определяется прежде всего тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций – основу для действия других факторов эволюции и прежде всего естественного отбора. Поскольку мутационный процесс приводит к возникновению мутаций, то он является поставщиком элементарного эволюционного материала. Мутационный процесс ведёт к возникновению части того «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность приспособления популяций к тем или иным изменениям условий среды. Груз мутаций, пополняемый мутационным процессом, – это цена, которую «платит» популяция за возможность сохранения в изменённых условиях, приобретения новых признаков и свойств и освоения ранее не доступных условий существования. В общем, мутационный процесс является постоянно действующим элементарным эволюционным фактором, оказывающим давление на популяцию.

2 Характеристика изоляции как элементарного фактора

Из наблюдений в природе известно о наличии большого числа различных по генотипическому составу и численности внутривидовых популяций, отделённых друг от друга разнообразными барьерами. Элементарный эволюционный фактор изоляция представляет собой возникновение любых барьеров – географических, морфологических, физиологических, генетических, этологических и др., расчленяющих исходную популяцию на две или более. Значение изоляции сводится к нарушению свободного скрещивания, ограничению панмиксии, а это ведет к увеличению и закреплению различий между частями населения вида. Изоляция – усилитель генетических различий между группами особей в популяциях. Разделенные барьерами части популяции или вида неизбежно попадают под различное давление отбора. В группах в составе вида или популяции, которые различаются друг от друга генетически, различия будут постепенно накап-

ливаться вследствие увеличения числа скрещиваний между особями этих групп. В дальнейшем на их основе могут образоваться новые подвиды.

Существуют две формы изоляции – пространственная и биологическая, причины их возникновения разные. *Пространственная (территориально-механическая)* изоляция может существовать в разных формах: она возникает при появлении труднопреодолимых барьеров – дрейфа материков, наличия рек, проливов, хребтов, ледников. Водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, барьеры суши изолируют население видов – гидробионтов, возвышенности изолируют равнинные, а равнины – горные популяции. Так, на одном из Гавайских островов имеется 25 долин, разделенными горными хребтами, и в каждой из них возникли самостоятельные популяции со своими специфическими особенностями. В настоящее время пространственная изоляция значительно возросла за счет деятельности человека – появления крупных городов, дорог, каналов, плотин и иных сооружений, ограничивающих свободное передвижение популяций многих видов. Пространственная изоляция возросла вследствие активной вырубки лесов, создания обширных окультуренных территорий, истребления популяций вследствие охоты. Все это существенно уменьшает возможности свободного скрещивания между разными популяциями и способствует разрыву одной популяции на ряд изолированных групп. Возникновение пространственной изоляции объясняется историей развития видов на определенных территориях.

Биологическая изоляция – это изоляция, которая возникает при потере возможности свободного скрещивания вследствие ряда биологических причин. Биологическую изоляцию обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивания (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные). Первые механизмы предотвращают потерю гамет, вторые связаны с потерей гамет и зигот. Существуют разные формы биологической изоляции: экологическая, морфофизиологическая, генетическая, этологическая (поведенческая изоляция). При экологической изоляции нарушается вероятность встречаемости партнеров. Экологическая изоляция возникает в результате действия биотических или абиотических факторов на популяции, обитающие на одной территории. Приспособление к разным температурам, например, приводит к появлению весенних, летних и осенних форм растений, грибов и животных, активных именно в эти периоды и поэтому не скрещивающихся друг с другом. Отсутствие хозяев вынуждает паразитов и симбионтов приспосабливаться к но-

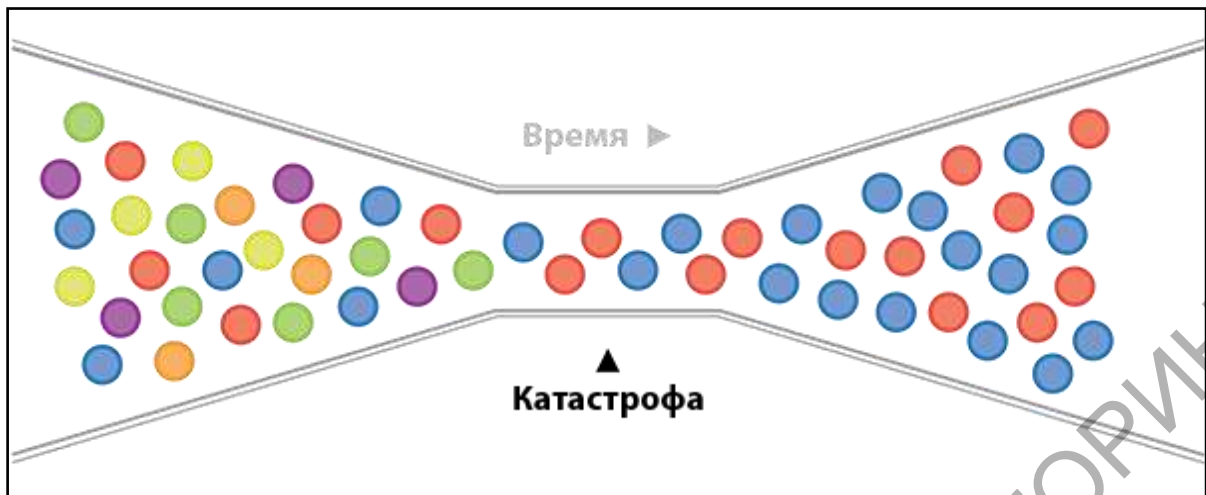


Рисунок 5.1 – Схема изменения структуры популяции при действии катастроф (принцип «Бутылочного горлышка»)

вым видам. При морфофизиологической изоляции изменяется не вероятность встречи полов (или половых продуктов), а вероятность оплодотворения. Морфофизиологическая изоляция возникает при мутациях, вызывающих изменение формы цветков и исключающих опыление ветром или определенными группами насекомых. У паразитов растений возникают мутации, позволяющие им развиваться на корнях, листьях, стеблях, цветках или плодах растений. У животных в результате мутаций могут изменяться размеры и формы копулятивного аппарата, изолирующие их от других особей. Генетическая изоляция появляется при перестройках генотипов – изменений числа или формы хромосом у близких видов, что уменьшает возможности образования полноценного потомства между ними, то есть результаты эффективного скрещивания оказываются ненормальными. У растений относительно часто возникают тетраплоидные формы и такие формы оказываются изолированными от исходной диплоидной в виду почти полной стерильности триплоидных гибридов между ними. Поведенческие изоляции возникают у животных при изменении ритуала ухаживания за самкой или ведения брачных поединков, ограничивающих их спаривание с представителями других популяций.

Важными характеристиками изоляции являются длительность ее действия, статистичность и ненаправленность. Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. Значение ее в эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки. Разделенные барьерами части популяций или вида попадают под различное давление отбора. Изоляция ведет к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.

3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль

В природных условиях постоянно происходят колебания численности популяций, их называют популяционными волнами, или волнами жизни. Численность популяций претерпевает значительные изменения, связанные с сезонными изменениями, годовыми колебаниями абиотических факторов среды, с биотическими факторами, с природными явлениями, катастрофами, др. Масштабы колебаний численности популяций являются различными и могут быть значительными. Например, нередко случаи резкого сокращения численности популяции, связанные с пожарами, наводнениями, длительными засухами, извержениями вулканов (рисунок 5.1). Известны случаи массового размножения популяций отдельных видов, например, саранчи, грибов, болезнетворных бактерий (эпидемии). Есть примеры резкой вспышки численности видов, представители которых оказались в новых для них условиях, где нет врагов, и имеется хорошая кормовая база (колорадский жук в Европе, кролики в Австралии). Процессы эти носят случайный характер, приводя к гибели одни генотипы и вызывая развитие других, вследствие чего происходят существенные перестройки генофонда популяции. Редкий перед колебанием численности генотип (аллель) может сделаться обычным и будет подхвачен естественным отбором. Влияние популяционных волн может быть особенно заметно в популяциях очень малой величины, обычно при численности размножающихся особей не более 500. В этих условиях популяционные волны могут подставлять под действие естественного отбора редкие мутации или обычные варианты. Явления перестройки генофонда и изменения частот встречаемости, существующих аллелей (гена), связанные с резким и случайным изменением численности популяций, утраты генов, получили название дрейфа генов. Популяционные волны и связанные с ними явления дрейфа генов случайно изменяют концентрацию разных генотипов и мутаций, приводят к отклонениям от генетического равновесия в популяциях. Эти изменения могут быть подхвачены отбором и способны повлиять на дальнейшие процессы эволюционных преобразований.

Классификация популяционных волн: 1) периодические колебания численности короткоживущих организмов – сезонные колебания численности микроорганизмов, большинства насекомых, однолетних растений, грибов; 2) непериодические колебания численности, зависящие от сложного сочетания разных факторов (ослабление пресса хищников для жертв, увеличение кормовых ресурсов), обычно такие

колебания численности касаются многих видов в экосистемах и порой ведут к коренным перестройкам всей экосистемы; 3) вспышки численности видов в новых районах, где отсутствуют их естественные враги (элодея канадская в водоёмах Европы, американская норка и ондатра в Евразии); 4) резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами» (несколько засушливых лет).

Действие популяционных волн, как и действие другого элементарного эволюционного фактора – мутационного процесса, статистично и ненаправленно. Популяционные волны служат поставщиком элементарного эволюционного материала.

Одним из факторов, играющих роль в эволюции, является *миграция*. Под миграцией понимается передвижение организмов из одного местообитания в другое. В эволюционном плане миграция означает, во-первых, переселение за пределы ареала материнской популяции, во-вторых, такое переселение, за которым следует либо обновление генофонда другой популяции в результате скрещивания мигрантов с ее особями, либо образование новой самостоятельной популяции. Эволюционное значение миграции состоит в изменении генетического состава тех популяций, в которые вливаются мигранты. Это изменение осуществляется такими процессами, как поток генов и интрогрессия генов. *Поток генов* – это обмен генами между популяциями одного вида в результате свободного скрещивания их особей. Часть особей-мигрантов одной популяции проникает в другую (рисунок 5.2), и их гены включаются в генофонд этой популяции. Поток генов рассматривается в качестве важного источника генетической изменчивости популяций. В данном случае происходит рекомбинация ге-

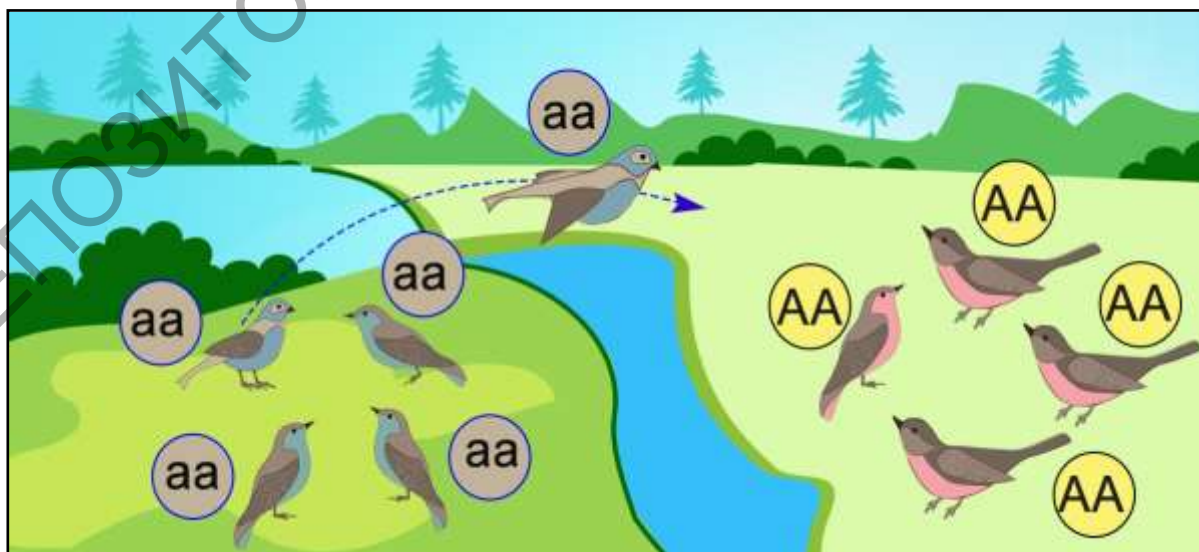


Рисунок 5.2 – Обмен генами между популяциями одного вида

нов на межпопуляционном уровне. *Интрогрессия генов* - это обмен генами между популяциями разных видов. При интрогрессии гены одного вида включаются в генофонд другого вида. Данный процесс протекает благодаря успешной межвидовой гибридизации. Интрогрессия широко распространена у растений [17].

4 Взаимодействие элементарных факторов эволюции

В природе все три элементарные эволюционные факторы действуют совместно, однако роль каждого может усиливаться в зависимости от конкретной обстановки. Сравнивая относительное значение давления элементарных эволюционных факторов, следует подчеркнуть, что вероятно давление популяционных волн, особенно в малых по численности популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса. Теоретические расчеты показывают, что в популяциях малой величины популяционные волны могут, как бы подставляя под действие естественного отбора редкие мутации или устранять уже довольно обычные варианты. Давление изоляции, как правило, превосходит давление мутационного процесса, и, видимо, близко к величине давления популяционных волн. Все три фактора имеют стохастическую природу действия (суть стохастичности сводится к тому, что численность популяции определяется случайно распределенными во времени и пространстве факторами). Общим для них является и ненаправленность, неопределенность.

ЛЕКЦИЯ 6. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – ДВИЖУЩАЯ И НАПРАВЛЯЮЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Предпосылки действия естественного отбора
- 2 Отбор как избирательное воспроизведение генотипов
- 3 Основные формы естественного отбора
- 4 Место естественного отбора среди других факторов эволюции

1 Предпосылки действия естественного отбора

Для осуществления пусковых механизмов эволюции необходимо наличие групп факторов, в том числе, необходимо наличие факторов, определяющих появление адаптаций и усложнение организации организмов, то есть факторов, направляющих эволюционный процесс. Одним из таких факторов служит естественный отбор.

Предпосылками действия отбора являются наследственная гетерогенность популяций, «давление жизни» и борьба за существование. Однако необходимо отметить следующее. В последарвиновский период борьба за существование изучалась многими исследователями и представления о ней значительно углубились, но основные ее положения, разработанные Ч. Дарвиным, остаются признанными. Борьба за существование является процессом, определяющим закономерное снижение численности каждого поколения и регулирующим колебания плодовитости в результате разрешения противоречий между организмами и окружающими их условиями. В борьбе за существование имеет значение стремление организма к беспредельному размножению, приводящему к «давлению жизни», и сопротивление ему со стороны физических и биотических факторов внешней среды. Геометрическая прогрессия размножения характеризует потенциальную интенсивность размножения организмов. Каждый вид при реализации его потенциальных возможностей к размножению в состоянии за короткие сроки произвести значительное количество потомков. Прогрессия размножения обеспечивает исходную избыточную численность вида. Однако до взрослого состояния доживает гораздо меньше особей, чем их появляется на свет. Соотношение между числом родившихся особей и числом особей из них, принявших участие в оставлении потомства, является объективным мерилем борьбы за существование.

Понятие о борьбе за существование имеет сборный характер и представляет собой сложный процесс взаимодействий особей одного и разных видов. Выделяют внутривидовую и межвидовую формы, а также форму борьбы за существование с неблагоприятными условиями.

ми неорганической природы. Их результаты различаются, но все они приводят через переживание более конкурентноспособных к естественному отбору. Борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и размножения. Особь вступает в определенные отношения с другими организмами, фактически соревнуясь в добывании пищи и защите от врагов. Так, заяц, захвативший при недостатке корма осиновую ветку, соревнуется в этом с другими зайцами, но в то же время он должен спастись от хищников. Это проявление прямой борьбы за существование, как внутривидовой, так и межвидовой. Встречается еще косвенная борьба за существование. Например, особи одного вида как бы соревнуются между собой в устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов среды – голода, холода, засухи и т. д. (конституциональная борьба). Еще выделяют внутrigрупповую, межсемеиную и межгрупповую формы борьбы за существование. Борьба за существование связана с гибелью (элиминацией) особей. Различают такие типы элиминации как общую, индивидуальную, прямую и косвенную, семеиную и групповую. Выделение указанных категорий показывает на чрезвычайную сложность проявления борьбы за существование.

2 Отбор как избирательное воспроизведение генотипов

Ч. Дарвин определил естественный отбор как сохранение особей с полезными и гибель с вредными индивидуальными отклонениями – «переживание наиболее приспособленных и гибель менее приспособленных». Однако, в процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. Без размножения вклад особей в генофонд популяций равен нулю. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления, лежащего в основе всякого эволюционного процесса, но достигается это лишь при дифференциальном воспроизведении генотипов. Успех в размножении разных особей может служить объективным генетико-эволюционным критерием естественного отбора. Следовательно, под *естественным отбором* нужно понимать *избирательное (дифференциальное) воспроизведение генотипов или генных комплексов* [17].

Естественный отбор как движущий фактор эволюции имеет вероятностный закономерный характер; формируя признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных отклонений с незначительной адаптивной ценностью, он обладает накапливающим и инте-

грирующим действием, ему свойственна адаптивная направленность. Направленность в действии отбора возникает стихийно. Естественный отбор никогда не ведет к закреплению признаков, вредных для вида, он не предопределен, не направлен заранее к какой-то цели. Направление отбора определяется соотношением наследственной изменчивости в генофонде популяции и условий борьбы за существование. Если признак оказывается более адаптивным при данных условиях по сравнению со всеми отклонениями от средней нормы по этому признаку, отбор будет сохранять такой вариант, а все отклоняющиеся варианты будут элиминироваться. В альтернативной ситуации, если средняя норма признака оказывается малоадаптивной в данных условиях, отбор будет подхватывать любые отклонения от нормы, то есть его направление будет противоположным [11, 12].

Естественный отбор может действовать по любому признаку или свойству, изменяя любой наследственный признак в череде поколений. Естественный отбор на каждом из этапов эволюции оставляет особи с особенностями, лучшими в определенных условиях. Если условия существования группы сохраняются стабильными достаточно длительное время, направление действия отбора в ряду поколений также остается стабильным. Поэтому можно признать, что именно отбор направляет эволюцию по определенному руслу. Направление для естественного отбора определяется сложным сочетанием внешних и внутренних условий существования, успехом в борьбе за существование.

Механизм действия естественного отбора заключается в сохранении, накоплении и усилении в ряду поколений мелких, индивидуальных, наследственных отклонений в признаках и свойствах (накоплении и усилении в ряду поколений случайных отклонений с незначительной адаптивной ценностью). Под отбор попадают индивиды, группы – семьи, популяции, группы популяций, виды, целые сообщества. Первично отбор действует в популяциях – это поле действия отбора. В пределах популяций отбираются индивиды, обладающие какими-то достоинствами перед другими. Эти достоинства выражены в наличии или отсутствии каких-либо признаков и свойств, рассматриваемых как точки приложения отбора. Но борьба за существование происходит не между признаками и генами, их определяющими, а между их носителями – особями. Именно индивиды являются элементарными объектами отбора. Сфера действия естественного отбора затрагивает жизненно важные признаки и свойства особи. Отбор всегда идет по фенотипам. В фенотипе особи отражаются особенности гено-

типа, и в ряду поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов. В итоге, сферой действия отбора являются фенотип и генотип. Двойственность и ступенчатость в действии отбора определяет важность фенотипа и фенотипической изменчивости в эволюции.

Коэффициент отбора (S) – это показатель, который определяет приспособленность организма. Приспособленность организма оценивается по выживаемости – чем выше его выживаемость, тем выше приспособленность. Степень относительной приспособленности генотипа (W) характеризуется его адаптивной ценностью – способностью генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях. Коэффициент отбора варьирует от 1 до 0 и представляет собой величину, обратную адаптивной ценности генотипа. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора. Если $W = 1$, то $S = 0$. Например, из 100 родившихся особей с определенным признаком до размножения доживут все, а с другим признаком – лишь 90 особей. Это значит, что в первом случае коэффициент отбора равен 0, а во втором – 0,1. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,10 - 0,20, чаще он имеет меньшие значения.

Коэффициент отбора может выражать как возрастание, так и убывание концентраций аллеля. В первом случае имеет место размножение носителя, во втором – его элиминация.

Эффективность отбора (f) – под ней понимают степень достижения к определенному моменту времени положительного результата отбора, который определяется совокупностью положительно отбираемых генотипов и связанных с ними морфо-физиологических свойств организмов. *Эффективность отбора* определяется по формуле: $f = \frac{n(1+S)}{n}$, то есть она определяется отношением чисел выживающих особей каждого варианта. Если, например, она равна 1,5, то это означает, что один из сравниваемых вариантов в 1,5 раза лучше приспособлен по сравнению с другим.

Скорость отбора (P) – этот параметр определяется величиной приращения отбираемого варианта в единицу времени. Она пропорциональна коэффициенту отбора и выражается формулой: $P = pq \frac{S}{1-qS}$,

где p – концентрация отбираемого варианта, q – концентрация элиминируемого варианта. Имея значения коэффициента отбора и концентрацию отбираемого варианта, можно установить скорость отбора

по данному варианту. Описанная модель скорости отбора по двум альтернативным вариантам является упрощенной моделью. Уже при трех вариантах, учитывающих три генотипических класса, применяются другие формулы. На скорость отбора влияет ряд факторов. Возможность естественного отбора обуславливается наличием материала для отбора, то есть генетическим многообразием особей данной популяции. Возникновение неблагоприятных мутаций замедляет его, возникновение благоприятных мутаций ускоряет течение отбора. Максимально возможная скорость естественного отбора определяется масштабом изменчивости в признаках, имеющих какое-либо значение в борьбе за существование. В математическом выражении это положение известно как закон Р. Фишера. По данному закону скорость отбора признака пропорциональна квадрату среднего квадратического отклонения данного признака. Из закона Р. Фишера следует, что отбор не может снижать приспособленность. Все особи, обладающие относительной приспособленностью более низкой, чем средняя приспособленность популяции, как правило, гибнут. Поэтому наиболее очевидный эффект естественного отбора – это поддержание некоего уровня приспособленности особей популяции, позволяющего ей существовать в данных условиях среды. Средняя приспособленность популяции изменяется под действием отбора тем быстрее, чем ниже начальное значение приспособленности и чем выше ее изменчивость. Р. Фишер математически показал, что направленное преобразование генофонда, то есть эволюция, идет наиболее эффективно в том случае, если популяции изолированы не полностью и обмениваются генами через ограниченное, но все же существующее скрещивание. В этом случае приток аллелей извне постоянно поддерживает генетическое разнообразие особей популяции, а изоляция сохраняет своеобразие ее генофонда и тем самым своеобразие вырабатываемых адаптаций. Скорость естественного отбора зависит не только от изменчивости популяции, то есть резерва накопленных изменений, но и от скорости мутирования. Скорость мутирования обычно незначительна, но отбору подлежат не отдельные мутации, а сложные их комбинации, число которых значительно больше числа мутаций. Поэтому в природных популяциях всегда имеется материал для отбора. На скорость протекания естественного отбора влияют размеры популяций. Благоприятны для быстрого действия естественного отбора популяции с колеблющейся численностью (что было отмечено выше).

Доказательства действия естественного отбора. В XIX – XX вв. в развитых индустриальных районах происходило потемнение

окраски у многих бабочек – темная окраска оказалась покровительственной в промышленных загрязненных районах. Наблюдения показали, что некоторые насекомоядные птицы в промышленных центрах вылавливают в основном светлых бабочек, а вдали от них – темных бабочек. В Европе в настоящее время более чем у 70 видов чешуекрылых окраска изменилась. Это показывает на существование сильного отбора, направленного против темных форм в незагрязненных местностях и против светлых в загрязненных районах. Распространение меланической формы определяется поддержкой естественным отбором доминантного гена, ответственного за темную окраску и связанного с изменением поведения (бабочки активно выбирали темный фон субстрата и были менее подвижны). Изучены микроэволюционные изменения в популяциях ужей, обитающих на островах оз. Эри в Северной Америке: на белых известняковых скалах островов выживают преимущественно светлые особи, полосатая окраска оказывается защитной в болотистых местах. Под действием естественного отбора происходит возникновение внутривидового полиморфизма в популяциях. Примером такового является распространение серповидноклеточной анемии в некоторых тропических районах. Естественный отбор, направленный на выживание и размножение особей, покровительствует индивидуумам, гетерозиготным по гену серповидноклеточности (ген серповидноклеточности определяет устойчивость особи к малярии). Много примеров ведущего действия отбора описано в связи с повышением резистентности (устойчивости) микроорганизмов – к антибиотикам, насекомых и крыс к ядохимикатам. Так, в Великобритании при использовании в 50-е годы XX в. ядохимиката варфарина для борьбы с крысами сначала были получены хорошие результаты – крысы почти полностью исчезали на значительной территории. Но некоторые особи из миллионов крыс случайно обладали наследственным иммунитетом против варфарина, для них поедание приманки не было смертельным; от этих немногих особей возникли популяции устойчивые к действию варфарина. К 1972 г. вся страна была вновь населена крысами (рисунок 6.1).

Признание за естественным отбором ведущей роли в эволюции не принижает значения остальных факторов эволюционного процесса. Все элементарные эволюционные факторы взаимосвязаны и находятся под контролем отбора, все они воздействуют на элементарный эволюционный материал, изменяя элементарную эволюционную единицу.

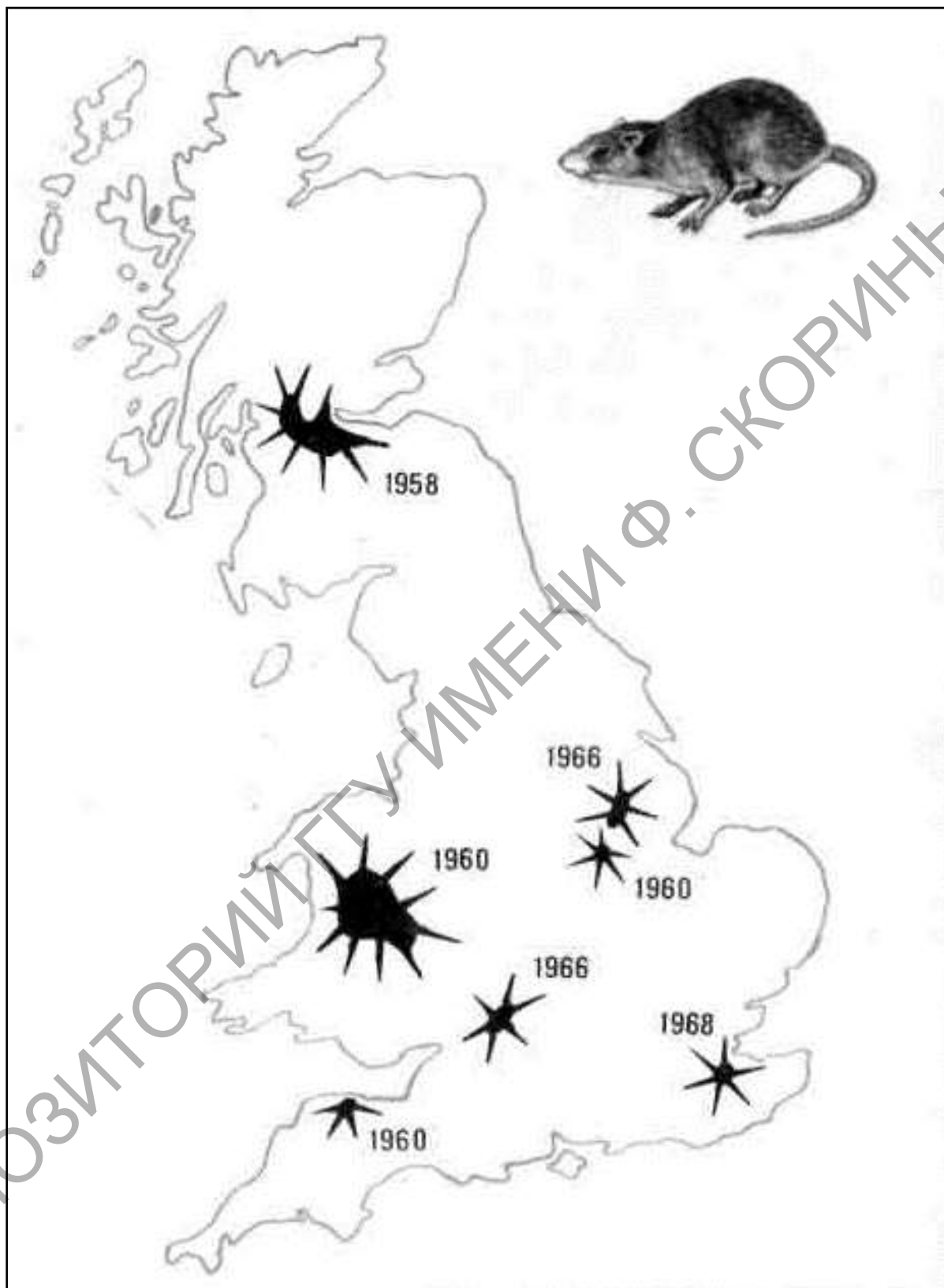


Рисунок 6.1 – Возникновение у крыс под действием естественного отбора устойчивости к антикоагулянту варфарину [10]

3 Основные формы естественного отбора

В современной эволюционной теории выделяется более 30 различных форм отбора: индивидуальный, групповой, половой и др. Однако основными формами естественного отбора являются стабилизирующий, движущий, дизруптивный.

Теория стабилизирующего отбора была создана И.И. Шмальгаузен. *Стабилизирующий отбор* - форма естественного отбора, благоприятствующая сохранению оптимального генофонда, на базе которого формируются оптимально приспособленные к данным условиям фенотипы, которые становятся преобладающими в популяции (Н.Н. Иорданский 2001). Механизм стабилизирующего отбора заключается в сохранении установившейся в данных условиях нормы при элиминации всех выраженных отклонений. При стабилизирующем отборе преимущество в размножении получают особи со средним выражением признака. Эта форма отбора охраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно отклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы. У видов, живущих в относительно постоянных условиях, широкий размах изменчивости может быть неблагоприятен. В таких условиях сохраняются мутации, ведущие к меньшей изменчивости данного признака, и отсекаются мутации, определяющие более широкую изменчивость. Так, у насекомоопыляемых растений малой изменчивостью характеризуются части цветка. В процессе эволюции происходит все более точная «подгонка» к условиям существования. Стабилизирующий отбор повышает устойчивость популяций. Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветков у энтомофильных растений более стабильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветков энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбраковкой» уклонившихся форм. Только растения с цветками, строго соответствующими «стандартам», выработанным в течение миллионов лет совместной эволюцией цветковых растений и насекомых опылителей, могут оставить потомство. Многими тысячами исследований разнообразных признаков подтверждено, что наибольшее число особей в каждой популяции обладает средней выраженностью любого признака. Стабилизирующая форма отбора оберегает виды от существенных изменений, оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса, выбраковывая отклонения от приспособительной нормы. Стабилизирующий отбор способствует сохранению устойчивости в живой природе.

Движущая форма отбора выражается в сохранении отклонений от установившейся ранее нормы, характеризующей приспособленностью фенотипа к прежним условиям среды. Такой отбор осуществляется за счет элиминации представителей прежней нормы и способствует закреплению новой нормы взамен старой. Механизм движущего отбора заключается в сохранении полезных отклонений от средней нормы, которые оказались приспособленными в новых условиях среды. Примеры действия движущего отбора: утрата крыльев у части птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений-паразитов, выработка холодоустойчивости у дрозофилы, темноокрашенные особи березовой пяденицы в окрестностях Манчестера получили преимущество перед светлыми особями и др.

В целом, движущий отбор вызывает историческую изменчивость индивидов и популяций. Большинство доказательств естественного отбора относится именно к движущей форме, отражающей классическое, дарвиновское, понимание сущности отбора.

Дизруптивной называется форма отбора, которая происходит в результате воздействия на популяцию нескольких различных селективных факторов. Дизруптивный отбор осуществляется на основе выживания и размножения более адаптивных крайних отклонений при элиминации средних вариантов. Эту форму отбора вызывают длительно и разнонаправленно изменяющиеся условия среды. Дизруптивный отбор действует в том случае, когда условия благоприятствуют двум или нескольким крайним вариантам изменчивости, но не благоприятствуют промежуточному среднему состоянию признака. Следствием дизруптивного отбора является дарвиновская дивергенция. При действии дизруптивного отбора происходит распад популяции на части. Общий результат дизруптивного отбора - формирование гетерозиготного полиморфизма. В качестве примера действия дизруптивного отбора служит образование подражающих форм (мимикрия) у африканского махаона к нескольким защищенным (иммунным), несъедобным видам бабочек, что повышает выживаемость форм. Дизруптивный отбор привел к возникновению большого числа отрядов.

Схемы, отражающие действие рассмотренных форм отбора, приведены на рисунке 6.2.

Следует отметить, что кроме указанных выше, выделяют такие формы естественного отбора, как центростремительный и центробежный. И.И Шмальгаузен (1969) писал, что центростремительный

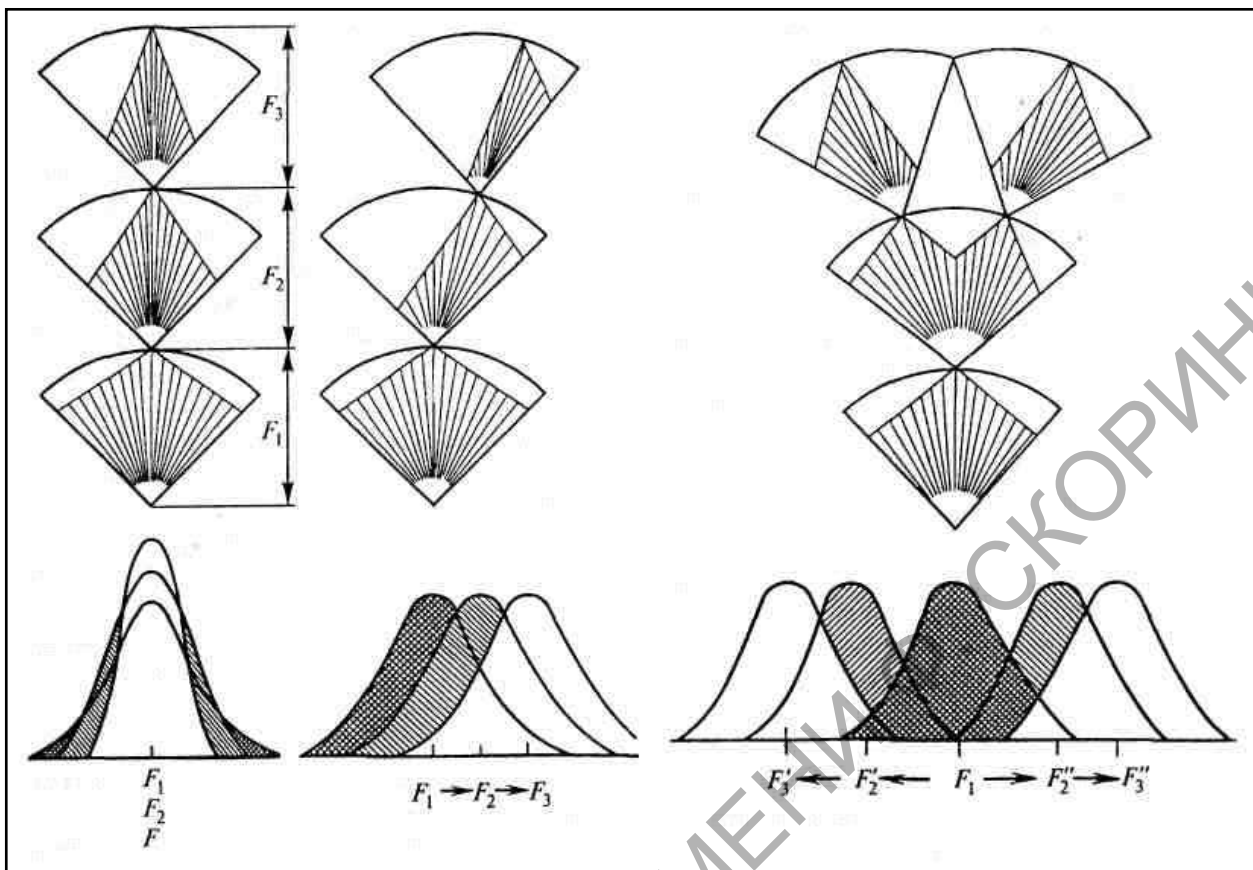


Рисунок 6.2 – Схема действия стабилизирующей, движущей и дизруптивной форм естественного отбора, F — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку

отбор – это синоним стабилизирующего отбора. При центростремительном отборе все уклоняющиеся варианты элиминируются, изменчивость снижается, и популяция по данному признаку становится мономорфной. В альтернативной ситуации, если средняя норма признака оказывается малоадаптивной в данный условиях, отбор будет подхватывать любые отклонения от нормы, то есть направление его будет центробежным. Прежняя норма будет элиминирована, а изменчивость резко возрастет.

Дж. Симпсоном выделены формы отбора, возникающие в результате взаимодействия центростремительного и центробежного отбора (рисунок 6.3). Если центробежный отбор имеет лишь одно направление – отбирается один тип уклонений, происходит направленное преобразование популяции, то есть идет направленный отбор. Если центробежный отбор обеспечивает переживание сразу нескольких вариантов организации, на изменчивость каждого из которых действует центростремительный отбор, происходит раздробление популяции на

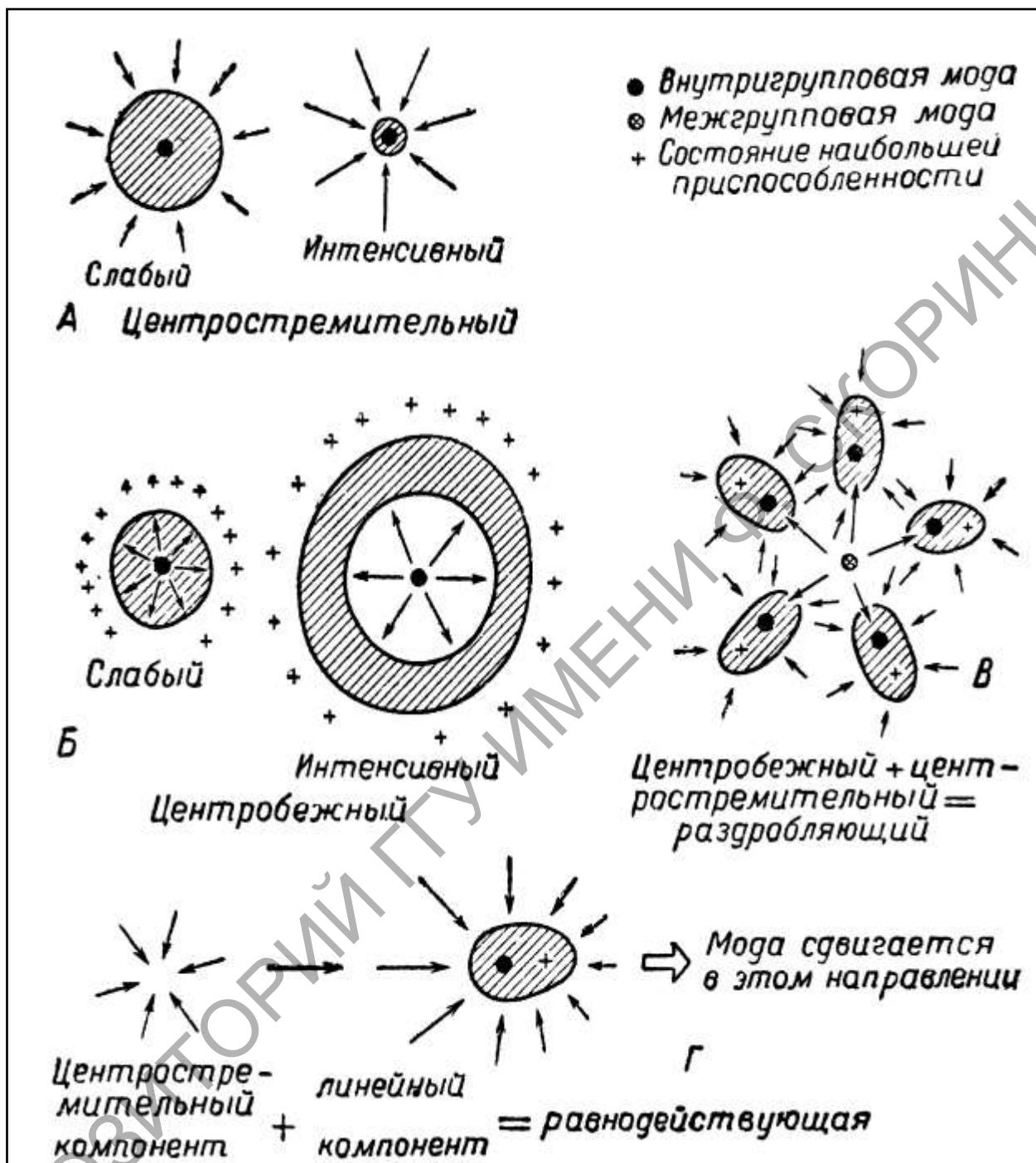


Рисунок 6.3 – Формы естественного отбора. Направление и величина стрелок обозначают «давление» отбора. Заштрихованные области соответствуют амплитуде изменчивости, фактически наблюдаемой в популяции [4]

две или более дочерних группировок. Такой отбор был назван раздробляющим. Однако, после того как в 1949 г. книга И.И. Шмальгаузена «Факторы эволюции» была переведена на английский язык, термины «центростремительный отбор» и «центробежный отбор» были

забыты, и сформировалось представление о трех формах естественного отбора: стабилизирующий, движущий и дизруптивный [11, 12].

Другие формы естественного отбора. Большая группа примеров действия естественного отбора связана с выбором одной из двух главных стратегий размножения: либо короткая продолжительность жизни, ранняя половая зрелость и огромное число потомков, либо длительная жизнь особей, позднее наступление зрелости, небольшое число потомков. И в первом (г-стратегия и соответственно г-отбор), и во втором случае (К-стратегия и соответственно К-отбор) достигается в конечном итоге сохранение популяции. Отмеченные формы отбора могут быть названы плотностно-зависимым отбором, то есть отбором, связанным с плотностью населения популяции.

Частным случаем внутривидового естественного отбора является половой отбор. Обычно половой отбор вытекает из борьбы между самцами (а в более редких случаях – между самками) за возможность вступить в размножение. Теория естественного отбора объясняет факты полового диморфизма. Яркая окраска самцов многих птиц, их специфические запахи, брачные крики имеют смысл для размножения, повышают возможность участия в воспроизведении потомства. Как средства защиты в ходе борьбы за существование, подхваченные половым отбором, у самцов разных видов животных развились рога, клыки и другое [17].

4 Место естественного отбора среди других факторов эволюции

Среди других эволюционных факторов естественный отбор занимает особое место. Это становится ясным при сравнении его с мутационным процессом, популяционными волнами и изоляцией. Мутационный процесс и “волны жизни”, хотя и действуют по-разному, но являются факторами – поставщиками элементарного эволюционного материала, а изоляция оказывается фактором – усилителем генетических различий между группами особей в популяциях. Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии ещё не могут обеспечить протекание эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Один из них – изоляция. Механизм действия трех факторов совершенно различен, но общим для них является *ненаправленность*, неопределенность и стохастичность действия. *Направленность* эволюции придает действие естественного отбора, в чем и состоит его важное отличие от других эволюционных факторов.

Естественный отбор имеет *творческий характер*. Определение отбора как дифференциального размножения особей с разными генотипами тесно связано с признанием его творческой роли. Отбор формирует признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью. Он ответственен за суммирование мелких уклонений, сохраняет и накапливает из разнонаправленных мутаций наиболее соответствующие условиям среды и полезные для вида; складывая бесчисленные изменения, создает приспособления и виды; преобразуя наследственную изменчивость, формирует генотип. Отбор изменяет выражения условно вредных, частично вредных мутаций, что достигается сохранением наиболее благоприятных их комбинаций. Он преобразует целые популяции через сохранение и преимущественное распространение наиболее жизнеспособных форм. Отбор обеспечивает выработку способности к наиболее выгодным реакциям на изменения в факторах внешней среды, в том числе к морфогенетическим реакциям, выражающимся в приспособительных модификациях. Модификации, как и любые другие физиологические адаптации, включая и поведенческие, служат как бы буфером между эволюционирующей популяцией и средой. Снижая гибель, они тем самым в измененных условиях среды обеспечивают необходимую для жизни и эволюции численность популяции. Отбор способствует образованию прерывистого многообразия органических форм. Творческая роль отбора выражается во взаимном согласовании и объединении частей и органов любого организма в одно гармоничное целое, обладающее значительной устойчивостью по отношению к внешним условиям, созданию аппарата индивидуального развития и др. [16].

Таким образом, естественный отбор – это движущая и направляющая сила эволюции. Ведущая роль естественного отбора в эволюции по сравнению с другими факторами определяется направленностью действия, которое связано с выработкой новых приспособлений, возникновением видов, возникновением иерархической системы таксонов, осуществлением прогрессивного развития живой природы. Теория естественного отбора является одним из основных теоретических обобщений биологии, она объясняет механизм эволюции.

ЛЕКЦИЯ 7. ВИД – ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

- 1 История развития представлений о виде
- 2 Генетико-эволюционное понятие вида как закрытой системы
- 3 Концепции, доказательства реальности, и структура вида
- 4 Понятие о видообразовании
- 5 Формы, способы и примеры видообразования
- 6 Принцип основателя

1 История развития представлений о виде

Проблема вида и видообразования является одной из фундаментальных в биологии. Основа научной трактовки вида тысячелетиями складывалась в практической деятельности людей. Термин вид перешел в биологию из логики. Вид в логическом смысле – это выражение сходства или одинаковой сущности у группы единичных предметов. К вопросу о виде обращался Аристотель, вид понимался им как противоречивая категория, отражающая объединение индивидов в коллектив и разъединение таких коллективов друг от друга. До конца XVII века слово «вид» (species) употреблялось в том же смысле, что и у Аристотеля. Как особое явление природы вид стал объектом научного познания после работ Дж. Рея (XVII в.). С его работ (1686) начинается первый этап в изучении вида. Он ввел в биологию как естественнонаучное понятие термин «вид», представляющий наиболее мелкие совокупности организмов, практически тождественных морфологически, совместно размножающихся и дающих плодовитое потомство. На первом этапе были установлены три важных особенности вида: 1) множество организмов; 2) вид объединяет организмы, сходные морфологически и физиологически; 3) вид представляет единицу, самостоятельно воспроизводящуюся в природе. Вторым этапом начинается с появления работ К. Линнея (XVIII в.), создания им «Системы природы» (1735), признания вида как явления природы. Ему принадлежит заслуга установления того факта, что вид есть основная форма существования живой природы, ее реальная единица. По К. Линнею, вид – это множество родственных, сходных по строению организмов, при размножении непрерывно воспроизводящих себе подобных. Представления о виде у К. Линнея, в дальнейшем Ж. Кювье, были основаны на положении об устойчивости видовой формы, неизменности видов. К концу XVIII в., началу XIX в. были установлены и к характеристике вида прибавились новые черты, признаки – дис-

кретность и устойчивость. Вид оказался образованием, представляющим собой биологическую отдельность. Отграниченность вида от других видов, факт устойчивости вида был чрезвычайно важен для доказательства его реальности, но какова степень устойчивости видовой формы, каковы причины, делающие вид устойчивым, было неясно. Биологи пытались разрешить противоречие, допустив существование абсолютно постоянной формы как неизменной сущности вида. В пределах же границ таковой изменения организмов признавались возможными. Так понималась внутривидовая изменчивость, выражавшаяся в наличии разновидностей. Известный русский зоолог, академик Петербургской Академии Наук П. Паллас отмечал, что главные особенности разновидностей – обратимость и случайность, а вида – постоянство и закономерность. Эти обстоятельства привели к тому, что идея постоянства вида заняла доминирующее положение в биологии и утвердила креационистские взгляды о виде. С накоплением новых фактов стало постепенно выясняться, что многие виды не столь четко отграничены друг от друга по морфологическим признакам, как это казалось при сопоставлении их на основе небольшого числа особей. Эти новые факты, послужившие основой для возникновения трансформизма – учения об изменении и превращении видов, требовали дальнейшего развития теории вида и поиска новых его критериев. В первой половине XIX в. развиваются представления об изменчивости видов в природе (Ж.Б. Ламарк, Э.Ж. Сент-Илер, К.Ф. Рулье и др.). Э.Ж. Сент-Илер утверждал: «виды изменяются», а К.Ф. Рулье избрал эти слова эпиграфом одной из своих работ. Следующий этап в изучении вида начинается с работ Ч. Дарвина, появления его труда «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859 г.). Сущность учения Дарвина состояла в открытии законов изменения видов. Взаимодействие неопределенной наследственной изменчивости, борьбы за существование и естественного отбора приводит к образованию новых видов в процессе эволюции. В связи с большим значением теории Дарвина в разрешении проблемы вида, третий этап в изучении вида получил название дарвиновского. С начала XX в. и до конца 20-х годов этого века длится четвертый этап в изучении вида. С конца 20-х годов начинается и в последующие десятилетия продолжается пятый этап в изучении вида. В XX в. имеет место дальнейшее развитие представлений о виде. К этому времени относится установление новых признаков вида – географической и экологической определенности, полиморфности; имеет место изучение генетической основы вида, его структуры, константности и адаптивности признаков,

способов и механизмов видообразования, закономерностей внутривидовых отношений. Углубляется познание сложной генетической структуры вида. Разработкой проблемы вида и видообразования занимались и внесли большой вклад в их разрешение Н.И. Вавилов, В.Л. Комаров, С.П. Семенов-Тянь-Шанский, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ф.Г. Добржанский, А. Кэйн, Д. Симпсон, Э. Майр, К.М. Завадский и др. Издаются фундаментальные труды. В 1954 г. выходит книга А. Кэйна «Вид и его эволюция», в 1968 г. изданы работы Э. Майра «Зоологический вид и эволюция» и К.М. Завадского «Вид и видообразование».

2 Генетико-эволюционное понятие вида как закрытой системы

По имеющимся представлениям вид является генетически закрытой системой. Для него характерно генетическое единство. Как бы ни были изолированы отдельные популяции и подвиды, поток генетической информации между ними всегда существует. Биологическая концепция рассматривает вид как репродуктивное сообщество, комплекс популяций, реально или хотя бы потенциально обменивающихся между собой генами и не обменивающихся генами с другими подобными сообществами. Имеется ряд критериев вида, которые используются для того, чтобы отличить один вид от другого. Выделяют морфологический, физиологический, генетический, биохимический, экологический, географический, др. критерии. *Морфологический критерий* основывается на внешнем и внутреннем сходстве особей одного вида, но при этом есть виды-двойники и полиморфные виды. *Физиологический критерий* основывается на сходстве жизненных процессов, сходстве физиологических функций и механизмов у особей одного вида. *Генетический критерий* основан на различии видов по кариотипам. Но, с одной стороны, есть виды со сходными кариотипами, с другой стороны, в пределах одного вида встречаются особи с разным числом хромосом – диплоидные, полиплоидные, анеуплоидные. При использовании данного критерия принимается во внимание также то, что вид представляет собой генетически замкнутую, репродуктивно изолированную систему. Особи одного вида скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство. Однако, между особями некоторых видов скрещивание является возможным. Кроме того, в естественных условиях между популяциями одного вида, живущими в разных частях ареала, обмена генами не происходит, и в этом случае применение критерия репродуктивной изоляции становится невозможным. В соответствии с *биохимическим критерием*, у орга-

низмов разных видов имеются различия по биохимическим параметрам (состав и структура белков, нуклеиновых кислот, других веществ в клетке); а у организмов одного вида есть свой особый генетически закрепленный тип обмена веществ. Однако существует и внутривидовая изменчивость всех биохимических показателей. Принцип биохимического различия широко применяется для изучения сложной структуры вида – выявления мелких внутривидовых единиц, отличающихся по строению белковых молекул. Развитие молекулярной биологии в последние десятилетия позволило изучить строение ряда пигментов крови у животных. Было установлено тонкое строение молекул гемоглобина и других пигментов и выяснено большое сходство в этих структурах у систематически близких видов. Этот же вывод оказался справедлив и для многих других изученных высокомолекулярных структур у животных. Исследования по биосинтезу одних и тех же аминокислот, например, гистидина, аргинина, показали, что он может осуществляться одинаковыми путями у разных организмов, и, наоборот, синтез одной аминокислоты (как лизин) происходит различными путями даже среди очень близких видов животных. Значит, степень биохимических различий между видами не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности. *Этологический метод* основан на сходстве поведения особей одного вида. *Метод электрофореза белков* позволяет определять видовую принадлежность по картам электрофоретических фракций белков. Этот метод широко применяют для изучения внутривидовой генотипической изменчивости, но его редко используют для обоснования видового ранга изучаемой группы. *Геносистематика* представляет собой метод, заключающийся в сравнении видов на основании исследований комплементарности их ДНК. Для вирусов и микроорганизмов это объективный способ выделения видов, однако, у высших организмов данный метод выявляет своеобразие нуклеотидных последовательностей, что далеко не всегда соответствует степени дивергенции и видовой обособленности. *Иммунологический критерий* основан на том, что выделение видов проводится по серологическим тестам. Например, по реакции кольцепреципитации с тестовым антигеном можно установить степень родства сравниваемых выборок организмов. Этот прием применяют в дополнение к другим как способ разграничения групп, трудно различаемых другими методами. *Согласно экологическому критерию*, каждый вид может существовать в определенных условиях, он приспособлен к этим условиям, выполняет определенную функциональную роль в экосистеме, то есть каждый вид занима-

ет определенную экологическую нишу. Даже самые близкие виды занимают разные экологические ниши. Наличие экологической ниши сводит к минимуму конкуренцию. *Географический критерий* основан на том, что каждый вид занимает определенную территорию, имеет определенный ареал, но у многих видов есть совпадающие или перекрывающиеся ареалы, есть разорванные ареалы, а виды-космополиты занимают обширные территории. *Эволюционный критерий вида* заключается в единстве эволюционной судьбы вида как системы популяций. Использование критерия основано на том, что вид представляет собой единое целое до тех пор, пока все составляющие его популяции эволюционируют взаимосвязанно, то есть обмениваются генами и взаимно обуславливают существование друг друга. Когда эта единая система популяций распадается в процессе дивергенции, образуется несколько таких систем популяций, которые можно считать разными видами. Этот критерий применим в тех случаях, когда удастся достаточно полно проследить процесс дивергенции. При дивергенции сначала образуются два подвида, впоследствии обособляющиеся как виды.

Значит, те или другие критерии вида не являются универсальными.

Совокупность черт, свойств, с помощью которых можно описать вид, называются *признаками вида*. По К.М. Завадскому признаками вида являются: 1) *Тип организации*: вид обладает единой наследственной основой. Генетическое единство вида проявляется в специфичности системы ДНК – РНК – белки, в сходстве типа обменных реакций, процессов морфогенеза, внутреннего и внешнего строения особей, в сходстве внутривидовых отношений в популяции.

2) *Численность*: вид включает множество особей, т.е. является наиндивидуальным образованием. Уровень численности вида входит в его характеристику.

3) *Воспроизведение*: вид – самостоятельно воспроизводящееся в природе образование, способное в процессе размножения сохранять свою качественную определенность.

4) *Дискретность*: вид существует и эволюционирует как более или менее обособленное образование.

5) *Экологическая определенность*: вид приспособлен к условиям существования и конкурентноспособен. Он занимает определенное место в экосистемах и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и во взаимосвязях живого с живым.

6) *Географическая определенность*: вид расселен в природе на определенной территории. Ареал является, как правило, обязательной чертой, входящей в характеристику вида.

7) *Многообразие форм*: вид дифференцирован и обладает внутренней структурой. Включая много разнородных форм, вид выступает как система, основной единицей которой является местная популяция.

8) *Историчность*: вид – система, способная к эволюционному развитию. Историчность вида проявляется во временном существовании его.

9) *Устойчивость*: вид обладает способностью сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени.

10) *Целостность*: вид не представляет собой суммы особей, а является племенной общностью, объединенной внутренними связями.

3 Концепции, доказательства реальности, и структура вида

Из обзора истории развития представлений о виде следует, что о ней имелись разные точки зрения. В биологической науке существовал и ряд концепций вида: *типологическая* (К. Линней), *номиналистическая* (Ж.Б. Ламарк и др.), *концепция политипического морфологического вида* (Н.И. Вавилов, С.П. Семенов-Тянь-Шанский и др.), *биологическая* (Э. Майр и др.) [12].

Согласно типологической концепции принадлежность особи к тому или иному виду определяется путем соотнесения ее признаков с признаками, типичными для данного вида. В практической систематике эта концепция преломлялась в сравнении особи с типовым экземпляром вида, по которому вид был описан, или с типовой серией. Сравнение проводилось по морфологическим, обычно внешним, то есть доступным для наблюдения признакам без расчленения особи. Подобный типологический подход сохранился в практике систематики многих групп до настоящего времени. По мере накопления материала стало формироваться представление о том, что многие виды не столь четко, как казалось, ограничены друг от друга. Между видами были обнаружены переходные формы, то есть особи, которых трудно отнести к одному из двух близких видов. Наличие переходных форм доказывало, согласно взглядам Ж.Б. Ламарка, изменение видов под действием условий окружающей среды. В результате длительного ряда последовательных поколений особей, принадлежавших первоначально к одному виду, возникал новый вид, отличающийся от перво-

го. На основании таких данных Ж.Б. Ламарк приходит к выводу, что видов нет, есть только ряды меняющихся особей (поколений). Виды не являются реальными единицами, а представляют собой искусственную группировку, созданную человеком для удобства пользования. В итоге, Ж.Б. Ламарк пришел к отрицанию реальности вида. Возникла дилемма: либо виды неизменны, а потому строго отграничены друг от друга, то есть дискретны, и реальны, либо виды меняются в процессе эволюции, связаны переходными формами и поэтому не реальны – искусственны. К.М. Завадский сформулировал эту идею в афоризме: либо виды без эволюции, либо эволюция без видов.

Концепция, отрицающая реальность вида, была названа номиналистической (nomen – имя, название, это подразумевает, что виды – только названия). Номиналистический подход получил поддержку у Э.Ж. Сент-Илера, К.Ф. Рулье, др. Ч. Дарвин придерживался диалектической трактовки вида и отмечал, что «виды обладают довольно хорошо определенными границами, ... но в то же время, как будто кто-то сомневается в их временном существовании».

Концепция политипического морфологического вида сформировалась к концу 20-х годов XX в. Согласно этой концепции вид есть система не только исторически возникшая, но и непрерывно развивающаяся и дифференцирующаяся. Н.И. Вавилов рассматривал реальность политипического вида. Он отмечал, что вид представляет собой чрезвычайно сложную систему элементов, различающихся и генетически, и экологически, и формирующихся в процессе эволюции. Н.И. Вавилов [7] сформулировал положение об адаптивности внутривидового разнообразия в колеблющихся условиях среды.

Основные положения биологической концепции сформулированы Э. Майром: 1) виды определяются не различием, а обособленностью; 2) виды состоят из популяций, а не из независимых особей; 3) виды можно определять более адекватно, исходя из их отношения к популяциям других видов. Решающим критерием вида по биологической концепции является репродуктивная изоляция. Биологическая концепция вида получила в последние десятилетия широкое распространение.

Доказательства реальности вида. Реальность вида доказывается: 1) унаследованной от исходной популяции общностью организации; 2) экологической общностью всех его популяций, которая проявляется в их взаимозаменяемости; 3) его целостностью и интегрированностью за счет межорганизменных связей; 4) вид занимает свое место в круговороте веществ и энергии в биосфере. Признание эволюции

означает отказ от линнеевской трактовки (неизменности) вида. Доказательства реальности вида отвергают и номиналистические представления.

В целом, виды и реально существуют, и изменяются.

Целостность вида и механизм её поддержания. Любой вид – это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуровневой иерархией биохорологических групп. Связями, консолидирующими его в целостную систему, являются видовые адаптации, полезные виду как целому.

Население любого вида распадается на относительно изолированные группы особей. Внутри популяций выделяют недолговечные группы особей, объединенных более тесным генетическим родством. У растений такие группы называют биотипами, у животных – демами. Выше популяционного уровня внутривидовыми структурами оказываются: у растений – экотипы и подвиды, у животных – подвиды.

Структура вида. Как структурные единицы вида, К.М. Завадский выделяет следующие: *биотип* – совокупность фенотипов, детерминированных определенным генотипом (группа генетически очень сходных особей); *морфобиологическая группа (изореагент)* – группа организмов внутри популяции, одинаково реагирующая на условия среды; *экоэлемент* – внутрипопуляционная форма, обладающая единым генетическим нерасщепляющимся комплексом; *местная (локальная) популяция* – относительно обособленная группа, стабильно занимающая определенную территорию и способная к самовоспроизведению, является основной единицей населения вида и более-менее обособленный структурный элемент; *экотип* – раса, признаки которой определяются местом обитания; *подвид* – сформированная географическая или экологическая раса (совокупность локальных популяций вида, заселяющих частично его ареал и отличающихся по некоторым признакам от других популяций этого вида); *полувид* – географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида (совокупность популяций, которые приобрели не все признаки вида). В качестве внутривидовых единиц принимаются: особь, семья, дем (недолговечные группы особей внутри популяции, объединенные более тесным генетическим родством), группа демов, популяция, группа популяций, подвид, полувид, вид, надвид. В общем, вид имеет сложную структуру. Единообразие в терминологии по структурным единицам вида отсутствует.

В популяциях при скрещиваниях возникают возможности нивелировок различий, и на этом основано единство вида как динамиче-

ской системы. Между популяциями и подвидами, как бы ни были они изолированы, всегда существует поток генетической информации. Это обеспечивает интеграцию генофондов отдельных популяций.

Итак, в настоящее время представления о виде значительно углубились. Изучены новые черты вида. Имеет место познание генетической основы вида. На современном уровне знаний можно констатировать, что биологический вид *представляет собой сложную систему, обладающую высокой устойчивостью к изменениям внешней среды и приспособленную к оптимальному использованию существующего разнообразия условий. Высокая степень приспособленности и приспособляемости вида обеспечивается несколькими путями, включающими мутационную, комбинативную и модификационную изменчивость. Вид как сложная динамическая система возникает, поддерживается и совершенствуется под контролем естественного отбора* [12].

4 Понятие о видообразовании

Видообразование является процессом, при котором происходят адаптивные преобразования внутри старого вида, приводящие к возникновению одного или нескольких новых видов (рисунок 7.1).

Как отмечено в литературе [17, 28], возникновение изоляции между частями видового населения означает разделение вида. По-



Рисунок 7.1 – Схема видообразования. Сплетение веточек, каждая из которых изображает популяцию, отражает дивергенцию сестринских видов

этому, видообразование представляет собой разделение (во времени и пространстве) прежде единого вида на два или несколько. При видообразовании происходит превращение генетически открытых систем в генетически закрытые. Видообразование осуществляется на основе постоянно совершающихся внутри вида процессов микроэволюции: появления элементарного эволюционного материала, действия элементарных эволюционных факторов, возникающего элементарного эволюционного явления (изменение генотипического состава популяций).

5 Формы, способы и примеры видообразования

Как основные пути видообразования выделяют аллопатрическое, симпатрическое, филетическое, дивергентное, гибридогенное. *Аллопатрическое* (от греч. *allos* - иной, *patris* – родина) видообразование – это видообразование, при котором дивергирующие популяции изолированы друг от друга пространственно. В основе аллопатрического видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции. Способы аллопатрического видообразования: фрагментация, распадение ареала родительского вида (возникновение видов майского ландыша) (рисунок 7.2), расселение исходного вида (группы больших чаек (рисунок 7.3), большой синицы (рисунок 7.4), галлопогоских вьюрков (рисунок 7.5), некоторых рептилий, амфибий, насекомых).

Симпатрическое (от греч. *sym* – вместе, *patris* – родина) видообразование – это возникновение нового вида внутри ареала исходного. Способами такого видообразования являются: автополиплоидия (получены виды хризантем, табака, картофеля), аллополиплоидия (получены гибриды пшеницы и ржи, алычи и терна (рисунок 7.6), рябины и кизильника), сезонная изоляция (сезонные расы у погремка, яровые и озимые расы проходных рыб).

Филетическое видообразование - это видообразование, когда вид изменяется в череде поколений (например, ряд ископаемых европейских слонов на рисунке 7.7), превращается в новый вид. Границы между отдельными видами в филетическом ряду форм провести невозможно – она всегда будет условной.

Дивергентное видообразование. Этот тип видообразования основывается на принципе дивергенции (в теории Ч. Дарвина – это прогрессирующее расхождение признаков организмов в процессе эволюции линий, берущих начало от общего предка). Дивергентное видообразование сводится к генетическому обособлению эволюционирую-

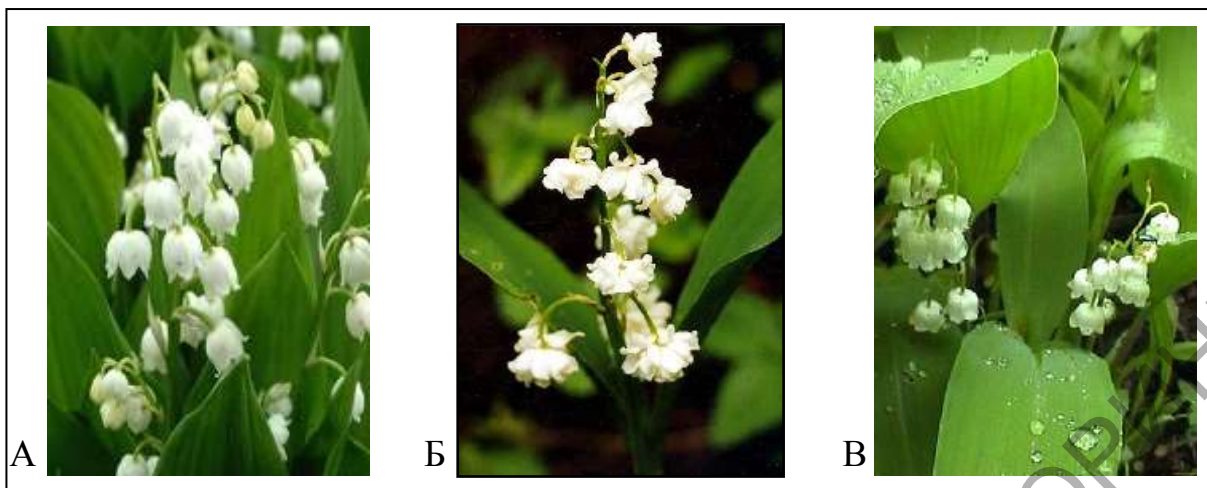


Рисунок 7.2 – Виды майского ландыша: А – ландыш майский, Б – ландыш закавказский, В – ландыш кейске

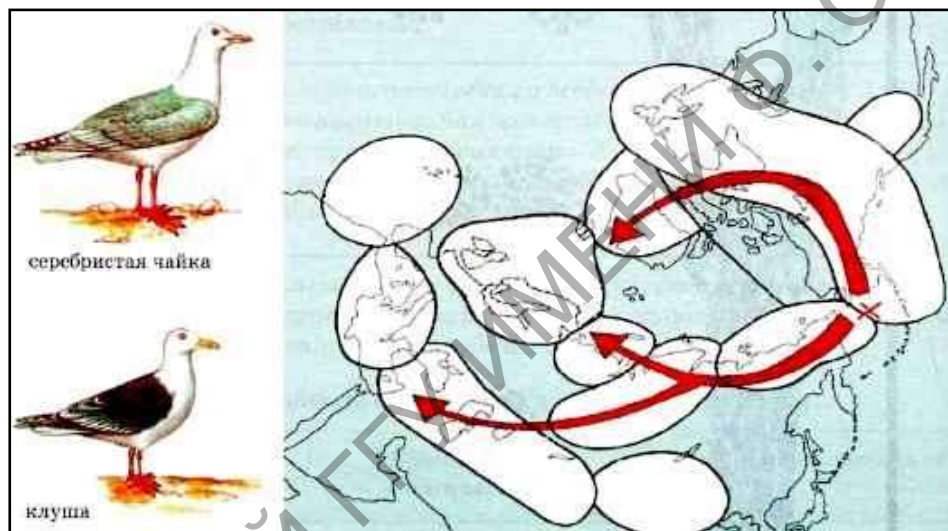


Рисунок 7.3 – Расселение исходного вида группы больших чаек

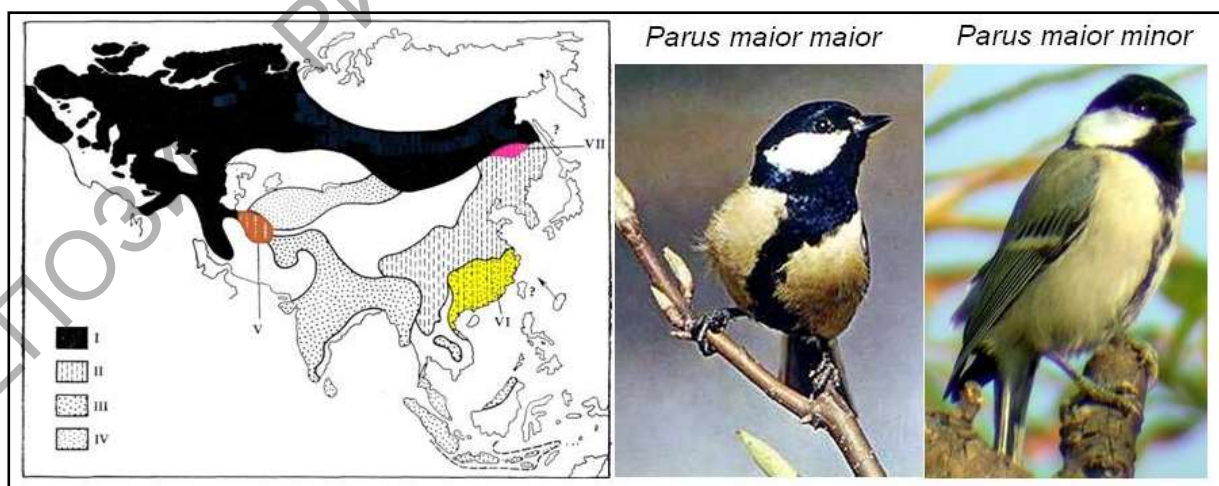


Рисунок 7.4 – Кольцевой ареал большой синицы: I - *Parus major major*, II - *P. m. minor*, III - *P. m. cinereus*, IV - *P. m. boxha renis*, V - переходные популяции (*major* x *cinereus*), VI - переходные популяции (*cinereus* x *minor*), VII - перекрывание ареалов *major* и *minor*

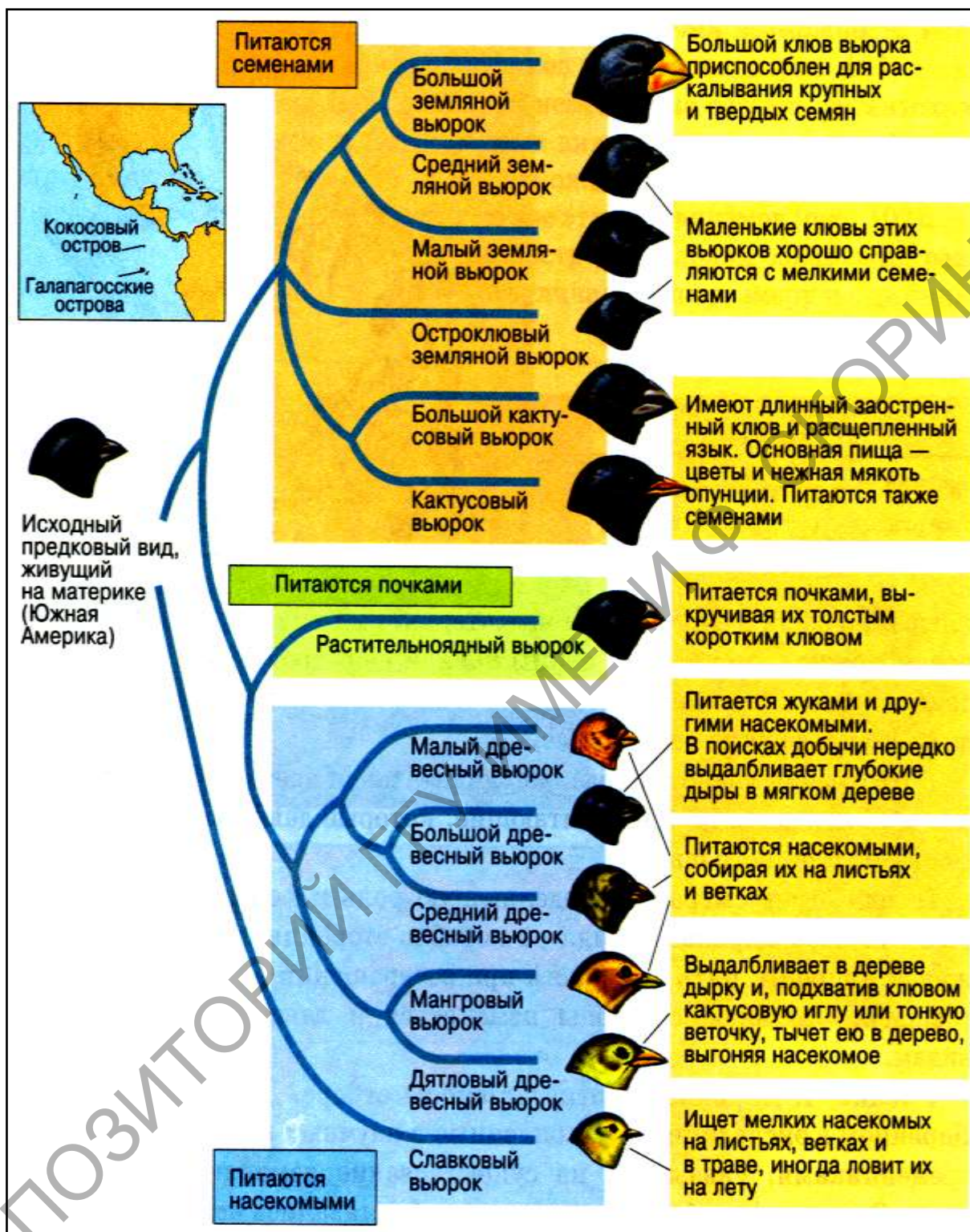


Рисунок 7.5 – Аллопатрическое видообразование выюров на Галапагосских островах



Рисунок 7.6 – Аллополиплоидный гибрид сливы из алычи и терна

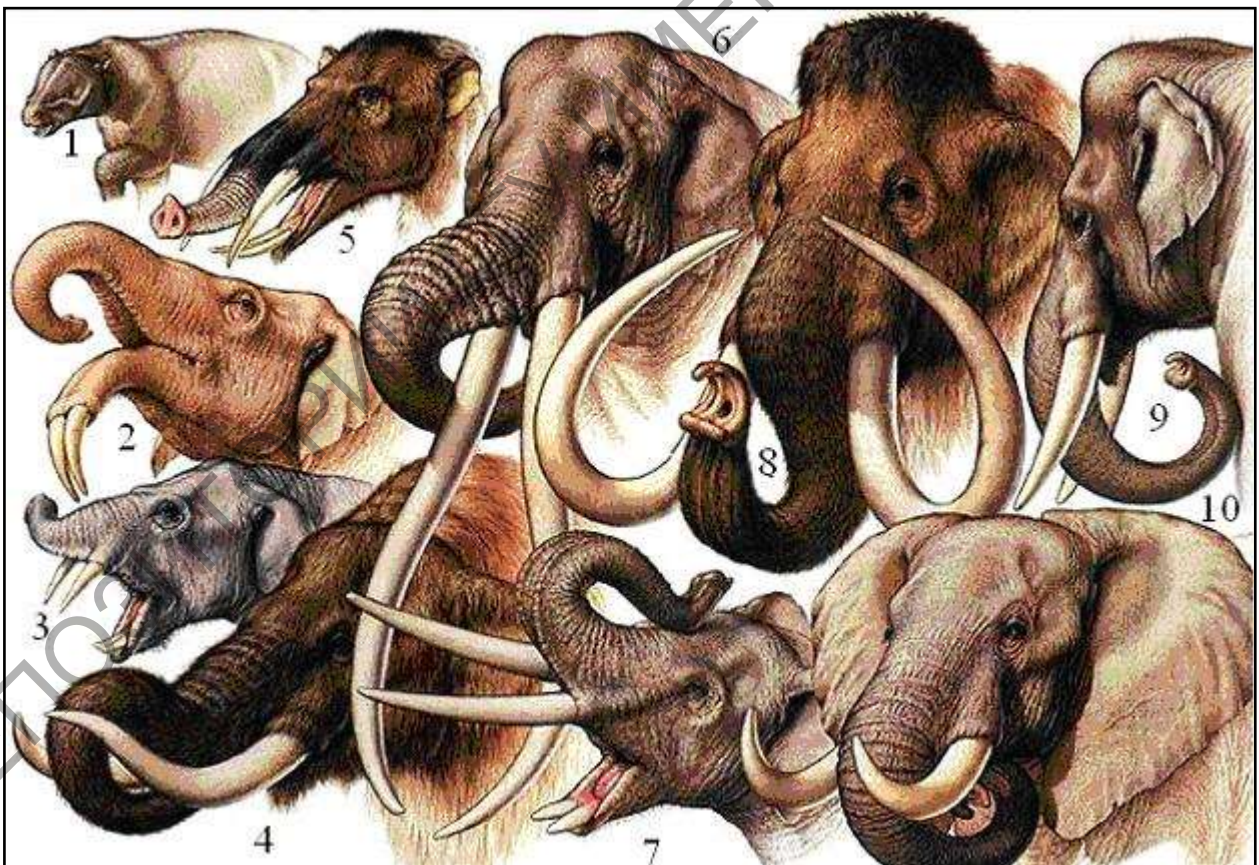


Рисунок 7.7 – Эволюция хоботных: 1 – Меритерий; 2 – Дейнотерий (Динотерий); 3 – Палеомастодон; 4 – Мастодонт; 5 – Гомфотерий; 6 – Стегодон; 7 – Примэлефас (Первослон); 8 – Мамонт; 9 – Индийский слон; 10 – Африканский слон

щих популяций. Такое обособление достигается тогда, когда возникают устойчивые преграды к обмену генами и первоначально единый генный поток разделяется на разные русла. Дивергенция является неизбежным следствием разнообразия жизненных условий и внутривидовой борьбы за существования. В качестве примера данного типа могут служить два подвида прострела - западный и восточный. Западный подвид имеет тонко рассеченные разбросанные листья и поникшие цветки. У восточного подвида листья более грубо рассеченные, приподнятые, а цветки стоячие. Эти изменения связаны с обилием дождей на западе Европы и засушливостью на востоке. Положение листьев способствует стеканию дождевой воды к корневой системе у восточного подвида и наоборот разбрызгиванию воды у западного. Пониженное положение цветков предохраняет их от смывания пыльцы дождевой водой. Степень расчлененности листьев тоже имеет адаптивное значение, и она объясняется различной интенсивностью транспирации. Малорасчлененные листья восточного подвида испаряют заметно меньше воды, чем сильно расчлененные листья западного подвида. Следует отметить, что первоначальным стимулом дивергенции является индивидуальная конкуренция между особями одного исходного вида. Прогрессирующее расхождение и специализация потребностей различных групп ведут к дальнейшему ослаблению межгрупповой конкуренции. Виды стабилизируются, и процесс дивергентного видообразования прекращается. Эволюцию, основанную на дивергенции и адаптивной радиации, называют кладогенезом. Необходимо отметить ряд других способов видообразования. Процесс длительного сохранения вида или иного таксона называется стасигенезом. Это процесс длительного сохранения в пределах отдаленных видов в «неизменной форме признаков», присущих некогда реликтовым особям, но сохранившихся и поныне. Анагенез – это процесс исторического развития таксономической группы, не сопровождающийся ее распадом на боковые ветви. При кладогенезе и анагенезе появление нового вида составляет конечный результат микроэволюционных процессов. Способ видообразования, отклоняющийся от кладогенеза является гибридогенезом. При гибридогенезе новые виды не подготавливаются микроэволюционными событиями, а могут возникнуть сразу путем скрещивания уже имеющихся видов [9].

Гибридогенное видообразование (сингенез) является обычным у растений. В этом случае могут образовываться комплексы видов (или полувида), связанных между собой гибридизацией – сингамеонами. В случае таких гибридных комплексов иногда бывает трудно обнару-

жить четкие границы между отдельными видами, хотя виды как устойчивые генетические системы выделяются вполне определенно. Видообразование через гибридизацию должно проходить с последующим удвоением числа хромосом (аллополиплоидии).

6 Принцип основателя

При видообразовании в той или иной форме действует *принцип основателя*. Сторонники теории аллопатрического видообразования связывают видообразование с краевыми (периферическими) изолятами. *Краевые изоляты* – это небольшие популяции на периферии ареала вида, которые существуют в неблагоприятных условиях. Они изолированы от остальных популяций собственного вида. Им свойственен *инбридинг*, или близкородственное скрещивание, которое приводит к повышению гомозиготности. Для краевых популяций Э. Майр и сформулировал *принцип основателя*. Согласно ему ограниченная численность подобных популяций ведет к тому, что генофонд их в силу случайной выборки сразу существенно отличается от генофонда основной массы вида, т.е. популяция основателей нового вида генетически отличается от вида родительского.

Кроме отмеченной, есть другая форма принципа основателя. Суть ее заключается в том, что новая популяция может возникнуть всего от нескольких исходных особей, попавших в благоприятные условия. Эти немногие особи-основатели несут лишь часть генетической изменчивости родительской популяции. Поэтому популяция, которая образуется от этих особей, будет менее разнообразной, гено- и фенотипически однородной. Однако это может быть до тех пор, пока не произойдет обогащение ее генофонда за счет новых мутаций или пополнения за счет иммиграции. В небольших популяциях гены могут быть потеряны в результате колебаний численности популяций. Действие принципа основателя в этом случае вытекает из специфики популяционных волн как элементарного эволюционного фактора; в какой-то момент исторического развития генофонд численно резко сокращенной популяции определит измененную генетическую структуру группы в период последующего увеличения численности. Описано множество случаев, когда от немногих особей происходили многочисленные популяции. Большинство млекопитающих и птиц, успешно вселенных в Северной Америке, Австралии, Новой Зеландии, являются потомками немногих особей. На протяжении эволюции жизни на Земле подобные случаи были нередки и должны были привести к возникновению новых видов.

ЛЕКЦИЯ 8. ПОНЯТИЕ И ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ, ЕЁ СООТНОШЕНИЕ С МИКРОЭВОЛЮЦИЕЙ

- 1 Понятие макроэволюции
- 2 Общие представления об эволюции онтогенеза
- 3 Эмбрионизация, автономизация, канализация онтогенеза
- 4 Биогенетический закон. Учение о филэмбриогенезах

1 Понятие макроэволюции

Во вторую половину XIX века, в эпоху развития классического дарвинизма построение эволюционной теории проводилось на основании результатов, полученных в самых разнообразных разделах биологии, исследователями, работавшими с применением описательных и сравнительных методов. Это позволило создать достаточно развернутую картину основных этапов и явлений эволюционного процесса, а также создать в первом приближении общую схему филогенеза живых организмов. Такое классическое направление в развитии эволюционных идей является изучением процесса макроэволюции. Макроэволюционный процесс, в отличие от микроэволюционного, охватывает большие отрезки времени, обширные территории и все (включая высшие) таксоны живых организмов, а также все основные общие и специальные явления эволюции.

Данные систематики, палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, молекулярной биологии и других биологических дисциплин дают возможность с большой точностью восстанавливать ход эволюционного процесса на любых уровнях выше вида. Совокупность этих данных составляет основу филогенетики – дисциплины, посвященной выяснению особенностей эволюции крупных групп органического мира. Сопоставление хода эволюционного процесса в разных группах, при неодинаковых условиях внешней среды, в разном биотическом и абиотическом окружении и т.д. позволяет выделить общие, характерные для большинства групп особенности исторического развития. На макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм без какого-либо перерыва продолжается процесс микроэволюции. Нарушается лишь характер отношений между вновь возникшими видами. Теперь они могут вступать в межвидовые отношения. Эти отношения способны повлиять на эволюционное событие, лишь изменяя давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, то есть через микроэволюционный уровень.

Макроэволюционные явления, имея огромные масштабы времени, исключают возможность их непосредственного экспериментального исследования. Значит, их результаты оказываются понятными лишь с позиций механизма осуществления эволюции – с позиций микроэволюции. На микроэволюционном уровне при изучении эволюции оказалось возможным применить точные экспериментальные подходы, которые помогли выяснить роль отдельных эволюционных факторов, сформулировать представления об элементарной эволюционной единице, элементарном эволюционном материале и явлении.

В 30-е годы XX века в результате интенсивного развития популяционной генетики возникла объективная возможность более глубокого познания механизма возникновения новых признаков (адаптаций) и механизма возникновения видов, чем это было возможно ранее, лишь на основе наблюдений в природе. Существенным моментом при этом оказалась возможность прямого эксперимента при изучении механизма эволюции: благодаря использованию быстро размножающихся видов организмов стало возможным моделировать эволюционные ситуации и наблюдать протекание эволюционного процесса. За короткое время в изучаемых совокупностях стало возможным наблюдать значимые эволюционные изменения – вплоть до возникновения репродуктивной изоляции исходной формы.

2 Общие представления об эволюции онтогенеза

Онтогенез (гр. *ontos* - сущее, *genesis* - происхождение) – это индивидуальное развитие организмов, в процессе которого из оплодотворенного яйца (при партеногенезе из неоплодотворенного) развивается взрослый организм. У простейших онтогенез осуществляется в пределах клеточной организации. Термин ввел Э. Геккель в 1866 г. [36].

Онтогенез представляет собой неотъемлемое свойство жизни, как эволюция, и её продукт. Процесс онтогенеза представляет собой реализацию генетической информации. Онтогенез – это предопределенный процесс, и, в отличие от эволюции, является развитием по программе (ею служит генотип данной особи), развитием, направленным к определенной конечной цели, которой является достижение половозрелости и размножения. В то же время, усложнение организации в ряду поколений – есть результат процесса эволюции. Чем сложнее организация взрослого организма, а это является отражением эволюции, тем сложнее и длительнее процесс его онтогенеза. Так оказываются тесно взаимосвязанными индивидуальное развитие и эволюция (ри-

сунок 8.1). Онтогенез состоит из этапов (этапность – еще одна особенность онтогенеза): эмбриональный этап, постэмбриональное развитие и жизнь взрослого организма. Крупные этапы (периоды) развития можно подразделить на более дробные стадии, как в эмбриональном развитии позвоночных – бластулы, гастролы, нейрулы. Стадию дробления, в свою очередь, можно разделить на стадии двух, четырех, восьми и более бластомеров. В результате представле-

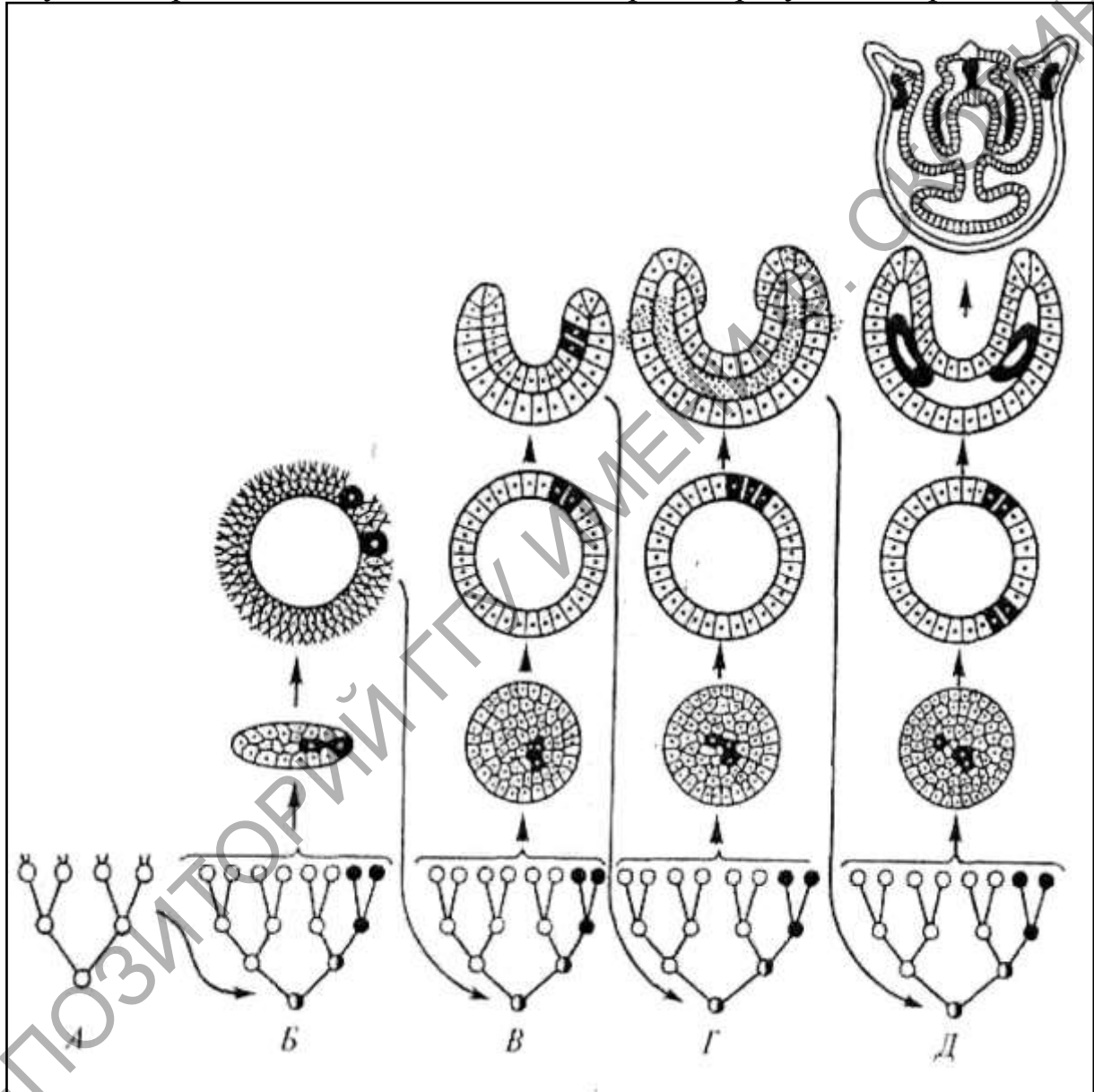


Рисунок 8.1 – Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в процессе эволюции. А – размножение свободно живущих одноклеточных; Б – онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox* [происходит дифференцировка клеток на половые (черным) и соматические]; В – онтогенез многоклеточного организма типа гидры (прибавляются стадии бластулы и гастролы); Г – онтогенез первичного двустороннесимметричного животного (прибавляется мезодерма); Д – онтогенез высшего двустороннесимметричного животного [34]

ние об этапности онтогенеза теряется и вырисовывается вполне плавный процесс индивидуального развития. Как видно, онтогенез представляет собой упорядоченную последовательность процессов [12].

Эволюционные изменения связаны не только с образованием и вымиранием видов, преобразованием органов, но и с перестройкой онтогенетического развития. Без изменения отдельных стадий в онтогенезе немыслим филогенез. Филогенез (гр. *phyle* – племя, род, вид, *genesis* – происхождение) – историческое развитие органического мира, различных систематических групп, отдельных органов и их систем. Различают филогенез групп животных, растений, филогенез органов.

В ходе эволюции наблюдается интеграция организма – установление все более тесных динамических связей между его структурами. Этот принцип отчасти отражается и в ходе эмбриогенеза. Эволюция жизни сопровождается постепенным усилением дифференциации и целостности онтогенеза, увеличением устойчивости онтогенеза в ходе эволюции жизни. Организм в онтогенезе ни на одной из стадий развития не является мозаикой частей, органов или признаков. Морфологическая и функциональная целостность организма в его жизненных проявлениях не вызывает никаких сомнений. Еще Аристотель при сравнении различных организмов установил единство их строения и обосновал учение о морфологическом сходстве, выражающимся в положении и строении органов у разных животных (современная гомология органов), развил представление о соотношении органов, о взаимозависимостях в их строении. Большое значение в истории вопроса о взаимозависимостях частей организма имели взгляды Ж. Кювье. По его представлениям, как было отмечено ранее, организм является целостной системой, строение которой определяется ее функцией; отдельные части и органы находятся во взаимной связи, их функции согласованы и приспособлены к известным условиям внешней среды (принцип корреляции и принцип условий существования). На приспособления организма к внешней среде и усложнение его строения как наиболее яркую характеристику эволюционного процесса указывал Ч. Дарвин. Он отмечал, что координация частей есть результат исторического процесса приспособления организма к условиям жизни. В дальнейшем многие ученые подчеркивали тот факт, что организм всегда развивается как целое. Имеется очень сложная система связей, объединяющих все части развивающегося организма в одно целое. Благодаря наличию этих связей, выступающих в роли основных, внутренних факторов индивидуального развития, из яйца образуется

не случайный хаос органов и тканей, а планомерно построенный организм с согласованно функционирующими частями. Вся целесообразность реакций организма при нормальном контакте одной его развивающейся части с другой есть результат исторического развития данных соотношений, т.е. результат эволюции всего механизма индивидуального развития.

Способы (пути) усовершенствования онтогенеза в процессе эволюции: 1) возникновение новых стадий, вызванное формированием комплексов адаптаций, обеспечивающих выживание организма и достижение половозрелости, приводящих к усложнению онтогенеза; 2) исключение определенных стадий и прекращение идущей на них элиминации, сопровождающееся вторичным упрощением. В процессе онтогенеза имеет место дифференциация организма (разделение целого на части) и его интеграция (объединение частей в единое целое). Это осуществляется одним и тем же механизмом – взаимодействием развивающихся зачатков. В онтогенезе последовательно накладываются друг на друга три волны коррелятивных зависимостей: корреляции геномные, морфогенетические, эргонтические. *Геномные корреляции* – корреляции, основанные на взаимодействии генов, выражающемся в явлениях сцепления генов и плейотропии (действие одного гена на формирование разных признаков). *Морфогенетические корреляции* – взаимодействия развивающихся зачатков, основанные на функционировании генов. Любой дифференцировке развивающихся зачатков предшествует генетическая, выражающаяся в дифференциальной репрессии и дерепрессии генов (рисунок 8.2). *Эргонтические* (от греч. *ergon* – работа) *корреляции* – коррелятивные изменения органов относительно друг друга. Примером может служить усиленное развитие костей, образование на них гребней в местах прикрепления мышц.

Координации означают взаимозависимости в процессах филогенетических преобразований. Исторически они развиваются на базе наследственных изменений частей, связанных системой корреляций, т.е. неизбежным изменением последних, или на другой основе – наследственного изменения частей, непосредственно корреляциями не связанных. Если организм представляет собой согласованное целое, то и в изменениях своего строения в процессе эволюции он должен сохранять значение согласованного целого. Это предполагает координированное изменение частей и органов. Примеров координаций много.

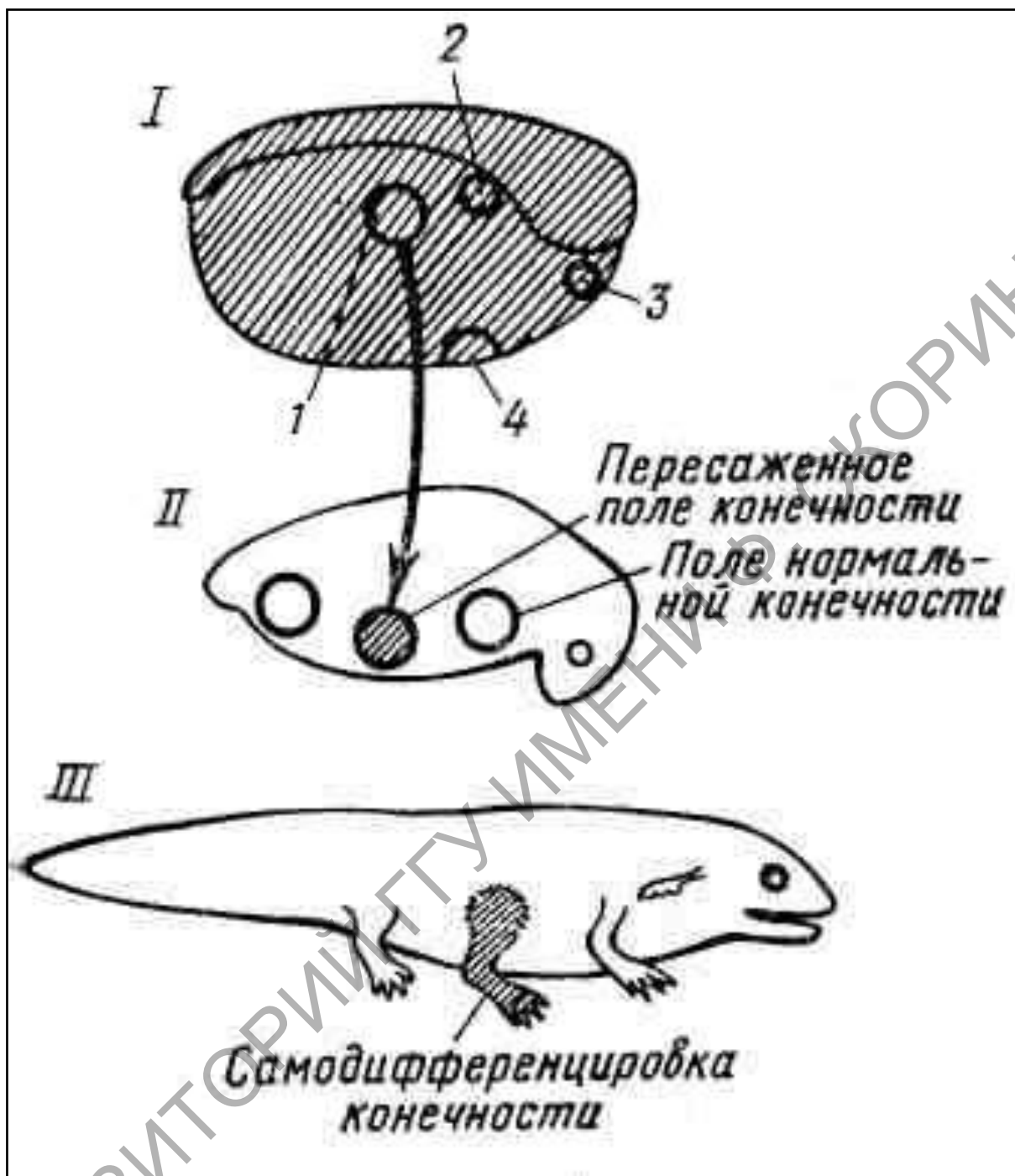


Рисунок 8.2 – Детерминация зачатков на стадии закладки центральной нервной системы у хвостатых амфибий: I – стадия нейрулы, II – стадия хвостовой почки, III – стадия личинки. 1 – будущая закладка конечности, 2 – уха, 3 – органа обоняния, 4 – сердца [4]

Это зависимости в изменениях величины, формы черепной коробки и величины и формы головного мозга – в процессе эволюции выработано очень точное соответствие формы и величины этих органов. Координацией является соотношение между относительной величиной глаз и формой черепа – увеличение размеров глаз связано с увеличением размеров глазниц. К координациям относятся зависимо-

сти между степенью развития органов чувств (обоняния, осязания и др.) и степенью развития соответствующих центров и областей головного мозга. Имеются координации между внутренними органами как зависимость между прогрессивным развитием грудной мышцы, сердца и легких у птиц. Очень простая биологическая координация проявляется между длиной передних и задних конечностей у копытных.

3 Эмбрионизация, автономизация, канализация онтогенеза

Результатами эволюции онтогенеза являются: эмбрионизация, автономизация, а также рационализация. *Эмбрионизация* – это путь развития, когда онтогенез проходит под защитой яйцевых оболочек, дольше изолирован от внешней среды, имеет меньшую сложность организации эмбриональных стадий. Путем эмбрионизации шла эволюция от споровых растений к голосеменным и от них к покрытосеменным. Переход от личиночного развития (у беспозвоночных, рыб, земноводных) к откладке крупных, защищенных плотными оболочками яиц (у рептилий, птиц), к внутриутробному развитию, живорождению (у млекопитающих) – результат эмбрионизации. Эмбрионизация проявляется в заботе о потомстве – насиживание яиц, вынашивание детенышей, строительство гнезд, передача индивидуального опыта потомству, защита семени завязью, плодом. Она проявляется в упрощении циклов развития – это переход от развития с метаморфозом к прямому развитию, к неотении. *Автономизация* проявляется в возрастании независимости онтогенеза от внешних и внутренних воздействий, этот путь эволюции создает преемственность форм в эволюционном процессе. Автономизация индивидуального развития обусловлена действием стабилизирующего отбора. *Рационализация* заключается в усовершенствовании процесса с помощью его упрощения. Одна из тенденций эволюции ведет к *канализации* онтогенеза (И.И. Шмальгаузен, К. Уоддингтон и др.). Главный действующий агент при этом – естественный отбор, выступающий в виде канализирующего отбора. Он определяет возникновение «стандартного» фенотипа в самых разнообразных, колеблющихся условиях внутренней и внешней среды [17].

В общем, эволюция онтогенеза имеет некоторые особенности, идет определенными путями, приводит к важным результатам, находится во взаимосвязи с филогенезом, что отражено в биогенетическом законе.

4 Биогенетический закон. Учение о филэмбриогенезах

Впервые взаимосвязь онтогенеза и филогенеза раскрыл К. Бэр в ряде положений, которым Ч. Дарвин дал обобщенное название «Закон зародышевого сходства». В зародыше потомков, писал Ч. Дарвин, мы видим «смутный портрет» предков. Большое сходство разных видов в пределах типа выявляется уже на ранних стадиях эмбриогенеза. Следовательно, по индивидуальному развитию можно проследить историю данного вида. В 1864 г. Ф. Мюллер сформулировал положение о том, что филогенетические преобразования связаны с онтогенетическими изменениями и что эта связь проявляется двумя путями. В первом случае индивидуальное развитие потомков идет аналогично развитию предков лишь до появления в онтогенезе нового признака. Изменение процессов морфогенеза обуславливает повторение в эмбриональном развитии истории предков лишь в общих чертах. Во втором случае потомки повторяют все развитие предков, но к концу эмбриогенеза добавляются новые стадии. Повторение признаков взрослых предков в эмбриогенезе потомков Ф. Мюллер назвал рекапитуляцией. Работы Ф. Мюллера послужили основой для формулировки Э. Геккелем (1866 г.) биогенетического закона, согласно которому «онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза». Основа биогенетического закона, как и рекапитуляции, заключается в эмпирической закономерности, отраженной в законе зародышевого сходства К. Бэра. Суть его заключается в следующем: самая ранняя стадия сохраняет значительное сходство с соответствующими стадиями развития родственных форм. Таким образом, процесс онтогенеза представляет собой известное повторение (рекапитуляцию) многих черт строения предковых форм, на ранних стадиях развития – более отдаленных предков, а на более поздних – более родственных форм.

В настоящее время явление рекапитуляции трактуют более широко, как последовательность стадий эмбриогенеза, отражающую историческую последовательность эволюционных преобразований данного вида. Рекапитуляция объясняется сложностью корреляций, в особенности на ранних стадиях развития, и трудностью перестройки системы взаимозависимостей между формообразовательными процессами. Коренные нарушения эмбриогенеза сопровождаются летальными последствиями. Рекапитуляции оказываются наиболее полными у тех организмов и в тех системах органов, в которых морфогенетические зависимости достигают особо большой сложности. Поэтому, лучшие примеры рекапитуляции имеются в онтогенезе высших позвоночных.

Филэмбриогенезы – это изменения, возникающие в разные моменты онтогенеза, ведущие к филогенетическим преобразованиям (филэмбриогенезы – эволюционные преобразования организмов путем изменения хода эмбрионального развития их предков, приводящие к появлению новых признаков у взрослых организмов). Создателем теории филэмбриогенеза является А.Н. Северцов. Согласно его представлениям онтогенез весь перестраивается в процессе эволюции. Новые изменения нередко происходят на последних стадиях формообразования. Усложнения онтогенеза путем прибавления, или надставки стадий, называются анаболией (рисунок 8.3). Надставка добавляет новые черты строения органов, происходит дальнейшее их развитие. В этом случае имеются все предпосылки для повторения в онтогенезе исторических этапов развития данных частей у далеких предков. Поэтому именно при анаболии соблюдается основной биогенетический закон. На поздних стадиях развития происходят обычно изменения в строении скелета позвоночных, возникают изменения в дифференцировке мышц, в распределении кровеносных сосудов. Путем анаболии возникает четырехкамерное сердце у птиц и млекопитающих. Перегородка между желудочками представляет надставку, она формируется на последних стадиях развития сердца.

Как анаболии появились рассеченные листья у растений. Онтогенез может, однако, изменяться и на средних стадиях развития, отклоняя при этом все позднейшие стадии от прежнего пути. Такой путь изменения онтогенеза называется девиация (рисунок 8.4). Девиация ведет к перестройке органов, существовавших у предков. Примером девиации является формирование роговых чешуй рептилий, которые первоначально формируются, как плакоидные чешуи акул. Затем у акул начинают интенсивно развиваться соединительнотканые образования в сосочке, а у рептилий – эпидермальная часть. Путем девиации формируются колючки, происходит преобразование побегов в клубень или луковицу. Кроме отмеченных путей (способов) изменения онтогенеза, возможно также изменение самих зачатков органов или их частей – этот путь называется архаллаксис. Хорошим примером его является развитие волоса у млекопитающих. Путем архаллаксисов изменяется число позвонков, число зубов у животных и др. Архаллаксис имел место при удвоении числа тычинок, происхождении однодольности у растений. Рассмотренные эволюционные изменения в онтогенезе отражены на рисунках 8.3, 8.4.

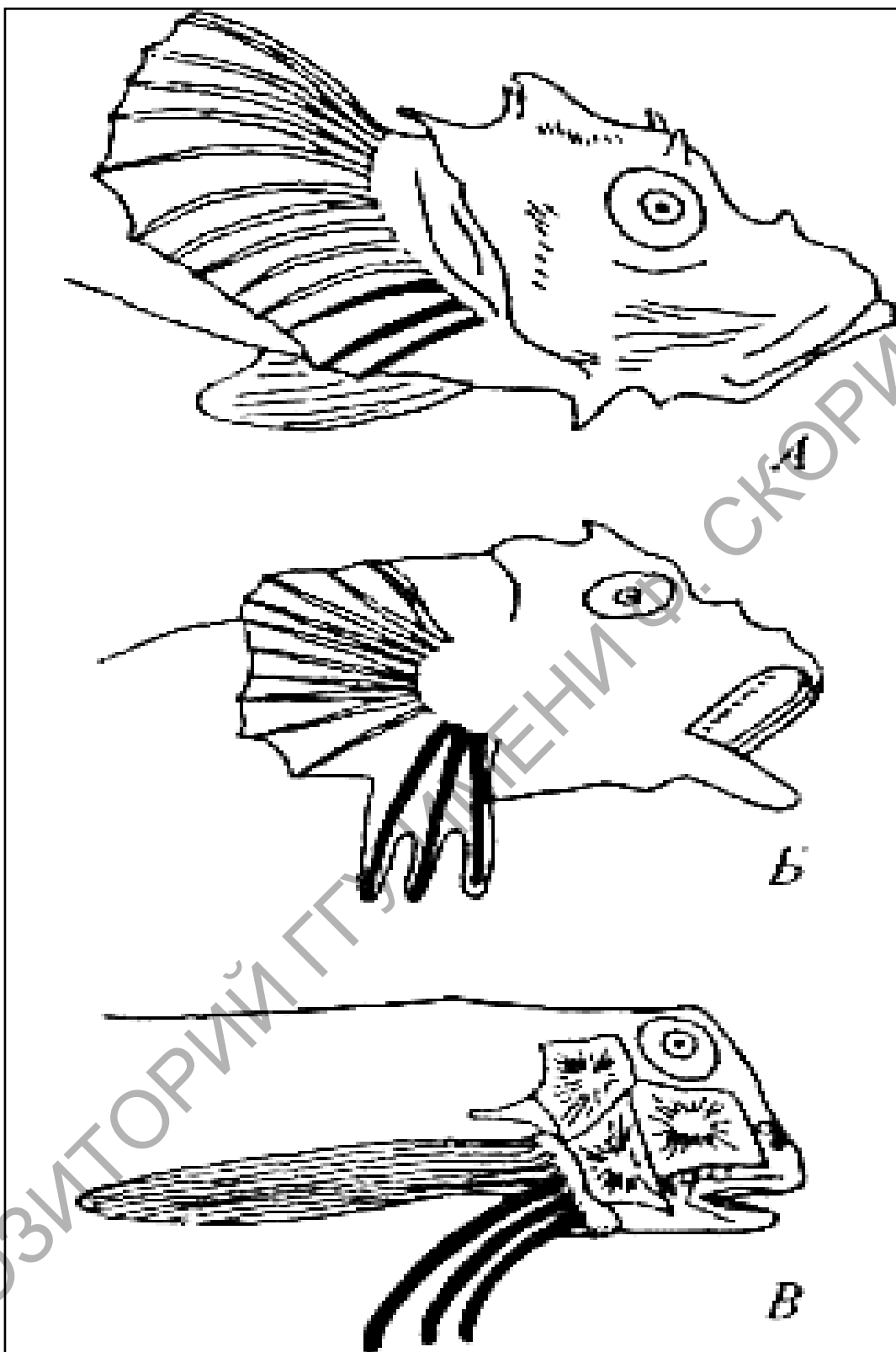


Рисунок 8.3 – Пример анаболии. Развитие грудных плавников морского петуха (*Trigla lucerna*); *A* – крупный малек с плавниками типичного для бычков строения (все лучи соединены перепонкой); *Б* – более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых лучей; *В* – взрослая рыба с тремя пальцеобразными придатками в передней части плавника

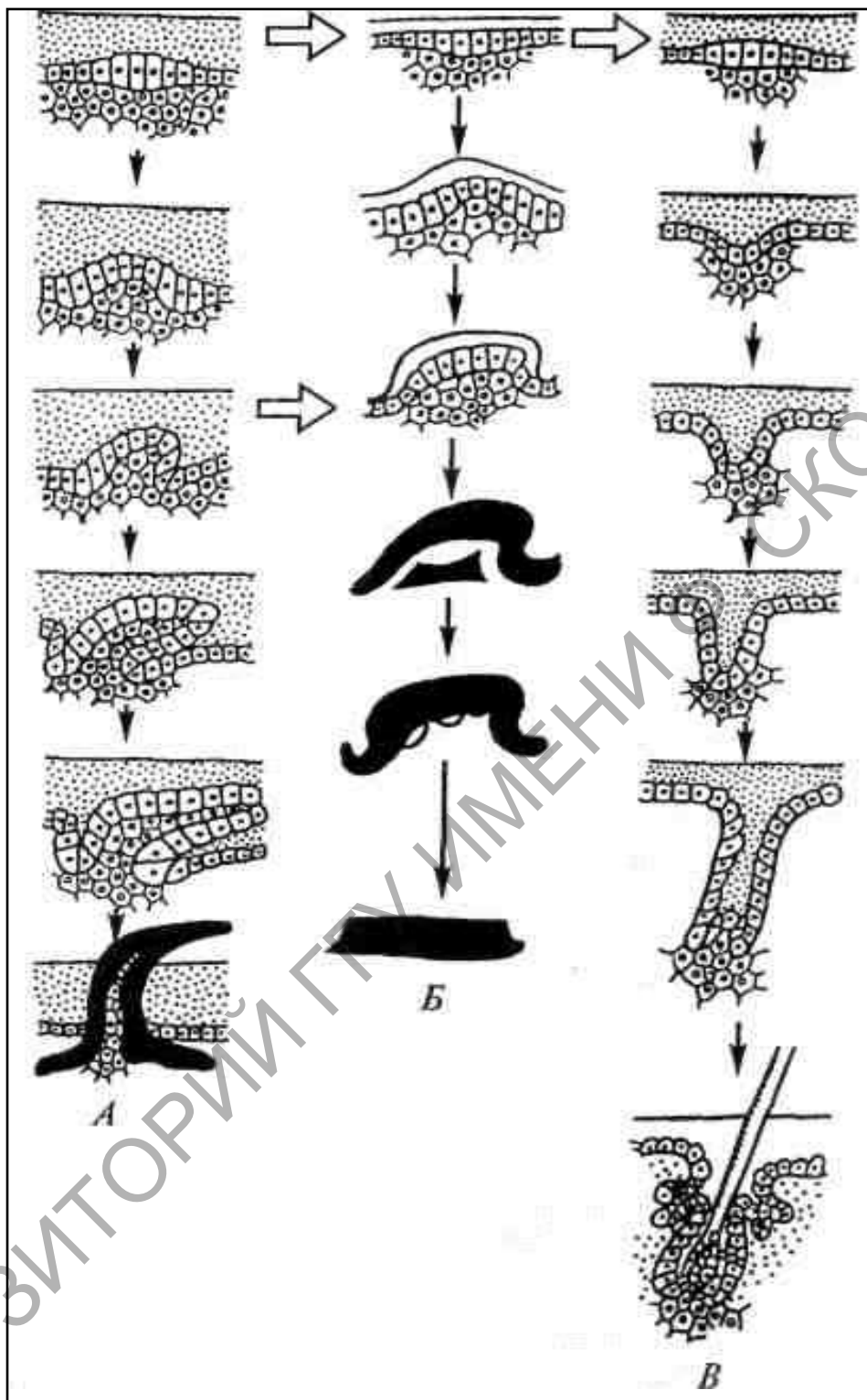


Рисунок 8.4 – Пример девиации и архаллаксиса. Развитие костных чешуй и волос: *A* – костная чешуя рыб; *B* – роговая чешуя рептилий; *B* – волос млекопитающего. Одинарные стрелки – анаболия, от *A* к *B* – девиация, от *B* к *B* – архаллаксис. При возникновении волоса группа исходных эпидермальных клеток не выпячивается, а опускается в кожу, в дальнейшем все развитие зачатка не повторяет филогенетического развития чешуи [34]

Основное значение теории филэмбриогенезов заключается в том, что она объясняет механизм эволюции онтогенеза, механизм эволюционных преобразований органов, возникновение новых признаков в онтогенезе, объясняет факт рекапитуляции. Филэмбриогенез представляет собой результат наследственной перестройки формообразовательных аппаратов, комплекс наследственно обусловленных адаптивных преобразований онтогенеза.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 9. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ

- 1 Целостность организма, мультифункциональность
- 2 Принципы преобразования органов и функций
- 3 Первичные и вторичные формы филогенеза

1 Целостность организма, мультифункциональность

Положение о целостности организма довольно подробно рассмотрено выше. Однако следует отметить, что одновременно с этой особенностью для организма характерна автономность его отдельных органов. Это положение находит подтверждение в явлении мультифункциональности и возможности качественных и количественных изменений функций. Филогенетические преобразования органов и их функций имеют две предпосылки: для каждого органа характерна мультифункциональность, а для функций - способность изменяться количественно. Эти категории и лежат в основе принципов эволюционного изменения органов и их функций. Мультифункциональность органов заключается в том, что каждый орган несет, кроме характерной для него главной функции, еще ряд второстепенных. Так, главная функция листа – фотосинтез, но, кроме того, он выполняет функции отдачи и поглощения воды, запасающего органа, органа размножения и т.д. Пищеварительный тракт у животных – это не только орган пищеварения, но и важнейшее звено в цепи органов внутренней секреции, важное звено в лимфатической и кровеносной системах. Одна и та же функция может проявляться у организмов с большей или меньшей интенсивностью, поэтому любые формы жизнедеятельности имеют не только качественную, но и количественную характеристику. Функция бега, например, выражена сильнее у одних видов млекопитающих и слабее – у других. По любому из свойств всегда существуют количественные различия между особями вида. Любая из функций организма количественно меняется в процессе индивидуального развития особи.

2 Принципы преобразования органов и функций

Известно более полутора десятков способов эволюции органов и функций, принципов их преобразования. Главнейшими из них являются приведенные ниже.

- 1) Смена функций: при изменении условий существования главная функция может терять значение, а какая-либо из второстепен-

ных – приобрести значение главной (разделение у птиц желудка на два – железистый и мускульный).

2) Принцип расширения функций: нередко сопровождается прогрессивное развитие (хобот слона, уши африканского слона).

3) Принцип сужения функций (ласты кита).

4) Усиление, или интенсификация функций: связано с прогрессивным развитием органа, большей его концентрацией (прогрессивное развитие головного мозга млекопитающих).

5) Активация функций – превращение пассивных органов в активные (ядовитый зуб у змей).

6) Иммобилизация функций: преобразование активного органа в пассивный (потеря подвижности верхней челюсти в ряду позвоночных).

7) Разделение функций: сопровождается разделением органа (например, мышцы, части скелета) на самостоятельные отделы. Примером может служить разделение непарного плавника рыб на отделы и связанные с этим изменения функций отдельных частей. Передние отделы – спинные и анальные плавники становятся рулями, направляющими движение рыбы, хвостовой отдел – основным двигательным органом.

8) Фиксация фаз: стопоходящие животные при хождении и беге приподымаются на пальцах, через эту фазу устанавливается пальцехождение копытных.

9) Субституция органов: в этом случае какой-либо орган утрачивается и его функцию выполняет другой (замена хорды позвоночником).

10) Симиляция функций: ранее различные по форме и функциям органы становятся подобными друг другу (у змей сходные сегменты тела возникли в результате симиляции их функций).

11) Принципы олигомеризации и полимеризации. При олигомеризации сокращается количество гомологичных и функционально однотипных органов, что сопровождается принципиальными изменениями коррелятивных связей между органами и системами. Так, тело кольчатых червей состоит из многих повторяющихся сегментов, у насекомых их количество значительно уменьшено, а у высших позвоночных одинаковых сегментов тела нет совсем. Полимеризация сопровождается умножением числа органелл и органов. Она имела большое значение в эволюции простейших. Такой путь развития приводил к появлению колоний, а затем и к появлению многоклеточности. Увеличение числа однородных органов происходило и у много-

клеточных животных (как у змей). В ходе эволюции олигомеризация сменялась полимеризацией и наоборот.

Следует отметить, что любой организм – координированное целое, в котором отдельные части находятся в сложном соподчинении и взаимозависимости. Как было отмечено выше, взаимозависимость отдельных структур (корреляция) хорошо изучена в процессе онтогенеза, также как и корреляции, проявляющиеся в процессе филогенеза и обозначаемые как координации. Сложность эволюционных взаимоотношений органов и систем видна при анализе принципов преобразования органов и функций. Эти принципы позволяют глубже представить эволюционные возможности преобразования той или иной организации в разных направлениях, несмотря на ограничения, накладываемые корреляциями.

Скорость эволюции отдельных признаков и структур, а также скорость эволюции форм (видов, родов, семейств, отрядов и т. д.) определяют темпы эволюции в целом. Последнее необходимо принимать во внимание в практической деятельности человека. Например, применяя химические препараты, следует знать, как быстро у того или другого вида может возникнуть устойчивость к препаратам: лекарственным – у человека, инсектицидам – у насекомых и др. Скорость эволюции отдельных признаков в популяциях, так же как и скорость эволюции целых структур и органов, зависит от многих факторов: числа популяций внутри вида, плотности особей в популяциях, продолжительности жизни поколений. Любые факторы первично окажут свое воздействие на скорость изменения популяции и вида посредством изменения давления элементарных эволюционных факторов.

3 Первичные и вторичные формы филогенеза

Среди *форм филогенеза* выделяют первичные – *дивергенцию и филетическую эволюцию*, лежащие в основе любых изменений таксонов. *Дивергенция* – это возникновение различий на основе одной и той же организации (рисунок 9.1). Дивергенция означает независимое приобретение родственными организмами различных признаков. При дивергенции сходство объясняется родством, общностью происхождения, а различия – приспособлениями к разной среде. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит расхождение ветвей древа жизни от единого ствола предков. Причина дивергенции на начальных этапах ее возникновения – это расхождение по разным экологическим нишам и межгрупповая конкуренция.

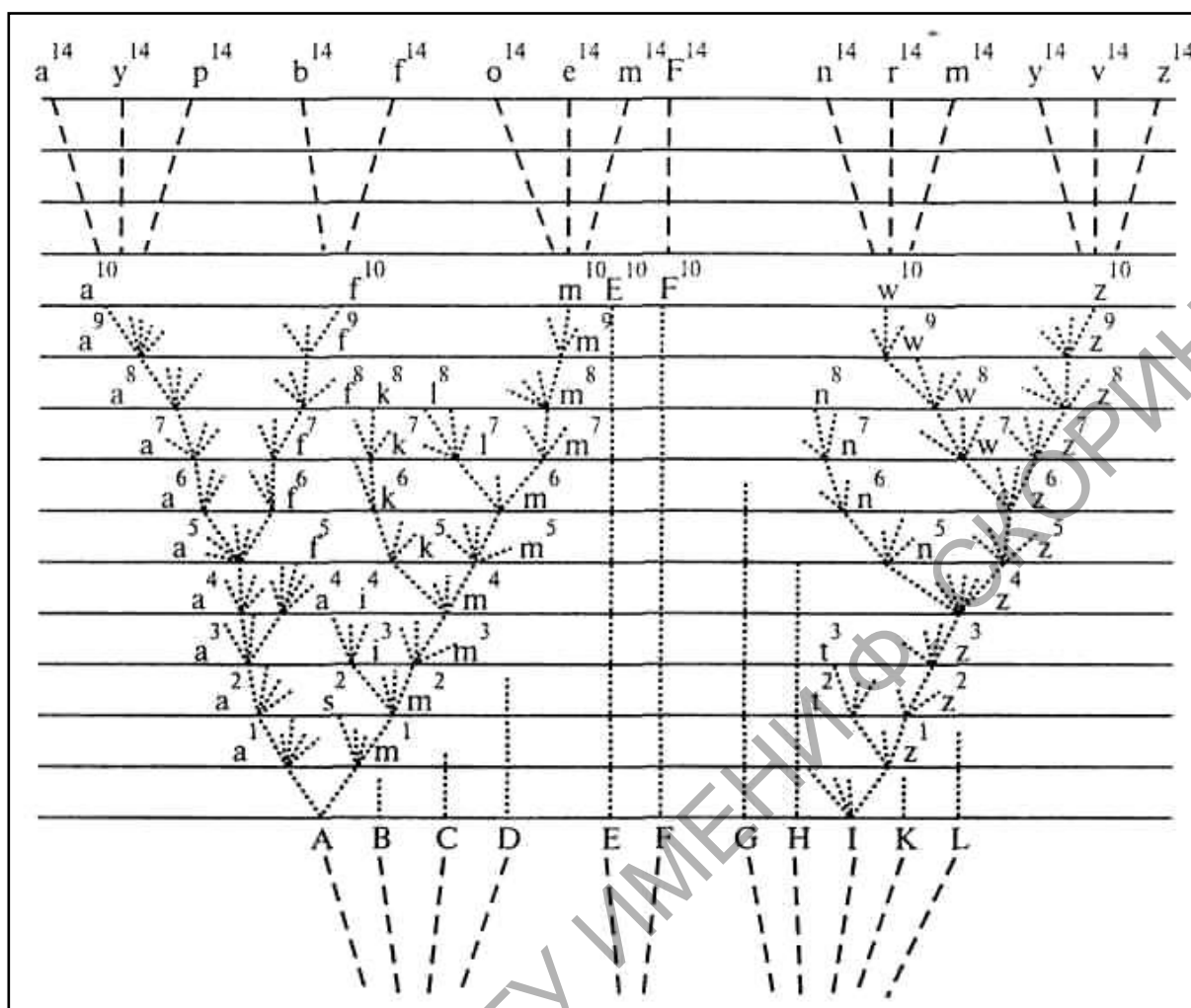


Рисунок 9.1 – Схема дивергенции в процессе эволюционного развития видов и любых других групп [10]

В результате конкуренции двух экологически близких групп преимущество получают особи, максимально отличающиеся от особей другой группы. В качестве примеров дивергенции можно привести следующие: класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, характеризующиеся родом пищи, особенностями местообитания, т.е. экологическими условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны, приматы и т.д.). Каждый из этих отрядов распался на подотряды и семейства, которые, в свою очередь, характеризуются не только морфологическими и генетическими признаками, но и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие). Внутри любого семейства есть роды и виды, различающиеся по образу жизни, по объекту питания. Ясная экологическая дивергенция имеется у таких амфибий, как озерная лягушка, огненная саламандра, сирена, кольчатая червяга. Процессы дивергенции внутри вида (микроэволю-

ционный уровень) и в группах более крупных, чем вид (макроэволюционный уровень), имеют принципиальное сходство, но между ними существует и важное различие. Оно состоит в том, что на микроэволюционном уровне процесс дивергенции обратим: две разошедшиеся популяции могут легко объединиться путем скрещивания в следующий момент эволюции и существовать вновь как единая популяция. Процессы же дивергенции в ходе макроэволюции необратимы: возникший вид не может слиться с прародительским (в ходе эволюции и тот и другой вид неизбежно измениться и возврат их к старому виду становится невозможным). Механизм дивергентной эволюции основан на действии элементарных эволюционных факторов (рисунок 9.2, Б).

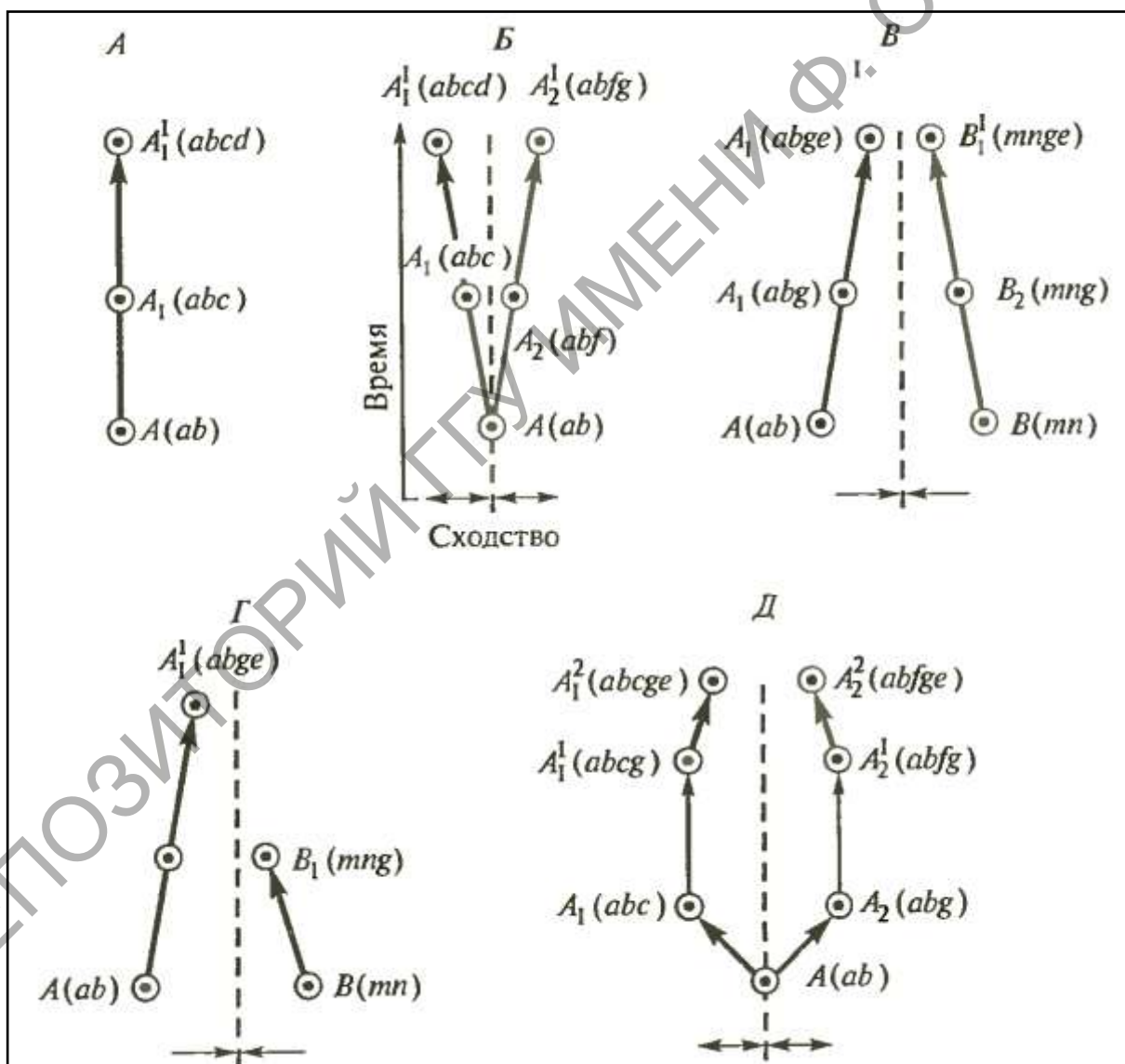


Рисунок 9.2 – Схема филогенетической эволюции (А), дивергентного (Б), конвергентного (В – синхронного, Г – асинхронного) и параллельного (Д), развития групп (a, b, c...mn – разные признаки) [34]

Филетическая эволюция – преобразование популяций без дивергенции, когда наблюдается постепенность нарастания обособленности таксона. Примером служит исторический ряд изменения раковин палюдин. Схема филитической эволюции представлена на рисунке 9.2, А.

Среди вторичных *форм филогенеза* выделяют *конвергенцию* и *параллелизм*.

Конвергенция – это возникновение сходных черт организации на изначально разной основе, то есть путь развития аналогичных приспособлений (рисунки 9.3, 9.4). Конвергенция означает независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. При конвергенции сходство объясняется приспособлением к сходной сре-

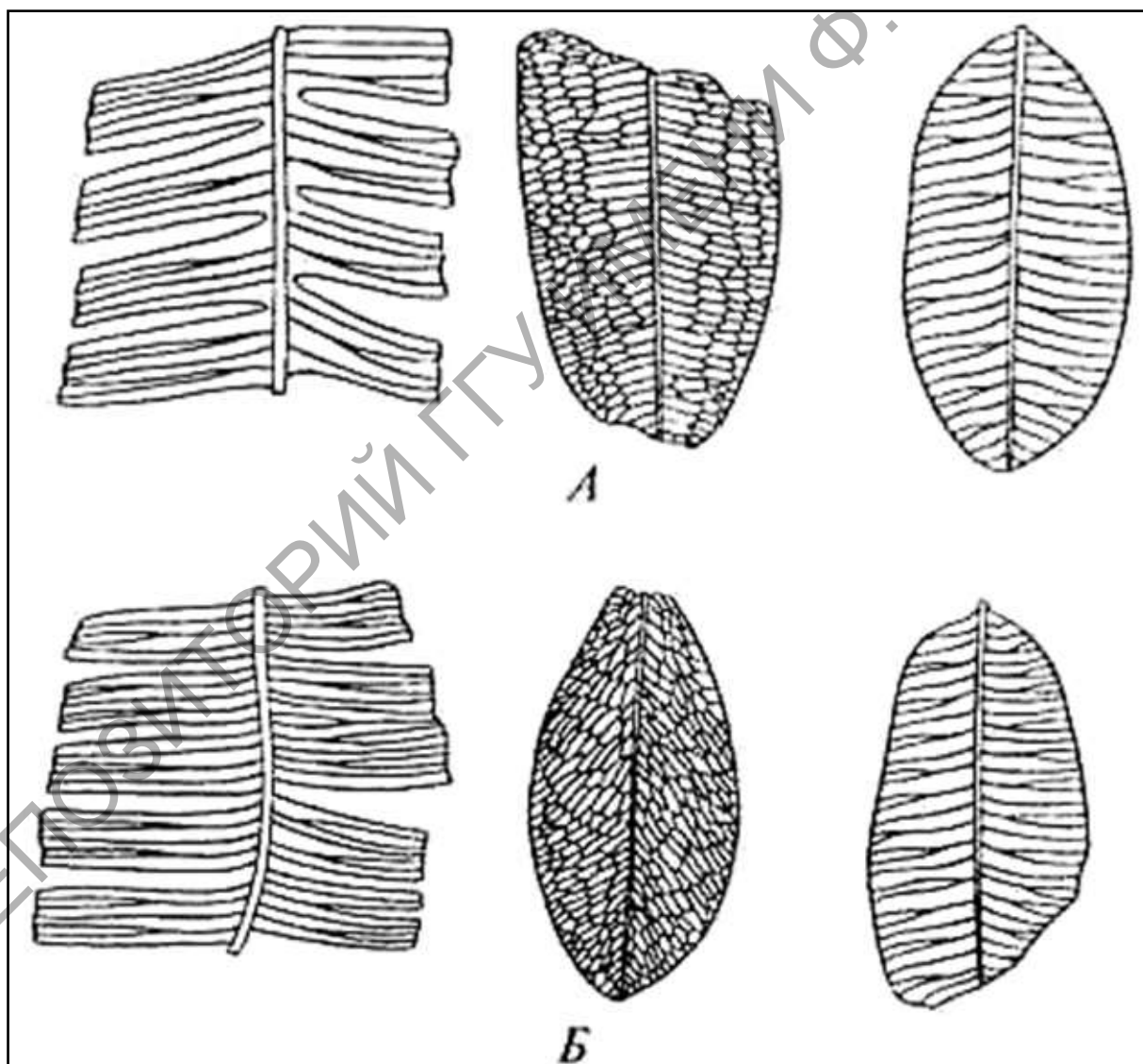


Рисунок 9.3 – Конвергентное сходство строения листьев у растений: А – палеозойские глоссоптериды Индии и Южной Африки; Б – триасовые цикадовые Гренландии [34]

де, а различия – различным происхождением, отсутствием близкого родства. Примеры конвергенции наблюдаются в разных группах: сходство способов передвижения у планирующих млекопитающих – шерстокрыла, сумчатой белки, белки летяги; форма тела и плавников у быстро плавающих животных – акулы, ихтиозавра, дельфина; воронковидная форма различных сидячих животных. Конвергенция как форма эволюции групп характерна для эволюционного процесса на любом уровне. Конвергенция никогда не бывает глубокой, в отличие

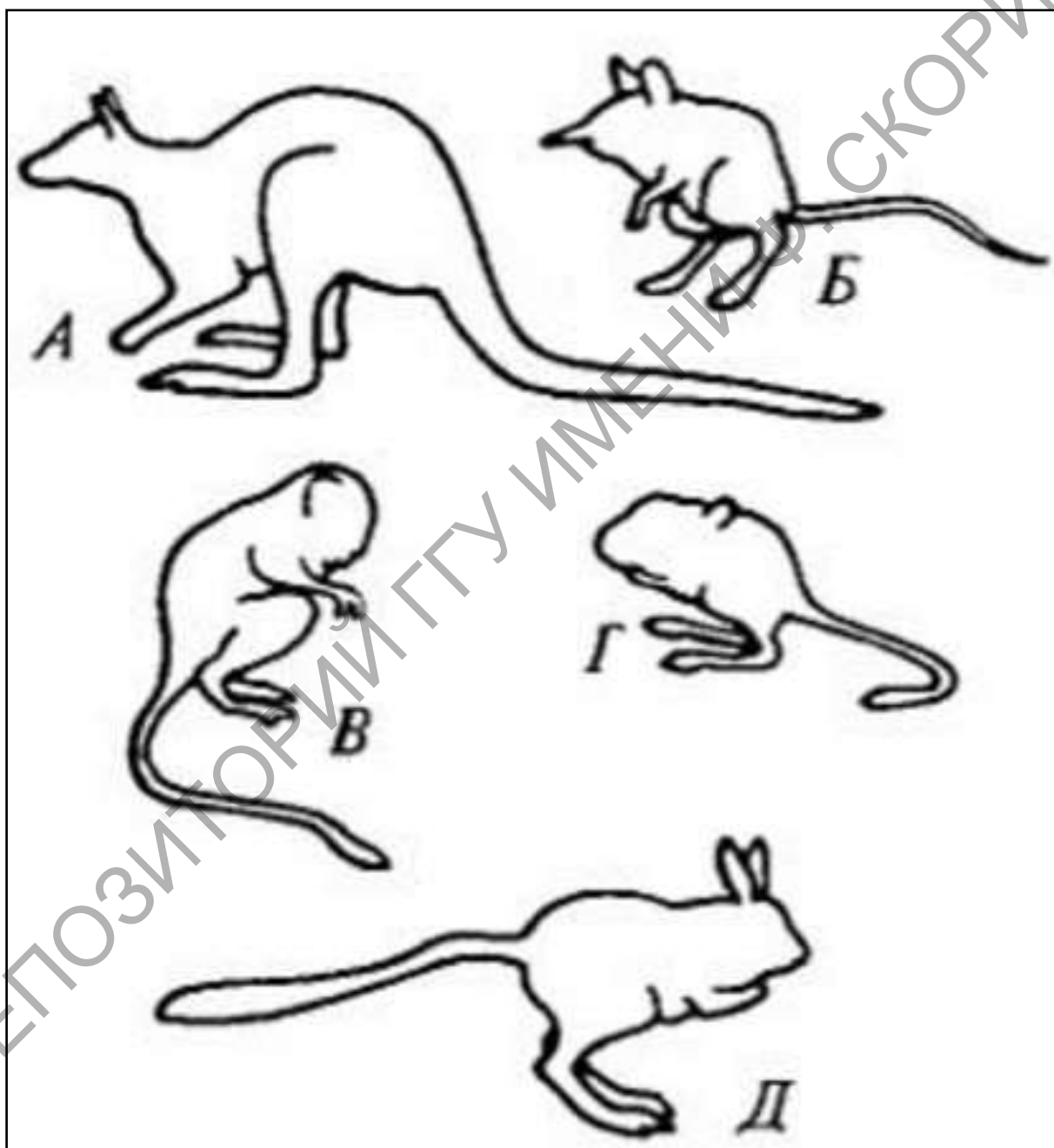


Рисунок 9.4 – Пример конвергенции по форме тела у млекопитающих: возникновение биологического типа «прыгуна» в разных филогенетических группах:

А – кенгуру; Б – насекомоядный прыгунчик; В – полуобезьяна долгопят; Г – грызун тушканчик; Д – кафрский долгоног [34]

от сходства, основанного на филогенетическом родстве (рисунок 9.2 В, Г).

Параллельная эволюция, параллелизм – это возникновение сходных признаков на общей организационной основе (рисунок 9.5). Параллелизм означает независимое приобретение родственными организмами сходных признаков. При параллельном развитии сходство объясняется, с одной стороны – общностью происхождения, с другой – приспособлением к сходной среде. Параллельная эволюция происходит на общей, унаследованной от предков основе в сходных усло-

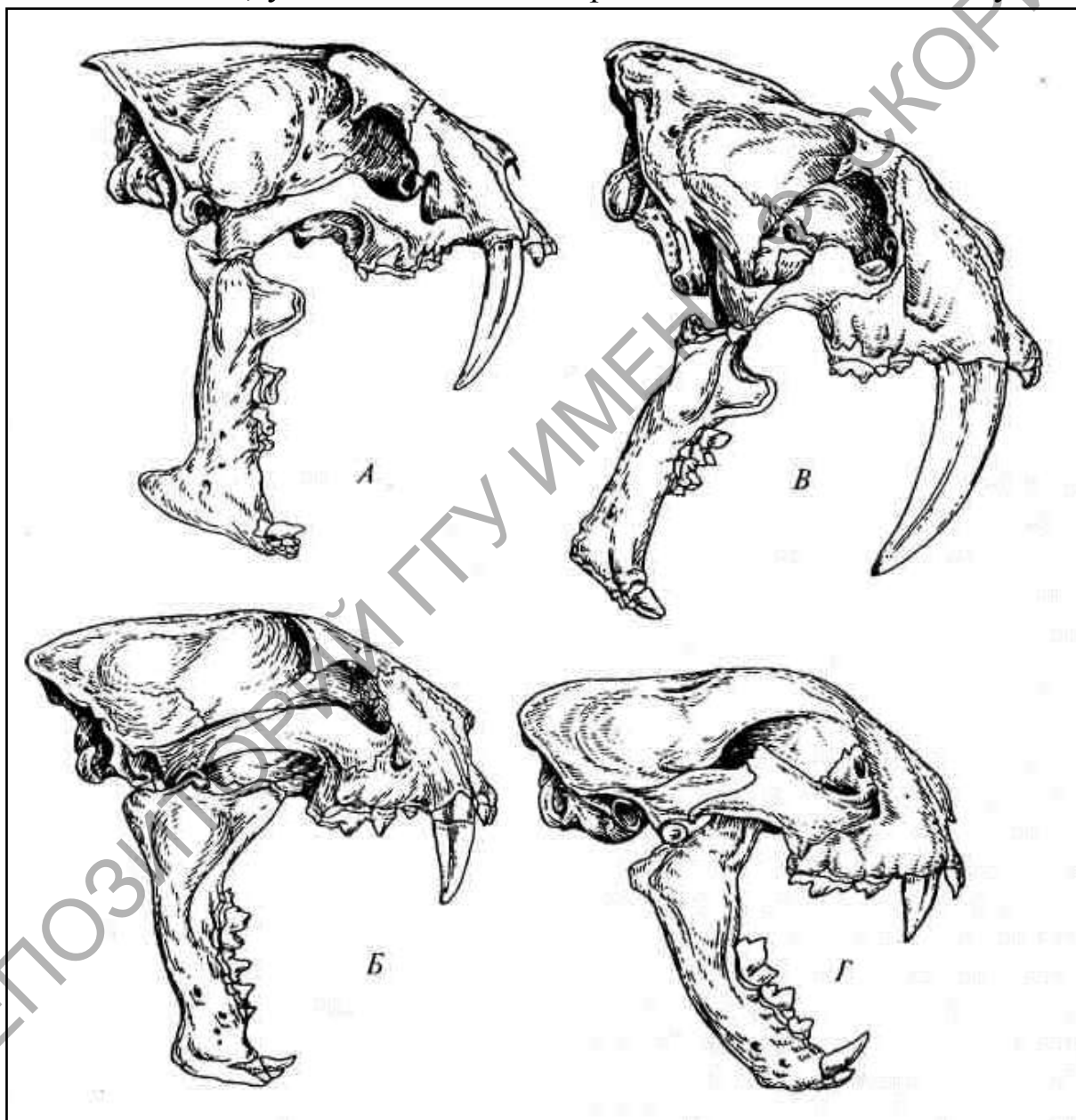


Рисунок 9.5 – Пример параллелизмов в эволюции: развитие саблезубости у крупных кошек. А – махайрод, олигоцен; Б – лжесаблезубая настоящая кошка, существовавшая в то же время; В – представитель, возникший в подсемействе махайродовых через 20-30 млн. лет; Г – плейстоценовый саблезубый тигр из семейства настоящих кошек [34]

виях обитания (рисунок 9.2, Д). Примерами параллелизма являются: сходство у морского котика, моржа и тюленя как результат приспособления к жизни в море; параллелизм в развитии складчатых зубов у кистеперых рыб и у стегоцефалов.

С генетической точки зрения параллельная эволюция объясняется общностью генной структуры родственных групп и сходной ее изменчивостью (закон гомологических рядов наследственной изменчивости, по Н.И. Вавилову). При параллельной эволюции, если имеется общая генетическая структура, направленный отбор формирует и схожие фенотипы.

ЛЕКЦИЯ 10. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Представления Ж.Б. Ламарка о направлениях эволюции
- 2 Ч. Дарвин о направлениях эволюционного процесса
- 3 Теория направленности эволюции А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена

1 Представления Ж.Б. Ламарка о направлениях эволюции

История вопроса о главных направлениях эволюции восходит к «Философии зоологии» Ж.Б. Ламарка, который обратил внимание на то, что эволюция происходит как по пути усложнения организации, так и по пути возникновения разнообразия на каждом из достигнутых уровней сложности. Этот факт эволюции «по вертикали» (магистральный путь развития) и по «горизонтали» (возникновение многообразия в пределах одного уровня организации) был подмечен Ж.Б. Ламарком правильно.

2 Ч. Дарвин о направлениях эволюционного процесса

Ч. Дарвин показал, что наиболее общим путем (направлением) эволюции является приспособление к изменяющимся условиям среды. Приспособление или адаптация может осуществляться, благодаря повышению уровня организации. Это распространенный путь, но не обязательный. Он возникает лишь тогда, когда среда, в которой протекает эволюция, становится настолько сложной, что частные приспособления уже не способны обеспечить успех в борьбе за существование и лишь повышение уровня организации дает возможность организмам выжить. Распространенность такой эволюции (по сути по «вертикали») обусловлена тем, что по мере происхождения форм среда, главным образом биотическая, усложняется. Приспособление к условиям среды может осуществляться благодаря выработке частных адаптаций, не приводящих к повышению уровня организации.

3 Теория направленности эволюции А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена

Дальнейшим развитием дарвиновского подхода можно считать теорию главных направлений эволюционного процесса А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена. А.Н. Северцов выделил как основное наиболее общее направление эволюции – биологический прогресс. Антитезой биологического прогресса является биологический регресс – еще одно направление эволюции.

И.И. Шмальгаузен, обращаясь к трактовке биологического прогресса, определяет его как возрастание приспособленности потомков по мере филогенеза. Биологический прогресс по А.Н. Северцову может достигаться 4-мя способами, которые также представляют собой главные направления эволюционного процесса: ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы, дегенерация [12].

Ароморфозы (*aira* – повышаю, *morphosis* – форма, вид) представляют собой изменения универсального характера, обеспечивающие повышение уровня организации. Ароморфозы приводят к образованию отрядов, классов, типов (рисунок 10.1).

Идиоадаптации определяют как частные приспособления к конкретным условиям существования, не вызывающие изменения уровня организации. Идиоадаптации приводят к появлению видов, родов и семейств.

Ценогенезы – приспособительные изменения зародышей, личинок.

Дегенерация представляет собой вторичное упрощение организации.

Сохранив подход А.Н. Северцова к проблеме главных направлений эволюции, И.И. Шмальгаузен внес изменения в представления о направлениях эволюции. В отличие от чисто морфологического подхода А.Н. Северцова подход И.И. Шмальгаузена является эколо-

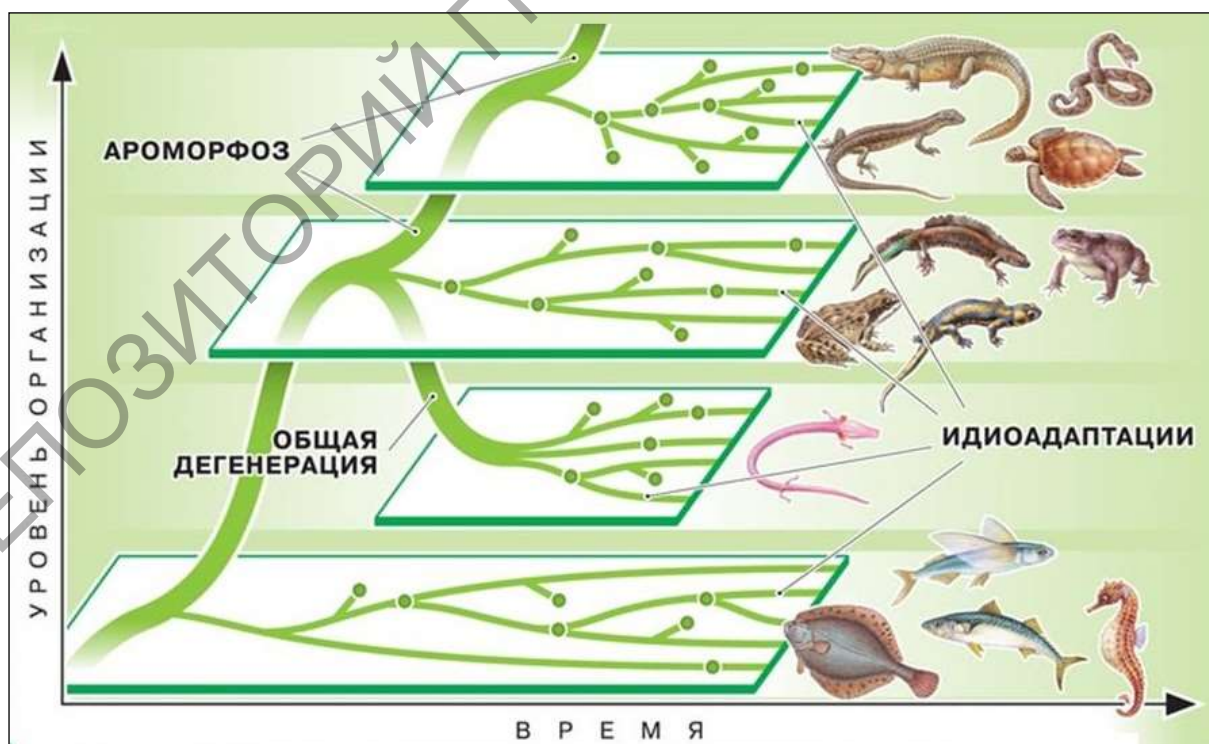


Рисунок 10.1 – Схема главных направлений биологического прогресса

го-морфологическим.

По И.И. Шмальгаузену, *ароморфоз* (*арогенез*) – это выработка широких универсальных приспособлений; *алломорфоз* (*аллогенез*) обеспечивает использование той же среды, в которой обитали предки, измененной, но не усложненной среды; специализация приводит к адаптации в более узких условиях среды (рисунок 10.2). Внутри специализации выделены 4-е формы: теломорфоз, гиперморфоз, гипоморфоз, катаморфоз. *Теломорфоз* (*телогенез*) – это специализация организма, связанная с переходом от более общей среды к частной, более ограниченной. При теломорфозе происходит одностороннее развитие некоторых органов и частичная редукция других. Прогрессивная дифференциация ограничивается теми частями организма, которые его связывают со своеобразными условиями данной частной сре-

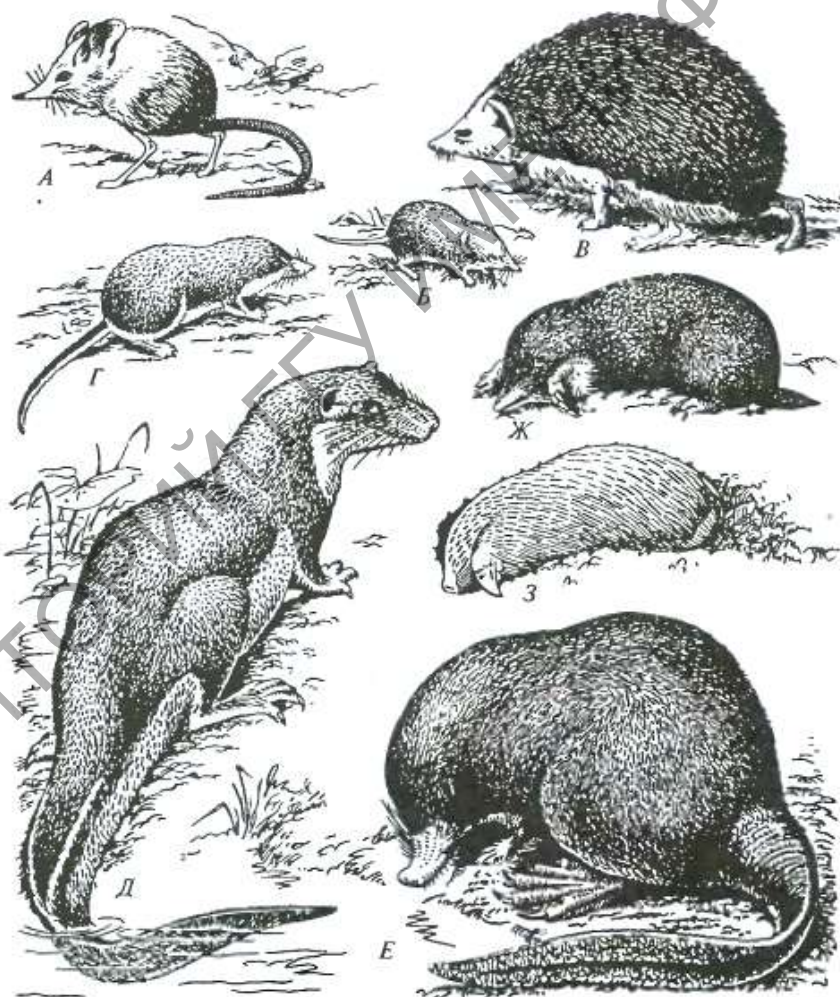


Рисунок 10.2 – Аллогенез в отряде насекомоядных млекопитающих.

Наземные формы: А - прыгунчик (*Macroscelides*); Б - землеройка (*Sorex*); В - ёж (*Hemiechinus*); земноводные формы: Г - кутора (*Neomys*); Д - выдровая землеройка (*Potamogale*); Е - выхухоль (*Desmana*); подземнороющие формы: Ж - крот (*Talpa*); З - златокрот (*Chrysochloris*)

ды. Организация в целом остается на исходном уровне или испытывает некоторое упрощение. В качестве примеров специализированных организмов можно было бы привести много чрезвычайно характерных представителей пауков, ракообразных, насекомых, моллюсков, которые нередко занимают крайне ограниченные экологические ниши. Среди рептилий очень своеобразны черепахи, чрезвычайно специализированы змеи, хамелеоны. Среди птиц также немало специализированных форм, яркий пример – дятлы. Из млекопитающих можно отметить муравьеда, ленивца, специализация которых обусловлена ограниченным родом пищи; крота, слепыша с их подземным образом жизни. Специализация выражена тем резче, чем своеобразнее среда обитания. Если же среда обитания не только своеобразна, но и упрощена, то особенно резко сказывается редукция. В условиях упрощенной среды упрощается и сама организация.

При переходе к жизни в крайне простых условиях существования организм подвергается весьма значительному регрессу, ведущему к дегенерации (*катаморфозу, или катагенезу*). Катаморфозы сужают эволюционные возможности организмов. Виды, эволюционировавшие по типу катаморфозов, могут существовать очень долго при сохранении определенных условий среды. Однако, многие группы животных, развившиеся по этому типу, вымерли, хотя специализация была не единственной причиной этого.

Гиперморфоз (гипергенез) – изменения, сопровождающиеся резким увеличением отдельных органов или самих организмов. Так, наблюдаются общий гигантизм и огромные бивни многих слонов, колоссальные рога гигантского оленя четвертичного времени, чрезмерно развитые клыки свиньи бабirusсы; хорошо известны реконструкции гигантских насекомых, рыб, амфибий, рептилий, а также растений. Современным китам, слонам, секвойе характерны гигантские размеры. В определенных условиях гиперморфозы являются перспективным направлением эволюции.

Гипоморфоз (гипогенез) – эта форма выражается в недоразвитии всего организма при сохранении отношений со средой, характерных для личинок и молодых особей. Определяется такое направление эволюционного процесса тем, что при меняющейся обстановке личинка оказалась в условиях более обеспеченной жизни, чем взрослое животное. Из позвоночных животных примеры такого рода известны для хвостатых амфибий. У обыкновенного аксолотля личинка нормально становится половозрелой. Животное в этом случае не подвергается метаморфозу, а остается на всю жизнь водным животным с

наружными жабрами, хвостовым плавником, др. приспособлениями к водной среде. Так как личиночные формы обычно построены проще, чем взрослые, то в результате гипоморфоза имеется вторичное упрощение организации. При этом утрачиваются органы, которые развиваются позже всего, то есть наиболее специализированные. Поэтому гипоморфоз связан с утерей многих признаков специализации. В некоторых случаях явления недоразвития создают подходящую базу для прогрессивного развития. Например, долгое незаращение лобного шва на черепе человека дает необходимые условия для продления роста головного мозга, что является важным для его прогрессирования.

В общем, приведенный материал показывает на наличие нескольких направлений эволюции. В конкретной эволюции всегда переплетаются ароморфозы и частные приспособления, за ароморфными преобразованиями начинается период частно-адаптивных преобразований, явления прогрессивного и регрессивного развития (рисунок 10.1). Направленность эволюции рассматривается как одно из важнейших проявлений эволюционного процесса.

ЛЕКЦИЯ 11. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС. АНТРОПОГЕНЕЗ

- 1 Понятие и критерии прогрессивного развития
- 2 Классификация явлений прогресса, их характеристика
- 3 Неограниченный, групповой, биотехнический прогресс
- 4 Биологический регресс и вымирание групп
- 5 Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса
- 6 Особенности и этапы эволюции человека разумного

1 Понятие и критерии прогрессивного развития

Проблема прогрессивного развития в природе издавна привлекала внимание исследователей. Понятие эволюционного прогресса бессознательно нашло отражение уже в различных, с античной древности строившихся иерархических «лестницах» живых существ. В позднейшее время эта проблема затрагивалась во многих работах. При рассмотрении истории живой природы видно, что ее развитие, в общем, осуществлялось от менее сложного к более сложному, от менее совершенного к более совершенному, т.е. происходила и происходит прогрессивная эволюция. Это хорошо видно при анализе палеонтологических данных. Если в отложениях катархейской эры еще не обнаруживают следов жизни, то в каждую из последующих эр строение организмов существенно усложняется. Появление в процессе эволюции все более совершенных форм дает развитие основных растительных организмов на Земле: папоротников, голосеменных, покрытосеменных. Аналогичный ряд дает и развитие животных. При этом, в каждом крупном периоде прошлой истории были группы животных, растений, которые могут быть названы «доминантными». В раннем палеозое из животных ими являлись кишечнополостные, аннелиды, членистоногие – трилобиты, ракоскорпионы; в позднем палеозое наблюдается расцвет примитивных позвоночных (рыб, амфибий); в мезозое – расцвет высших насекомых и рептилий; в кайнозое – расцвет птиц и млекопитающих. Имеются многочисленные примеры появления все более совершенных приспособлений, определяющих более эффективное выполнение функций, например, передвижения (плавания, полета, бега), органов чувств (зрения, обоняния и др.), возникающих не у членов одного филогенетического ряда, а у разных видов в разных группах. Так, самым совершенным, как отмечают в литературе, способом полета с наиболее эффективной затратой энер-

гии обладают стрекозы, филогенетически очень древняя группа, а наиболее совершенным органом обоняния обладают, вероятно, некоторые ночные бабочки. В эволюции имеет также место вымирание отдельных групп, некогда широко распространенных и процветающих; также как фактом является одновременное сейчас существование древнейших групп, устроенных сравнительно просто (одноклеточные, кишечнорастворимые, некоторые черви и др.), и возникших позднее, устроенных значительно более сложно (насекомые, рептилии, птицы, млекопитающие). Все эти явления, объективно наблюдающиеся факты эволюционного прогресса в природе, должны найти отражение в теории прогресса.

Путь развития от простого к сложному, от примитивного к более совершенному обычно обозначают термином «прогресс». Однако существование в природе прогресса может оспариваться на том основании, что определение уровня организации оказывается не простым. Порой остаются, например, нераскрытыми понятия более совершенной и высокой организации. Хорошо известно, что у млекопитающих (без сомнения, высших форм среди животных) многие органы и целые системы органов устроены менее сложно, чем у других животных. Такое положение наблюдается по другим группам организмов. Прогрессивным или регрессивным будет, например, преобразование обычных пресмыкающихся с четырьмя конечностями в змей? С одной стороны – это прогресс, так как змеи могут значительно быстрее двигаться в густой траве, но с другой стороны, у них редуцировались конечности и увеличилось количество одноименных элементов позвоночника, что можно рассматривать как регресс. В результате преобразования пятипалой конечности в конечность парно- и непарнокопытных, образовались конечности, более приспособленные к быстрому бегу, но это было связано с редукцией части костей. Переход предков человека к передвижению на двух конечностях можно рассматривать как прогрессивное изменение, но оно сопровождалось рядом регрессивных изменений – сужением функций нижних конечностей и их узкой специализацией, редукцией хвоста и неблагоприятными изменениями костей таза, затрудняющими акт родов, появлением болезней – геморроя, варикозного расширения вен. Подобных примеров много. В любом из них всякое прогрессивное изменение одних частей связано в той или иной степени с регрессивными изменениями других.

Элементы диалектического толкования проблемы прогресса в живой природе высказывались философами. Начало естественно-

научному подходу к изучению этого явления положил Ч. Дарвин. Прежде всего, он показал, что одним из факторов прогрессивного развития является естественный отбор, так как окончательный результат его выражается в совершенствовании организмов относительно окружающих их условий. Ч. Дарвин предложил критерии (признаки) прогресса, главными из которых определил конкурентную способность и специализацию органов. Крупнейшим вкладом в материалистическое решение проблемы прогресса явился труд А.Н. Северцова «Главные направления эволюционного процесса» (1967) [11]. По А.Н. Северцову для биологического прогресса характерны следующие черты, признаки: 1) стойкое увеличение численности прогрессирующей группы по сравнению с предками, 2) расширение ареала потомков по сравнению с предками (прогрессирующее расселение), 3) распадение на подчиненные систематические единицы по мере того, как организмы попадают в новые условия существования (увеличение таксономического разнообразия).

2 Классификация явлений прогресса, их характеристика

А.Н. Северцов, как было уже отмечено в предыдущей теме, выделял *биологический прогресс*, основу которого составляет четыре типа морфофизиологических преобразований. Эти преобразования являются также путями, способами его достижения [11, 12]. Представляется необходимым дать их характеристику. Ароморфозы (морфофизиологический прогресс) сопровождаются глубокими функциональными и структурными сдвигами, в результате которых возникают новые, более широкие и более совершенные приспособления к основным условиям среды. Ароморфозы дают организмам возможность расширить использование внешней среды, выйти за пределы той среды, в которой жили предки и захватить новые, часто весьма отличные области обитания. Ароморфозы представляют собой процессы эволюции, освобождающие организмы от слишком тесных ограничений в связях со средой и как бы поднимающие их над многими частными условиями. Организмы становятся более активными, все более овладевают жизненными средствами окружающей среды. Во всех случаях решающее значение имеет уровень дифференцировки и в особенности строгая гармоничность организации, т.е. полная согласованность частей в их жизненных отправлениях. Поэтому при всех крупных ароморфозах ясно выражается преобразование всей организации. Яркий ароморфоз лежит, например, в основе возникновения млекопитающих. Общий подъем их жизнедеятельности сопровождался приоб-

ретенением постоянной и высокой температурой тела (развитием теплокровности), что связано с возникновением волосяного покрова, прогрессивным развитием легких и кровеносной системы. Последнее связано с образованием у млекопитающих четырехкамерного сердца и полного разделения артериальной и венозной крови. Сильно развились конечности и их мускулатура, что позволило млекопитающим перейти к более быстрым формам движения. Значительно усовершенствовались органы чувств (обоняния и слуха) и головной мозг, что особенно характерно для млекопитающих, у которых впервые получает большое развитие кора головного мозга как орган, ведающий высшими формами нервной деятельности. Последняя, определяя формы поведения, обеспечила млекопитающим господствующее положение на суше и позволила им широко по ней расселиться. Продвижению в холодные страны способствовало также внутреннее оплодотворение, внутриутробное развитие, приобретение живорождения. Высокая организация млекопитающих позволила им вернуться в воду (китообразные), а также перейти к передвижению в воздухе (рукокрылые). Как видно, в основе ароморфозов лежит обычно одно какое-нибудь приобретение, которое при данных условиях среды сразу приводит к крупным преимуществам для организма, увеличивает его численность и его изменчивость и тем самым значительно ускоряет темп его дальнейшей эволюции. В этих благоприятных условиях идет затем полная перестройка всей организации. В основе ароморфозов, приведших к образованию млекопитающих, лежит такое казалось бы незначительное приобретение как волосяной покров. Все остальное связано с вытекающим отсюда уменьшением потери тепла и повышением интенсивности обмена. Именно это дало возможность перейти к большей активности в движениях в преследовании добычи, а, следовательно, и к более высоким формам нервной деятельности. Позднейшее приобретение живорождения могло быть также полностью использовано лишь при условии постоянной температуры тела, и это же позволило млекопитающим реализовать возможность заселения холодных стран. Имеется много других примеров ароморфозов: появление эукариот, полового процесса, многоклеточности, двусторонней симметрии тела у животных, фотосинтеза; развитие стебля, корня, формирование листа у растений; выход на сушу растений и животных; появление черепа, челюстного аппарата и парных плавников у рыб; пятипалой конечности, развитие легких, разделение предсердия на две камеры и появление двух кругов кровообращения у

земноводных; прогрессивное развитие центральной нервной системы и органов чувств у разных животных.

Идиоадаптации - это все случаи адаптивных преобразований в пределах одного уровня организации. Так, имеются преобразования конечностей у млекопитающих, насекомых, в связи с приспособлением для хождения, бега, копания, прыгания, плавания и т.д. С помощью идиоадаптаций формируются покровительственная окраска, специфические приспособления к опылению, переносу плодов и семян, к вегетативному размножению у растений.

Примерами *ценогенезов* являются различного вида яйцевые оболочки, яичный желток, обеспечивающий питание зародышей и личинок; амнион рептилий, птиц и млекопитающих, защищающий зародыши от толчков и ударов: наружные эмбриональные жабры у личинок амфибий и др. Биологическое значение ценогенезов очень велико, они дают возможность зародышам и молодым личинкам переносить без особого урона самый опасный период их индивидуального существования, а именно период, когда молодые животные еще очень малы и беспомощны.

Общая дегенерация, или морфофизиологический регресс наблюдается у многих паразитических животных, у которых редуцируются органы движения, пищеварения, нервная система. Такие регрессивные изменения обычно компенсируются рядом новых прогрессивных преобразований. В частности, у многих паразитов прогрессивно развиваются органы прикрепления, половая система, что обеспечивает биологический прогресс вида. Примером дегенерации является редукция хорды, кровеносной и нервной систем у асцидий, в связи с переходом к сидячему образу жизни. Упрощение организации – редукция листьев, корневой системы, замена ее присосками имеет место у растений при переходе их к паразитизму.

Таковы представления А.Н. Северцова о биологическом прогрессе. В то же время, некоторые его положения были предметом критики. По мнению И.И. Шмальгаузена, термин «идиоадаптация» является неудачным. Этот термин, предложенный А.Н. Северцовым, буквально означает видовое, то есть наследственное, приспособление организмов, поэтому этот термин мог быть применен ко всем другим способам биологического прогресса. Шмальгаузен И.И. предложил заменить его термином «алломорфоз», который стали использовать весьма широко. А.Н. Северцова критиковали также за введение им понятия о биологическом прогрессе и морфофизиологическом про-

грессе, считая, что нет оснований для деления прогресса на два указанных типа.

После трудов А.Н. Северцова закономерности прогрессивной эволюции изучали многие исследователи – И.И. Шмальгаузен, Б.С. Матвеев, А.А. Парамонов, Дж. Хаксли, Б. Ренш и др. В работах И.И. Шмальгаузена (1982) отмечалось положение о том, что биологический прогресс в определенном плане представляется синонимом таких выражений, как «прогрессивная эволюция» или «эволюционный прогресс» [16]. Б. Ренш (как и Ж.Б. Ламарк), считал, что эволюция может идти и по горизонтали и по вертикали. Адаптивную радиацию (возникновение разнообразия на данном уровне организации) он назвал *кладогенезом*, а выход на новый уровень адаптивной радиации – *анагенезом*. Дж. Хаксли для обозначения уровней организации вернулся к ламарковскому термину «грады» (ступени), он также рассматривал третье направление эволюции – *стасигенез*, явление эволюционной стабилизации, то есть, сохранение неизменяющихся ветвей.

3 Неограниченный, групповой, биотехнический прогресс

Среди основных форм прогрессивного развития в настоящее время наряду с биологическим выделяют групповой (*ограниченный*) и *неограниченный прогресс*, теорию которого создал Дж. Хаксли. Согласно данной теории, эволюция – прогрессивный процесс. Направление эволюции, которое привело к возникновению человека, представляет собой путь неограниченного прогресса, поскольку обуславливает новый уровень эволюции – социальный. Как отмечено у А.В. Яблокова и А.Г. Юсуфова (2006), наиболее общей формой прогресса, магистральным путем развития жизни является неограниченный прогресс. Его содержание составляет объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества. Главнейшими из критериев неограниченного прогресса являются увеличение относительной независимости от прежних условий существования, приобретение группой новых перспективных особенностей типа ароморфозов, более высокая степень овладения окружающим миром.

При ограниченном прогрессе та или иная группа организмов достигает определенного уровня совершенства. Дальнейший ее прогресс не наблюдается, и группа, в конце концов, переходит к эволюционной неизменности форм или вымирает. Критерием такого прогресса явля-

ется совершенствование морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего плана строения.

Биотехнический (физико-механический) прогресс выражается в возникновении технического совершенства природы. В процессе эволюции наблюдается дифференциация, централизация органов и функций, что приводит к более эффективному выполнению любой из самых специальных функций; происходит как бы «увеличение, усиление, ускорение» выполнения всех жизненных отправлений. При этом нередко бывает, что орган какого-либо более древнего вида функционально (с технической точки зрения) оказывается совершеннее, чем соответствующий орган у представителя молодой группы. Так, орган обоняния у ряда членистоногих функционирует во много раз эффективнее аналогичных органов у позвоночных. Основным критерием биотехнического прогресса указывают энергетические показатели организма, «коэффициент полезного действия» органов и систем (В. Франц). Например, при выходе позвоночных на сушу общий план строения глаза сохраняется, но усиливается его разрешающая способность.

Отдельные формы эволюционного прогресса выступают не изолированно, а находятся в сложном взаимодействии. Развитие по магистральной линии эволюции шло не плавно, а со многими отклонениями. Изменения в направлении повышения организации не ограничиваются преобразованиями отдельных органов, а касаются организма в целом. Они ведут к коренному изменению образа жизни, эволюционных потенций их носителей. Прогрессивные морфофизиологические изменения (типа ароморфозов) являются эволюционно фундаментальными, стойкими. На основе достигнутой организации идет экологическая экспансия (биологический прогресс арогенной ветви). Эволюционные изменения как преобразование ядерного аппарата клеток (путем дифференцировки), интенсификация процессов обмена веществ, связанная с совершенствованием ферментативных внутриклеточных систем, возникновение полового процесса и многоклеточности оказывались одновременно связанными с морфофизиологическими, биотехническими и другими формами прогрессивного развития.

В общем, все фазы эволюционного процесса не обособлены друг от друга, а взаимосвязаны переходами.

Таким образом, хотя современная наука не в состоянии дать общее определение понятия «прогресс» в биологии, суть этого процесса хорошо выражена в его латинском названии - *прогрессус (progresis)*,

что означает движение вперед. Прогресс, являясь направлением эволюции, приводит к процветанию вида, увеличению его численности, расширению ареала.

4 Биологический регресс и вымирание групп

Как отмечено выше, антитезой биологического прогресса является биологический регресс. И.И. Шмальгаузен, обращаясь к трактовке регресса, отмечает, что в противоположность биологическому прогрессу биологический регресс – это понижение приспособленности потомков, ведущее к их частичному или полному вымиранию.

Палеонтологические данные показывают, что существующие в настоящее время виды составляют лишь небольшую часть (2-5%) от общего числа видов, возникших и существовавших на нашей планете. Подавляющая часть видов вымерла. Вымирание видов, как и возникновение новых, что было указано ранее, постоянно происходит в процессе эволюции. Следует, однако, подчеркнуть, что в процессе филогенетической эволюции старый вид не исчезает, а преобразуется в другой, сохраняя принципиальное сходство с исходным видом, являясь носителем его генетической информации. Например, в геноме человека 95 % генов определены геномом обезьяноподобных предков, 60-70 % генов – геномом существовавших ранее насекомоядных форм млекопитающих, стоявших в основе всех приматов. Среди генов человека есть такие, которые переданы от рыбообразных предков и первичных хордовых, которые их сохранили от каких-то беспозвоночных животных.

Вымирание групп определяется теми же эволюционными факторами, что и эволюция в целом, но при этом факторы действуют в противоположном направлении. Так, давление мутационного процесса может быть недостаточным, этот фактор не даст необходимого материала для перестройки генома и всего генофонда в соответствии с новыми условиями. Может оказаться чрезвычайно сильным давление изоляции или естественного отбора, что будет иметь нежелательные последствия.

Массовые вымирания видов, групп в истории Земли имели место неоднократно, но они были растянуты на большие временные отрезки. К вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции групп и темпами изменения среды. В настоящее время в результате антропогенного фактора темпы исчезновения видов стали большими, что является угрожающим для них.

Оценивая значение вымирания в эволюции, следует понимать,

что вымирание одних групп может служить условием возникновения и распространения новых групп организмов, увеличения многообразия жизни на Земле. Вымирание как эволюционный процесс не является обязательным явлением в развитии группы, доказательством чего служат существующие филогенетические реликты (как гаттерия, латимерия, опоссумы, гинкго и др.).

5 Биологические и социальные предпосылки эволюции человека

Наиболее общими фактами, доказывающими происхождение человека от животных являются следующие:

- 1) общность строения;
- 2) сходство эмбрионального развития;
- 3) наличие у человека рудиментов и атавизмов;
- 4) ископаемые предки человека.

Убедительно доказывают происхождение человека от животных данные из областей: сравнительной анатомии - сходство в строении органов и систем органов человека и животных, рудименты и атавизмы; эмбриологии – сходство зародышевого развития с другими позвоночными.

Современный человек в систематическом положении относится к типу Хордовые (Chordata), классу Млекопитающие (Mammalia), отряду Приматы (Primates), виду Человек разумный (*Homo sapiens*). Основаниями для отнесения человека к типу Хордовые можно считать следующие: закладка у зародыша хорды, развитие нервной трубки над хордой, расположение кишечной трубки под хордой, глотка, пронизанная жаберными щелями, расположение сердца на брюшной стороне. Человека относят к классу Млекопитающие в связи с тем, что он имеет: млечные, потовые и сальные железы кожи, волосяной покров, дифференцированные зубы, четырехкамерное сердце и левую дугу аорты, диафрагму, хорошо развитую кору переднего мозга. Объединяющими признаками человека и отряда Приматы являются следующие: большая масса головного мозга, большое количество борозд и извилин в коре больших полушарий, бинокулярное зрение, противопоставление большого пальца остальным, общие группы крови, наличие папиллярных узоров на пальцах, ладонях и стопах, наличие менструального цикла, продолжительность беременности около девяти месяцев, сходство кариотипов, общие болезни. Видовыми признаками Человека разумного являются: высокая степень развития головного мозга и коры переднего мозга, наличие второй сигнальной си-

стемы, способность к изготовлению орудий труда, прямохождение, высокая степень противопоставления большого пальца на руке. Коренное отличие Человека разумного от животных – это способность к изготовлению орудий труда.

Происхождение человека представляет собой крупный макроэволюционный скачок, который проходил под влиянием факторов эволюции, при этом в эволюции человека присутствовали как биологические, так и социальные факторы. Биологические факторы антропогенеза: наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор (мутационный процесс, “волны жизни”, изоляция, естественный отбор). Социальные факторы антропогенеза: общественный образ жизни, трудовая деятельность, мышление, речь.

Основными событиями, определившими переход гоминид в новое качество можно считать следующие:

- вертикальное положение тела и переход к хождению на двух конечностях – крупнейшее эволюционное достижение;
- навыки по использованию орудий и совершенствование способности делать различные орудия, использовать их при защите и добыче пищи явилось решающим моментом небывалого успеха в борьбе за существование и качественно отделило человека от животного мира;
- совершенствование мозга и увеличение его объема, интенсификация синтеза РНК в ядрах, синтеза белка в нейроплазме (с активацией генетического аппарата нейронов связана способность к обучению и запоминанию);
- появление второй сигнальной системы: слово, речь (обмен информацией, система общения);
- коллективный образ жизни, который способствует защите от врагов, удержанию территории, создает среду, в которой происходит передача опыта друг другу и обучение потомства, т.е. дает адаптивные преимущества;
- существенным моментом эволюции человека явилась культурная эволюция.

Культурная эволюция – это постепенное развитие и накопление культурного наследия, т.е. суммы знаний и традиций. Культурное наследие передается из поколения в поколение путем обучения. Различия между человеком XX в. и каменного по морфологическим признакам, в том числе по емкости черепа, невелики, но различия в их культуре огромны. Поэтому человек является результатом и органической, и социальной (культурной) эволюции. Более того, подлинно

опознавательные признаки человека выработались в процессе культурной эволюции. Поэтому наиболее существенные различия между человеком и животным лежат в сфере человеческого разума, а не тела. Человек имеет слой, или слои, наложенные социальной (культурной) эволюцией. «Человек – животное, наделенное культурой».

6 Особенности и этапы эволюции человека разумного

Этапами эволюции человека разумного является ряд переходных ископаемых форм, характеристика которых представлена ниже.

Особенности *австралопитека*: рост 130-150 см; объем головного мозга около 550 см³; передвигались на задних конечностях в полусогнутом состоянии; не изготавливали орудия труда; питались преимущественно мясной пищей; мощные челюсти и зубы; сплошной надбровный валик.

Значительно более близок к современному человеку, по сравнению с австралопитеками, Человек умелый – *Homo habilis*, возраст которого определен в 2 млн. лет. Является творцом галечной культуры. Кроме него, эволюционный ряд человека представлен древнейшими людьми (архантропами): телантроп, питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек, атлантроп. Эти формы относят к одному большому виду, или надвиду (комплексу видов) – *Homo erectus*, существовал примерно с 2 млн. до 140 тыс. лет назад. В эволюционный ряд человека включают древних людей (палеоантропы) – неандертальцы и людей современного типа – кроманьонцев.

Питекантроп имел объем головного мозга 750-900 см³, низкий, сильно скошенный назад лоб, сплошной надбровный валик, массивную, не имеющую подбородка нижнюю челюсть. Они изготавливали орудия труда, жили в пещерах, вели стадный образ жизни, имели зачатки речи.

У *синантропа* объем головного мозга доходил до 1200 см³. У него был меньший, чем у питекантропа, лицевой череп, синантропы изготавливали орудия труда и пользовались огнем.

Объем головного мозга *неандертальца* составлял 1200-1500 см³. У него сохранились надбровные валики, относительно низкий лоб, массивная нижняя челюсть с зачатком подбородочного выступа. Неандертальцы жили в пещерах, умели добывать и поддерживать огонь, наблюдалось разделение труда, передавали навыки потомкам.

Кроманьонцы имели объем головного мозга до 1600 см³, рост 180 см, высокий лоб, сглаженные надбровные валики, развит подбородочный выступ. Кроманьонцы строили жилища, шили одежду, у

них появились зачатки религии и культуры. Филогенетическое древо рода *Ното* и его ближайших предков представлено на рисунке 11.1.

Расы человека и пути их формирования. *Человеческие расы* – это исторически сложившиеся группы людей, объединенных общностью происхождения и сходством некоторых второстепенных морфологических признаков. При сравнительном изучении морфологических особенностей представителей различных рас видна чрезвычайная изменчивость их по ряду признаков: цвет кожи, радужной оболочки глаз, форма верхнего века, носа, губ, головы и лица, форма черепа, характер и степень развития волосяного покрова на голове, лице (борода, усы) и теле, пропорции тела, рост и др.

Основные человеческие расы: *европеоидная* (узкое лицо, узкий выступающий нос, тонкие губы, мягкие прямые или волнистые волосы, цвет кожи от белого до смуглого, цвет глаз от светло-голубых до черных, сильная обволошенность тела), *негроидная* (черный цвет кожи, черные курчавые волосы, широкий плоский нос, темные глаза, толстые губы, средняя степень обволошенности тела) и *монголоидная* (плоское широкое лицо, косой разрез глаз, жесткие черные прямые волосы, желтовато-смуглый цвет кожи, слабая обволошенность тела). Три главные расы различаются и распространением. Австралонегроидная раса ранее была распространена в Старом Свете; европеоидная – в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии; монголоидная – в Юго-Восточной, Северной, Центральной и Восточной Азии, Северной и Южной Америке. Между большими расами, каждая из которых состоит из нескольких меньших, есть переходные формы. В качестве основных доказательств единства человеческих рас можно привести следующие: отличительные признаки рас являются второстепенными и не затрагивают видовых признаков Человека разумного, плодовитость потомства при межрасовых браках. У людей всех рас одинаковы основные черты их организации (строение скелета, мышц, мозга), нормально развиты органы и характерные признаки, им свойственны общность эмбрионального развития, наследственных особенностей, структуры белков, нуклеиновых кислот. Число хромосом (46), которое строго постоянно для клеток каждого вида, является одинаковым у представителей всех рас человека. Все они способны к мышлению, психической деятельности, культурному развитию. Биология размножения, уход за потомством в существенных чертах одинаковы у различных рас. Дополнительными

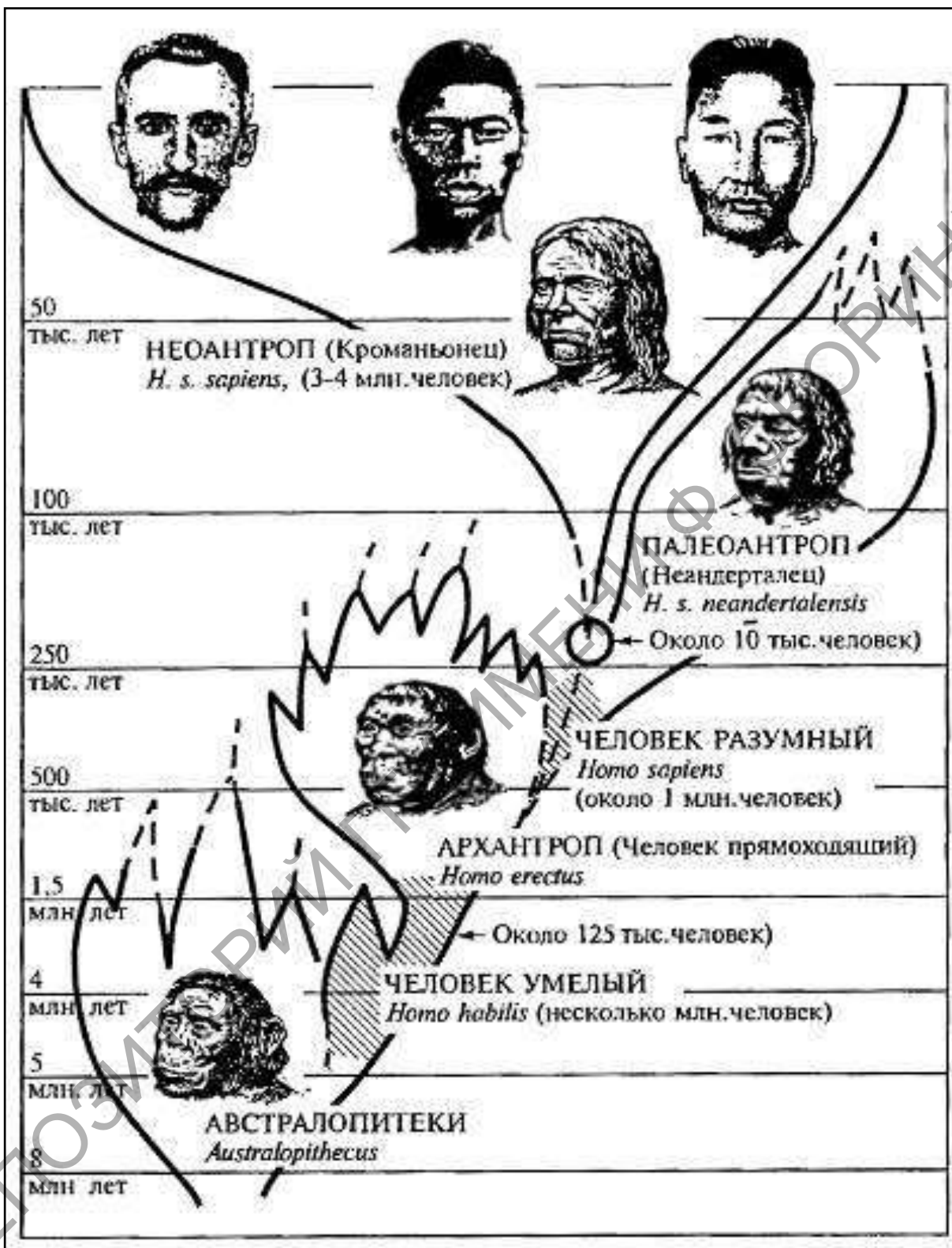


Рисунок 11.1 – Филогенетическое дерево рода Номо и его ближайших предков

доказательствами единства человеческих рас служат, например, локализация у представителей всех рас кожных узоров типа дуг на втором пальце (у человекообразных обезьян – на пятом), одинаковый характер расположения волос на голове. В то же время по массе мозга различия между отдельными территориальными группами оказываются большими, чем между разными большими расами.

Расы появились в результате расселения и географической изоляции предков современных людей в разных природно-климатических условиях. Расовые признаки наследственны. Они возникли под непосредственным влиянием среды, и часть из них носила адаптивный характер. Особенности рас как адаптации к окружающим условиям развились в тот момент, когда человек был полностью зависим от них. Обычно расовые признаки связаны с частными приспособлениями.

Факторами расогенеза являются: наследственная изменчивость, естественный отбор, изоляция. С возникновением человека как социального существа биологические факторы эволюции ослабляют свое действие. Значительная изменчивость человеческих популяций по разным морфологическим признакам, которая является характерной их особенностью, обусловлена слабым давлением естественного отбора. Давление популяционных волн и изоляции также резко сокращается. Эволюционным фактором, который сохраняет прежнее значение, является мутационный процесс.

В общем, все современное человечество принадлежит к единому полиморфному виду – Человек разумный (*Homo sapiens*). Единство человечества основано на общности происхождения, практически одинаковом уровне общего физического и умственного развития представителей всех рас.

Эволюция человека проходила через несколько крупных этапов, каждый из которых отмечался приобретением специфических для человека особенностей. К прямохождению предок человека перешел на стадии австралопитека. Увеличение массы мозга и конструктивные его изменения сопровождались совершенствованием умственных способностей. Этот процесс в значительной мере был обусловлен трудовой деятельностью, изготовлением орудий труда и общественным образом жизни (*Homo habilis*, *Homo erectus*). Движущей силой антропогенеза был биосоциальный отбор – выживание таких групп предков людей, которые обладали более совершенной организацией внутривидовых отношений (совместное добывание пищи, сов-

местная защита от врагов, забота о потомстве и др.). Биосоциальный отбор постепенно стал уступать место социальным факторам.

Однако человек как биологический вид продолжает быть подвержен действию законов живой природы. Его дальнейшая эволюция остается тесно связанной с эволюцией множества видов растений, животных, микроорганизмов.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 12. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ МАКРОЭВОЛЮЦИИ)

ПРАВИЛА ГРУПП

ЭВОЛЮЦИИ (ПРАВИЛА

- 1 Правило необратимости эволюции
 - 2 Правило прогрессирующей специализации
 - 3 Правило происхождения от неспециализированных предков,
- другие правила

1 Правило необратимости эволюции

Эволюционный процесс осуществляется на основе действия определенных правил, закономерностей. Прежде всего следует отметить, что эволюция представляет собой необратимый процесс. Закон необратимости эволюции был сформулирован Ч. Дарвиным, но более широкую известность он получил после работ бельгийского палеонтолога Л. Долло (1893). В соответствии с этим законом, если орган подвергся редукции и исчез, то вновь он не может появиться. Закон необратимости эволюции хорошо подтверждается современными данными. Постоянно осуществляющийся в природе мутационный процесс имеет ненаправленный, случайный характер, он неизбежно изменяет генофонд популяции, повторение которого невозможно даже при полном восстановлении прежних условий. Представления о необратимости эволюции убеждают, что исторически сложившиеся структуры организмов (закрепленные наследственно), имеют огромное значение для дальнейшей эволюции. Организмы, возвращающиеся в прежнюю среду, реагируют на нее совершенно иначе, чем предки. Например, амфибии во взрослом состоянии перешли на легочное дыхание, утратив жаберное дыхание своих предков. Некоторые амфибии вернулись к постоянной жизни в воде и вновь приобрели жаберное дыхание, но эти жабры образовались на основе наружных личиночных жабр, а не были возвратом к внутренним жабрам рыб. Наземные позвоночные произошли от рыб и их пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыб. Наземные позвоночные неоднократно возвращались к жизни в воде, и пятипалая конечность при этом преобразовывалась. Однако ласт, сохраняя основные признаки пятипалой конечности, не возвратился полностью к исходному строению плавника рыб [16]. Факт необратимости эволюционного процесса доказывает значение внутренних факторов (исторически сложившейся генетической природы организмов). С другой стороны, постоянные замены исчезающих структур новыми, иногда в какой - то степени сходными с существовавшими ранее, при восста-

новлении прежних условий среды, доказывают значение этих условий, как фактора, определяющего направление эволюционного процесса.

Следует иметь в виду, что правильное понимание необратимости эволюции ставит этому закону вполне определенные границы. Его недопустимо расширять за пределы применимости. Так, вторичный переход некоторых наземных позвоночных в водную среду, например, ластоногих, приводился в качестве примера обратимости эволюции. Но этот переход сопровождался лишь конвергентным изменением конечностей, а не принципиальной их перестройкой по возвратному пути к рыбам. Внутреннее строение ласт у тюленя или моржа сохраняет основные признаки пятипалой конечности, характерные для млекопитающих. Вместе с тем, может иметь место близкий к прежнему состоянию возврат в развитии некоторых органов и признаков. А.Н. Северцов приводил случаи восстановления редуцированных глаз у пещерных животных, а также примеры замещения костного скелета хрящевым у некоторых глубоководных рыб. В данных случаях наблюдается лишь общая обратимость, в деталях же имеются различия. Явления атавизмов и неотении нельзя рассматривать как свидетельства обратимости эволюции. Если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным. 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 необратимости эволюции в настоящее время получило важное уточнение. Успехи генетики позволяют сделать вывод о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций. Но признание обратимости отдельных признаков в филогенезе не означает признания обратимости эволюционного процесса в целом. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций, но статистически невероятно повторное возникновение генных комплексов и целых фенотипов [3].

В общем, полной повторяемости прошлых событий эволюции никогда не происходит. Закон необратимости эволюции отражает это положение. Характерной чертой эволюционного процесса является не повторение старого, а образование нового качества.

2 Правило прогрессирующей специализации

Согласно правилу прогрессирующей специализации, группа,

вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Например, в процессе эволюции одна из групп позвоночных, ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, это направление на последующем этапе эволюции сохраняется и усиливается (рисунок 12.1), поскольку орга-



Рисунок 12.1 – Эволюция адаптации к полету

низм определенного строения не может жить в любой среде, в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения.

3 Правило происхождения от неспециализированных предков, другие правила

Правило происхождения от неспециализированных предков заключается в том, что обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковой группы, а от сравнительно неспециализированных. Так, млекопитающие произошли не от крупных специализированных динозавров, а от группы сравнительно мелких неспециализированных рептилий.

Имеются другие правила. Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых адаптаций – адаптиогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень част-

ными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию группы в новом направлении. Обычно одна из таких групп оказывается основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований. На основании таких явлений И.И. Шмальгаузен в 1939г. сформулировал правило чередования фаз адаптациоморфоза, согласно которому «арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах». Смена фаз адаптациогенеза вполне закономерна. Еще Э. Коп отмечал, что все новые филогенетические ветви начинаются от неспециализированных форм. Если в процессе эволюции неспециализированной формы в числе новых признаков приспособления окажется такое приобретение, которое может иметь положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то эволюция организма может пойти по совершенно новому пути. Такое приобретение может дать этой форме очень большие преимущества в борьбе за существование в разных условиях среды. Приобретением адаптаций широкого значения характеризуется путь ароморфоза. Повышение организации приводит к дальнейшему снижению истребляемости. Прогрессирующая форма увеличивает свою численность и расселяется все шире. Широкое расселение ставит организм в различные местные условия борьбы за существование, и это обуславливает быстрое расхождение признаков и дифференциацию на отдельные формы. Местные условия определяют появление частных приспособлений к этим условиям (алломорфоз) для форм, приобретающих известную оседлость. Таким образом, ароморфоз процветающей формы вполне закономерно завершается алломорфозом. Новый ароморфоз возникает на основе алломорфной организации исходного таксона. Последний также закономерно переходит в специализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным затуханием эволюции. Специализация может дать начало новому ароморфозу [11, 12].

В общем, смена фаз закономерно обусловлена уровнями эволюционной пластичности видов и групп в целом и изменениями внешней среды.

Кроме отмеченных, имеется ряд других правил, закономерностей:

- Эволюция органического мира, в целом, имеет прогрессивный характер: она неуклонно ведет к созданию все более высоких форм жизни, к усложнению организации. Критерием сложности организации (как предполагали К. Бэр, А. Мильн-Эдвардс, Ч. Дарвин, позднее – И.И. Шмальгаузен и другие исследователи) можно принимать сте-

пень дифференциации организма, то есть сложность его строения.

- Эволюция сопровождается не только появлением новых и усовершенствованных форм, но и вымиранием старых. К вымиранию ведет определенное расхождение между темпами эволюции и скоростью изменения среды.

- Эволюция организмов всегда сопровождается дифференцировкой частей и органов, которая приводит не только к усложнению организации, но и к подчинению частей целому, к интеграции. Организмы представляют собой единое целое, в котором все части и органы взаимосвязаны. Когда в процессе эволюции изменяется строение и функции одного органа, то это влечет коррелятивные изменения в других органах, связанных с первыми физиологически, морфологически, через наследственность.

- Закон корреляции, или соотносительного развития органов, как было отмечено, открыт Ж. Кювье в 1812 году. Пользуясь этим законом, удастся реконструировать целый ископаемый организм по частям, например, по частям скелета. Примером коррелятивной зависимости являются прогрессивные изменения в процессе эволюции членистоногих при появлении у них мощного наружного кутикулярного скелета. Это неизбежно отражается на других органах: сплошной кожно-мышечный мешок не мог функционировать при жестком наружном панцире и распался на отдельные мышечные пучки; вторичная полость тела утратила свое опорное значение, и ее сменила имеющая иное происхождение смешанная полость тела (миксоцель), выполняющая в основном трофическую функцию; рост тела принял периодический характер и стал сопровождаться линьками. У насекомых отчетливо выступает корреляция между органами дыхания и кровеносной системы. При сильном развитии трахей, доставляющих кислород непосредственно к месту его потребления, кровеносные сосуды становятся излишними и исчезают. Не менее ясная корреляция наблюдается и у ракообразных, где положение сердца и кровеносных сосудов связано с локализацией жабр.

- Эволюция в основе является процессом монофилетическим, то есть развитие происходит от одного общего предка.

- Эволюция носит поступательный характер и представляет авторегулируемый процесс непрерывной адаптации.

- Эволюция происходит с разной скоростью в разные периоды. В настоящее время она протекает быстро, что выражается в появлении многих новых форм и вымирании многих старых.

- Эволюция организмов различных типов происходит с разной скоростью. Так, некоторые виды из типа Плеченогие не изменились

за, по крайней мере, последние 500 млн. лет – раковины ископаемых плеченогих идентичны современным. С другой стороны – за последние всего несколько сот тысяч лет появилось несколько видов го-минид.

- Правило адаптивной радиации: эволюционное развитие происходит в разных направлениях, способствуя заселению разных сред обитания.

Эволюция затрагивает популяции и происходит в результате процессов мутирования, рекомбинации, изоляции, дрейфа генов, борьбы за существование, других факторов. Основным, движущим и направляющим, фактором эволюции является естественный отбор, как избирательное воспроизведение генотипов.

ЛЕКЦИЯ 13. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

- 1 Эволюция биосферы и круговорот веществ
- 2 Способность биосферы эволюционировать
- 3 Важнейшие события в эволюции биосферы
- 4 Методы молекулярной филогенетики для систематики таксонов и их эволюционной иерархии

1 Эволюция биосферы и круговорот веществ

Биосфера возникла в итоге длительной эволюции материи в направлении жизни. Одной из главных особенностей жизни является круговорот органического вещества, основанный на постоянном взаимодействии противоположных процессов синтеза и деструкции. Этот биологический круговорот возник, по-видимому, очень рано. На его основе шло формирование всех других особенностей, отличающих живые организмы от тел неживой природы. Эволюция биологического обмена связана с постепенным усовершенствованием его механизмов. Первичные существа Земли обладали гетеротрофным обменом. Дальнейший этап эволюции связан с переходом от первичной гетеротрофности к хемосинтезу (анаэробная хемоавтотрофия), затем к возникновению автотрофного обмена у растений. Автотрофный обмен из-за сложности его механизма не мог возникнуть раньше гетеротрофного. В онтогенезе растений автотрофному обмену также предшествует гетеротрофный, что подтверждает его первичность. Эволюционно обменные процессы у растений строятся на каркасе гетеротрофного механизма, имеющего универсальное значение для живых организмов. Одними из главных предпосылок перехода к автотрофному питанию были фотохимическая активность живых организмов и появление пигментов в клетке. С последнего начинается автотрофная эра жизни, прошедшая через ряд ступеней совершенства. Автотрофные организмы, способные синтезировать органические вещества из неорганических, сыграли фундаментальную роль в поддержании и развитии жизни на Земле.

Прогресс жизни и ее морфологическое разнообразие в значительной степени были связаны с развитием механизмов дыхания, являющегося вершиной энергообмена. В процессе эволюции по мере накопления кислорода, благодаря фототрофам, у организмов вырабатывались механизмы и для защиты от его губительного влияния, и для эффективного использования реакционной активности кислорода. Благодаря этому энергетический обмен повысился в 20 раз. Кон-

курению в новых условиях могли выдерживать организмы и сообщества, способные потреблять кислород. Они дали начало эволюционному развитию гетеротрофов в изменившихся условиях. В результате становления и развития биологического круговорота, появления наряду с гетеротрофными организмами организмов – автотрофов (хемо- и фотосинтетиков) возникла триада продуцентов – консументов – редуцентов.

2 Способность биосферы эволюционировать

Способность биосферы эволюционировать, сохраняя при этом устойчивость, определяется тем, что она представляет собой систему относительно независимых экосистем, которые в свою очередь состоят из популяций разных видов, имеющих разнообразную историю. Биосфера представляет собой, таким образом, иерархически построенное единство. Эволюционирующая единица биосферы – видовая популяция, однако, она эволюционирует только как часть экосистем, составляющих интегральную часть биосферы. Особи разных видов, входящие в состав экосистем, связаны между собой различными формами связей. Ограниченность пространства, занятого экосистемой, ограничивает площадь местообитания отдельных видов. Борьба за расширение местообитания ведется разными средствами. Весьма существенна пищевая связь – питание одних видов другими, конкуренция за пищевой объект, включающая разные способы подавления конкурентов. В процессе эволюции происходит изменение прежних связей, их совершенствование. Так, в результате того, что цветковые растения соревновались между собой в способах привлечения насекомых, а насекомые – в эффективности сбора пыльцы и нектара, эволюция цветковых растений сопровождалась эволюцией насекомых-опылителей, при этом строение ротового аппарата последних совершенствовалось в отношении приспособленности к строению цветка растений. Большое значение в эволюции биотических отношений имело возникновение симбиоза. Многие высшие растения приобрели способность сожительствовать с грибом-микоризой, развивающимся на их корнях. Все жуки-дровосеки, личинки которых питаются древесиной, стали иметь в пищеварительном тракте специальные образования – так называемые симбиоорганы, заполненные микроорганизмами, переваривающими древесину. Способность жвачных животных питаться грубой пищей также оказалась взаимосвязана с населением их желудка. В эволюции биотических отношений большое значение имело возникновение отношений типов «жертва-хищник», «паразит-

хозяин».

Часто встречающиеся у моллюсков, ракообразных, насекомых, глубоководных рыб светящиеся органы имеют двойное происхождение. Орган с весьма специфической структурой развивается у животного, а свечение обеспечивается присутствием в нем симбионтов – светящихся бактерий. В последнее время открыта принципиально новая форма связей – передача наследственных особенностей от одних видов к другим с помощью бактериофагов и вирусов.

По мере развития сообществ, экосистем происходило насыщение их большим числом видов, что приводило к усложнению межвидовых отношений и увеличению числа действующих в них биотических факторов. В эволюции биосферы в результате жизнедеятельности организмов были медленные, но постоянные перестройки биотических отношений. Развитие разнообразных связей между организмами приводило к тому, что экосистемы приобретали элементы целостности, устойчивости, относительной независимости в развитии, что способствовало противостоянию внешним воздействиям.

3 Важнейшие события в эволюции биосферы

В общем, важнейшими событиями в эволюции биосферы были: 1) становление биотического круговорота, его расширение и усложнение структуры; 2) возникновение и эволюция основных типов питания организмов - первично-гетеротрофного, автотрофного (хемо- и фототрофного) и вторично-гетеротрофного; 3) возникновение разных типов биотических отношений (конкуренции, хищничества, паразитизма, симбиоза и др.).

Эволюция биосферы сопровождалась следующими основными преобразованиями. Вначале биосфера функционировала как взаимодействие одноклеточных организмов между собой и с абиотическими факторами. Следующим важным этапом в развитии органического мира явилось возникновение многоклеточности. Заняв другой уровень организации и уйдя тем самым от прямой конкуренции с одноклеточными, получив широкие возможности формообразования, многоклеточные стали развиваться относительно независимо от них и приобрели необходимую устойчивость. Появление более высокоорганизованных и крупных форм создало для относительно низко организованных одноклеточных своеобразный барьер, препятствие на пути их дальнейшей эволюции. Между многоклеточными возник новый уровень конкурентных отношений, что стало вводить варьирование в рамки приспособительного формообразования. С начала эволюции

параллельно с настоящими растениями существовали и развивались группы с автотрофным и гетеротрофным питанием, взаимодополняющие друг друга в круговороте веществ. Это способствовало усилению целостности растительного мира и его относительной автономности. Первичные фототрофные низшие растения были также разнообразны по составу. Между этими группами организмов не было, вероятно, генетического единства. Разнообразие состава первичных фототрофов было вызвано достаточно разнородными условиями существования и позволяло полнее использовать особенности среды.

Настоящую революцию в развитии биосферы представлял выход растений на сушу, имевший исключительное значение для ускорения процесса эволюции всей биосферы. Произошло завоевание новой среды обитания. Эволюция основных групп растений представлена на рисунке 13.1. Развитие наземной растительности и образование почвы создали предпосылки для выхода на сушу животных. Историческое

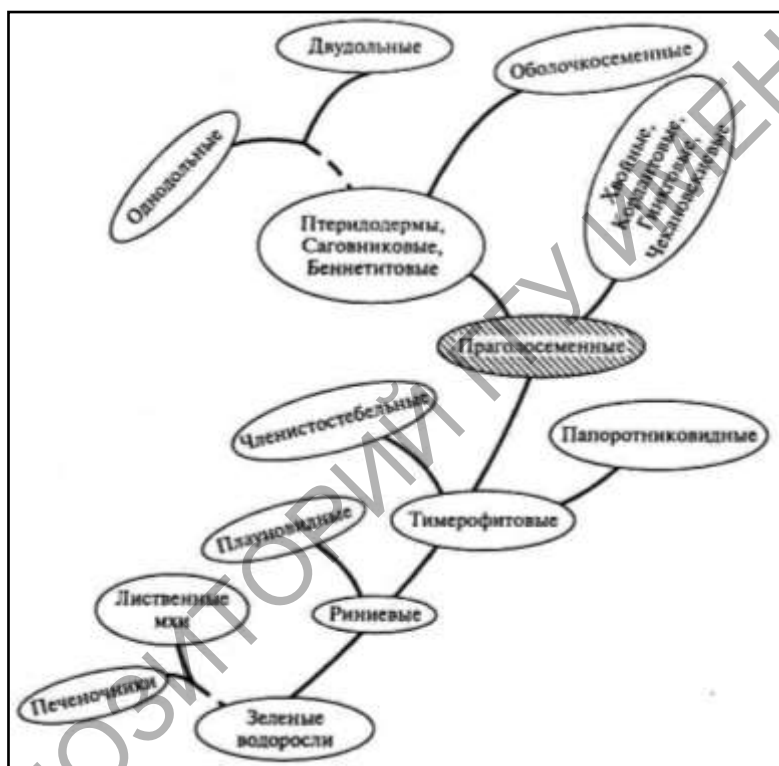


Рисунок 13.1– Филогенез основных групп растений [1]

развитие животного мира представлено на рисунке 13.2.

В эволюции биосферы происходила перестройка флоры и фауны, вызванная переменами в абиотических и биотических условиях. Это имело место в истории развития жизни неоднократно. Пока среда оставалась относительно постоянной, продолжали существовать виды, приспособленные к ней, что представляет со-

бой неизбежный результат естественного отбора, элиминирующего все неприспособленное. При существенных изменениях условий среды сразу обнаруживается качественная неравноценность видов в отношении к новым факторам. Виды, не способные продолжать существование, подвергались вымиранию. Так, для триаса (первого периода мезозойской эры) было характерно относительное спокойствие

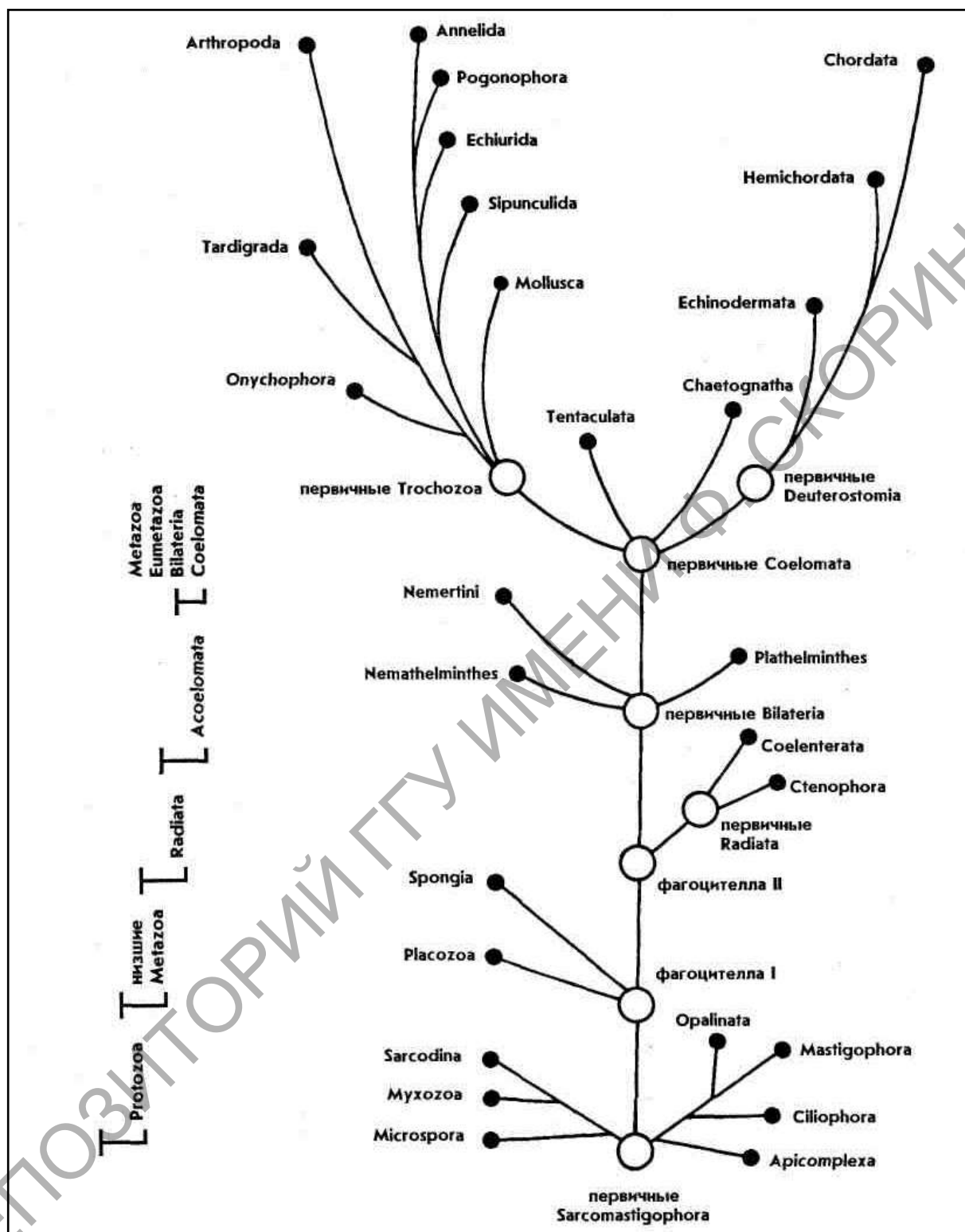


Рисунок 13.2 – Схема филогении животного мира (по И.Х.Шаровой, 1999)

земной коры. На суше развивались голосеменные растения, большого прогресса достигли насекомые, а из позвоночных животных продолжалось развитие пресмыкающихся. В течение следующего периода – юры пресмыкающиеся освоили все ниши жизни: море, сушу, воздух; началось развитие покрытосеменных растений. В меловом периоде

условия существования значительно изменились. Процессы горообразования привели к осушению материков, климат стал более континентальным, что отразилось на биосфере.

Одним из существенных моментов в дальнейшем развитии биосферы Земли явилось, по-видимому, возникновение в середине мелового периода однолетников и травянистых растений. Они в сочетании с быстро эволюционировавшими вслед за ними животными и грибами способствовали резкому ускорению круговорота биогенных элементов в экосистемах. В конце мела произошли коренные преобразования органического мира. Смена растительного покрова – основы существования растительноядных ящеров вызвала их вымирание, что привело, в свою очередь, к вымиранию одной из процветающих групп пресмыкающихся – хищных динозавров. Продолжавшееся около 150 миллионов лет господство этой удивительной по разнообразию форм и размеров группы окончилось. На сцену жизни стали выходить млекопитающие. Произошла очередная перестройка биосферы. В эру новой жизни – кайнозой в результате геологических преобразований строение поверхности Земли приблизилось к современному. На суше продолжалось развитие из покрытосеменных растений – лиственных деревьев, появились злаки. Усилилось формообразование у млекопитающих, птиц, насекомых. Четвертичный период характеризуется двумя важными событиями: крупным оледенением всего северного полушария и появлением на арене жизни человека. В течение четвертичного периода сформировалась современная структура биосферы.

В эволюции биосферы прослеживаются ее важные особенности. Биосфере свойственна исключительная устойчивость. В геологических масштабах времени и истории Земли происходили очень значительные преобразования, облик планеты менялся. Жаркий климат сменялся холодным, и наступало оледенения огромных пространств. Тектоническая деятельность порождала мощные горообразовательные процессы. Трансгрессии моря вели к затоплению огромных пространств суши, регрессии – к обнажению морского дна. Перемещение материков то объединяло, то разъединяло континенты и водные бассейны. Несмотря на все это, жизнь на Земле продолжала существовать и развиваться. Постоянные изменения биосферы проявлялись не только в увеличении разнообразия видов, но и в усложнении их организации, росте биомассы. В процессе жизнедеятельности организмов в корне преобразовывалась и неживая часть биосферы. Коренным образом изменился состав атмосферы, появился свободный кислород, а

в ее верхних слоях озоновый экран. Изменения соотношения кислорода и углекислоты в атмосфере благодаря жизнедеятельности организмов могло быть существенным фактором преобразования климата планеты. Возможно, ледниковые периоды происходили из-за интенсивного охлаждения Земли в результате изъятия растительностью больших масс углекислоты. Углекислота, извлеченная организмами из воды и воздуха, законсервировалась в отложениях угля и карбонатов кальция; некоторые вещества надолго выключились из круговорота веществ (залежи полезных ископаемых). Вместе с этим происходило выветривание горных пород, в котором живые организмы также принимали активное участие. Выделяя углекислоту, органические и минеральные кислоты, они способствовали тем самым миграции химических элементов. Суммарная жизнедеятельность развивающихся видов организмов определяла особенности биосферы, которые, в свою очередь, обуславливали возможность выживания и направление эволюционных преобразований отдельных видов. Направление эволюционных преобразований отдельных видов представляло собой функцию их положения в эволюционирующей биосфере.

Эволюция биосферы претерпевала ряд экологических кризисов или катастроф. Они обязаны своим возникновением не столько внешним воздействиям на биосферу, сколько эволюции составляющих ее видов. Например, возникновение фотосинтезирующих организмов и накопление в атмосфере и гидросфере Земли свободного кислорода привело к глубокой перестройке всей «докислородной» биоты. В середине мелового периода экологическую перестройку определило вытеснение мезофита сформировавшейся в течение мезозойской эры флоры голосеменных кайнофитом покрытосеменных. Именно сообщества покрытосеменных обусловлено вытеснение сообществ голосеменных в среднемезозойское время. На этот период приходится изменения в судьбе насекомых. В середине мела вымерло примерно 50 % семейств их фауны, и разнообразие насекомых за счет бурной эволюции восстановилось только в палеогене третичного периода кайназойской эры. Вымирание фауны насекомых заняло около 10-15 млн. лет. Вымирание динозавров в мезозойскую эру было более медленное и растянулось на 25 млн. лет, то есть продолжалось до конца мелового периода.

Формирование новых экосистем в биосфере связано с проникновением в новые среды обитания видов или комплексов видов, преадаптированных к новым условиям в процессе предшествовавшей эволюции. Между видами, формирующими сообщества, возникает

конкуренция, интенсивность которой зависит от степени ограниченности наиболее дефицитного ресурса среды (пищи, убежища и т. д.). При этом, более конкурентноспособный вид вытесняет тот вид, с которым он конкурирует. Конкурентноспособность увеличивают: лучшее приспособление к использованию дефицитных ресурсов среды, дальнейшая адаптация вида к условиям существования или специализация, способствующая снижению остроты конкуренции за ресурс. Два последних направления эволюции позволяют видам сосуществовать на данной территории, продолжая приспосабливаться к ее особенностям и друг к другу. Так возникает адаптивный комплекс видов, в котором направление эволюции каждого определяется взаимодействием со всеми остальными.

В состав экосистем входят, с одной стороны, высокоспециализированные виды, способные существовать только в условиях данного биоценоза, с другой – виды с более широким спектром потребностей. При существенных изменениях среды обитания первыми вымирают специализированные виды. Во многих экосистемах наряду с видами, встречающимися в них постоянно, имеются виды, входящие в их состав либо на какой-то стадии развития, либо в течение ограниченного времени. К первым принадлежат многие водные насекомые, живущие в водоеме на личиночной стадии и покидающие это местообитание во взрослом состоянии, например, стрекозы, комары, поденки. Ко вторым относятся мигрирующие птицы, рыбы, некоторые насекомые.

Важная особенность эволюции биосферы – это ее неравномерность, что видно наглядно при сопоставлении низших и высших форм жизни. На земной поверхности наряду с высшими многоклеточными организмами живет и процветает огромная масса сравнительно низко организованных живых существ. При этом, такие организмы являются необходимой составной частью целостной системы органического мира, основа его существования и развития, без которой невозможен внутренний обмен между членами этой системы. Неравномерность распределения биосферы проявляется и в том, что разные ее части (экосистемы) насыщены жизнью в разной степени.

Двум фазам эволюции сообществ – их формированию и дальнейшей коадаптации – свойственны разные темпы эволюции. В период формирования новых сообществ темпы эволюции, не сдерживаемые конкуренцией с другими компонентами коадаптивного комплекса, резко возрастают. В это время интенсивно работает движущий отбор. Когда новое сообщество сформировалось, темпы эволюции замедляются, и в этом случае работает стабилизирующий отбор.

Живое вещество планеты сосредоточено в основном в зеленых растениях суши. Число видов растений составляет более 20 % от общего учтенного числа организмов. На виды животных, составляющих менее 1 % всей биомассы Земли, приходится около 80 %. Эти данные иллюстрируют одну из фундаментальных закономерностей истории развития биосферы. Она состоит в том, что более высокий уровень дифференциации сосредоточен в меньшем объеме, чем уровень менее дифференцированный.

В целом, эволюция живой природы сопровождалась постоянным усложнением биосферы, нарастанием многообразия и сложности экосистем, экспансией жизни, охватывающей ныне всю поверхность планеты, усиливающейся дифференциацией живой оболочки. Результатом миллиардов лет эволюции является современная биосфера Земли, дифференцированная на множество экосистем и включающая более 2,5 миллионов ныне живущих видов. За всю историю Земли по приблизительным расчетам существовало примерно 500 миллионов видов [17]. Одним из результатов дифференциации биосферы в ходе эволюции было, очевидно, и повышение ее устойчивости.

4 Методы молекулярной филогенетики для систематики таксонов и их эволюционной иерархии

Систематика описывает взаимоотношения среди таксонов и призвана помочь нам уточнить природу и связь между различными таксонами. В филогенетике наиболее удобный путь визуального представления эволюционных взаимоотношений среди групп организмов осуществляется посредством специальных графических изображений, которые называются филогенетическими деревьями.

Основные структурные части филогенетического дерева представлены на рисунке 13.3:



Рисунок 13.3 – Пример структурных частей филогенетического дерева

- Узел: представляет таксономическую единицу. Он может быть или существующей группой, или предком.

- Ветвь: определяет взаимоотношение между таксонами в терминах потомков и предков.
- Топология: правило, по которому разветвляется дерево.
- Длина ветви: представляет число изменений, которые произошли между таксонами.
- Корень: общий предок всех рассматриваемых организмов.
- Масштаб расстояния: масштаб, который отражает число отличий между организмами или последовательностями генома.
- Клада: группа двух (или больше) таксонов (или последовательностей ДНК), которая включает как своего общего предка, так и всех его потомков.
- Оперативная таксономическая единица (ОТЕ, OTU): уровень детализации, выбранный исследователем для данной работы, например: индивидуумы, популяции, виды, роды или линии бактерий.

Одними из главных методов изучения филогенетических взаимоотношений являются *кладистические*.

Кладистические методы. Кладистический анализ использует ряд предположений. Например, считается, что виды являются только раздвоением, или отделением, из наследственной группы. В случае гибридизации (скрещивание) или горизонтального переноса генетической информации виды считаются исчезнувшими, а такие явления – редкими или отсутствующими. Кроме того, кладистические группы должны иметь следующие характеристики: все виды в группе должны разделять общего предка, и все виды, полученные от общего предка, должны войти в таксон. Соблюдение этих требований приводит к следующим терминам, которые используются для ссылки на разные возможные способы состава групп:

Монофилетическая группа (или клада), все виды которой происходят от общего предка, и все виды, происходящие от этого общего предка, включаются в группу. Только такая форма воспринимается кладистами как «правильная».

Парафилетическая группа, все виды которой имеют общего предка, но в группу включены не все, а только некоторые из этих видов, происходящих от этого общего предка, в то время как другие виды не включены в группу (примером парафилетической группы являются Пресмыкающиеся; из этой группы исключены Птицы – обширная группа видов, предком которых является именно представитель класса Пресмыкающиеся).

Полифилетическая группа, в которую ошибочно объединены виды, не имеющие непосредственного общего предка, но при этом в

группу не включены виды, которые связали бы их (например, полифилетической являлась ныне расформированная группа Теплокровные, в которую ранее объединяли Птиц и Млекопитающих; группу Теплокровные расформировали, поскольку было установлено, что Птицы и Млекопитающие происходят от разных предковых групп Пресмыкающихся).

Молекулярная филогенетика. Макромолекулярные данные, под которыми имеется в виду последовательности генетического материала ДНК и белков, накапливаются всё более быстрыми темпами благодаря успехам молекулярной биологии. Филогенетический анализ применяется для выяснения родственных взаимоотношений разных групп живых организмов на уровне изменчивости белков или ДНК, при этом данные о последовательности ДНК отражают истинные филогенетические взаимосвязи лучше, чем морфологические признаки. Такие взаимосвязи обычно отражают с помощью построения филогенетических деревьев (дендрограмм).

Структура построения филогенетических деревьев. Укоренённое дерево — дерево, содержащее выделенную вершину — корень. Укоренённое дерево можно считать ориентированным графом, поскольку на нём имеется естественная ориентация — от корня к ветвям. Каждый узел укоренённого дерева отвечает последнему общему предку нижележащих ветвей дерева. Рисунок 13.4 представляет укоренённое филогенетическое дерево с трёхдоменной системой живых организмов.

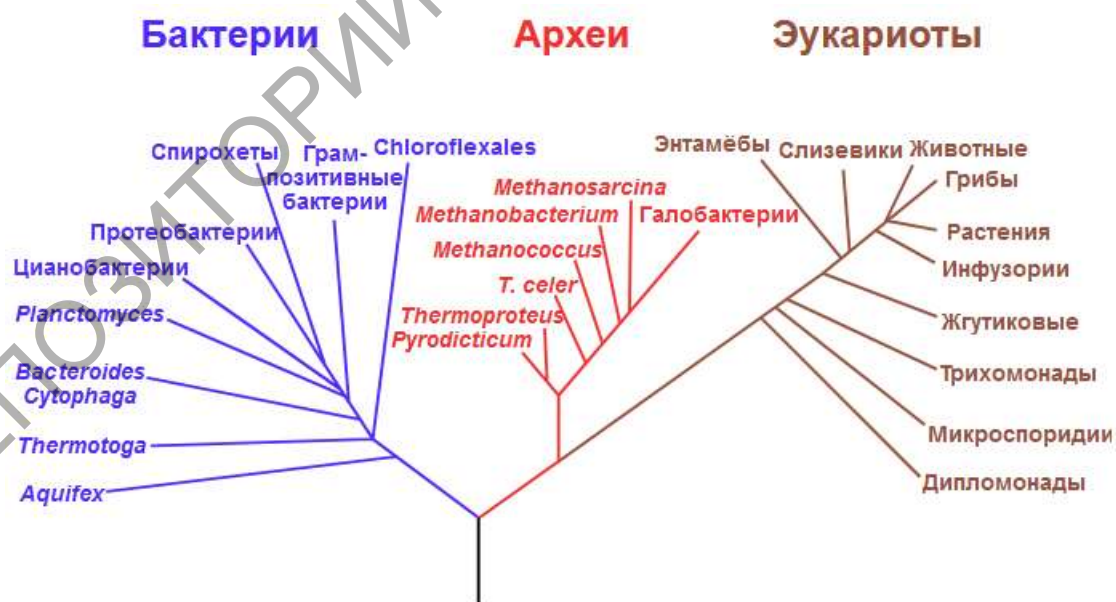


Рисунок 13.4 – Теоретически укоренённое дерево для генов рРНК, показывает общее происхождение организмов всех трёх доменов: Бактерии, Археи, Эукариоты (Woese et al., 1990)

Неукоренённое дерево не содержит корня и отражает связь ветвей дерева без предполагаемого положения общего предка. Необходимость рассматривать неукоренённые деревья возникает из-за того, что часто связи между узлами восстановить легче, чем направление эволюции. Рисунок 13.5 представляет неукоренённое филогенетическое дерево. На данном дереве отражена филогенетическая связь 139 белков-миозинов.

Наиболее достоверным методом для превращения неукоренённого дерева в укоренённое (для этого надо либо объявить корнем один из узлов, либо разбить одну из ветвей на две, выходящие из корня) является использование «внешней группы» видов – достаточно близких к интересующему нас набору видов (для достоверного восстановления топологии дерева для объединенного множества видов), но в то же время заведомо являющихся отдельной группой. Иногда положение корня можно угадать, исходя из каких-либо дополнительных знаний о природе изучаемых объектов (видов, белков, и т. д.)

Укоренённое и неукоренённое филогенетическое дерево может

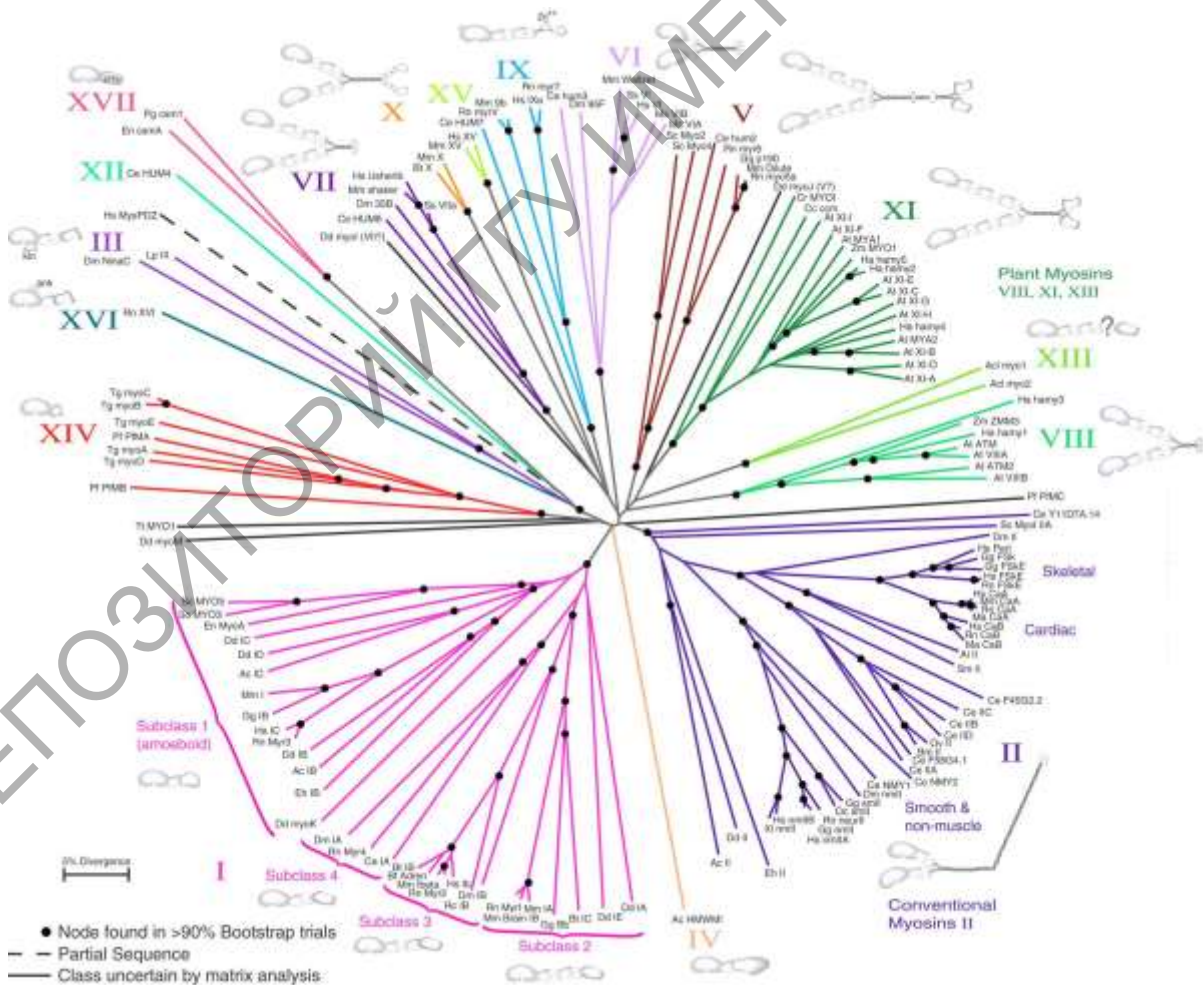


Рисунок 13.5 – Неукоренённое дерево белков-миозинов (Hodge, 2000)

быть бифуркационным или небифуркационным, а также маркированным или немаркированным. В бифуркационном дереве к каждому узлу подходят ровно три ветви (в случае укоренённого дерева – одна входящая ветвь и две исходящие). Таким образом, бифуркационное дерево предполагает, что все эволюционные события состояли в происхождении от предкового объекта ровно двух потомков. К узлу небифуркационного дерева могут подходить четыре и более ветви. Маркированное дерево содержит названия ветвей, тогда как немаркированное просто отражает топологию.

Дендрограмма – общий термин, обозначающий схематическое представление филогенетического дерева.

Кладограмма – филогенетическое дерево, не содержащее информации о длинах ветвей.

Филограмма (или фенограмма) – филогенетическое дерево, содержащее информацию о длинах ветвей; эти длины представляют изменение некой характеристики, например, число мутаций в каком-либо гене.

Хронограмма – филограмма, длины ветвей в которой представляют эволюционное время.

Методы построения филогенетических деревьев.

Первые математические методы построения филограмм возникли еще в начале 60-х годов вместе с первыми вычислительными программами. Все они были основаны на принципах нумерической таксономии (Fitch, Margoliash, 1967; Farris, 1970 и др.), когда родство определялось по критерию "общего сходства" - чем выше значение этого параметра, тем ближе таксоны друг к другу.

На сегодняшний день существует 3 основных подхода к оценке филогенетических взаимоотношений: дистанционно-матричные методы (основанные на оценке генетических расстояний); метод наибольшего правдоподобия, (Maximum Likelihood, ML), в котором выбирается предполагаемая модель эволюции и строятся деревья, обладающие наибольшим правдоподобием для описания этой модели; метод максимальной экономии Maximum Parsimony, MP), который предполагает, что эволюционный путь признака должен быть таким, который требует наименьшего числа его преобразований (Хедрик, 2003).

В свою очередь, существует два основных принципа построения филогенетических деревьев на основе матриц генетических расстояний – *UPGMA* (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic means) и

NJ (Neighbor Joining), которые широко используются для анализа молекулярных данных.

UPGMA. Использование данного метода кластерного анализа основано на объединении (кластеризации) двух объектов, имеющих самое минимальное расстояние, при этом это расстояние вычисляется как среднее арифметическое всевозможных расстояний. Алгоритм, лежащий в основе данного метода, позволяет строить ультраметрические дендрограммы, что предполагает одинаковую скорость эволюции для всех ветвей филогенетического дерева. Пример построения филогенетического дерева для высших приматов: человека, шимпанзе, гориллы, орангутанга и гиббона на основе анализа митохондриальной ДНК методом UPGMA представлен на рисунке 13.6 [27]. На рисунке хорошо видно, что наиболее родственным человеку являются шимпанзе, эволюционная ветвь которых вместе с человеческой отделяются от общей предковой ветви с гориллой.

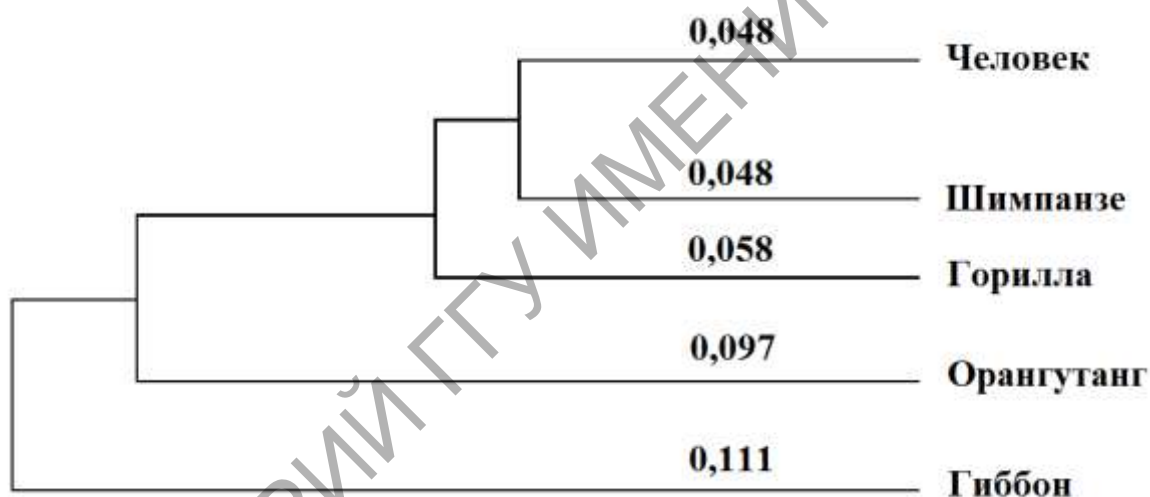


Рисунок 13.6 – Эволюционное дерево для высших приматов, построенное методом UPGMA (по Ней, Кумар, 2004)

Еще один пример построения филогенетического дерева с использованием метода UPGMA представлен на рисунке 13.7, где наглядно отображена степень генетической дифференциации у видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* Палеарктики на основании анализа 15 генов, кодирующих изоферменты. На данной дендрограмме распад общей предковой формы произошёл сразу на 3 ветви: ветвь *virilis*, которая затем разделилась на *D. virilis* и *D. lummei*, обитающие в Евразии; ветвь *littoralis*, позднее распавшуюся на *D. littoralis* и *D. ezoana*, распространившиеся по всей Палеарктике; ветвь *montana*, которая дала *D. montana*, обитающую как в Евразии, так и в Северной Америке [28].

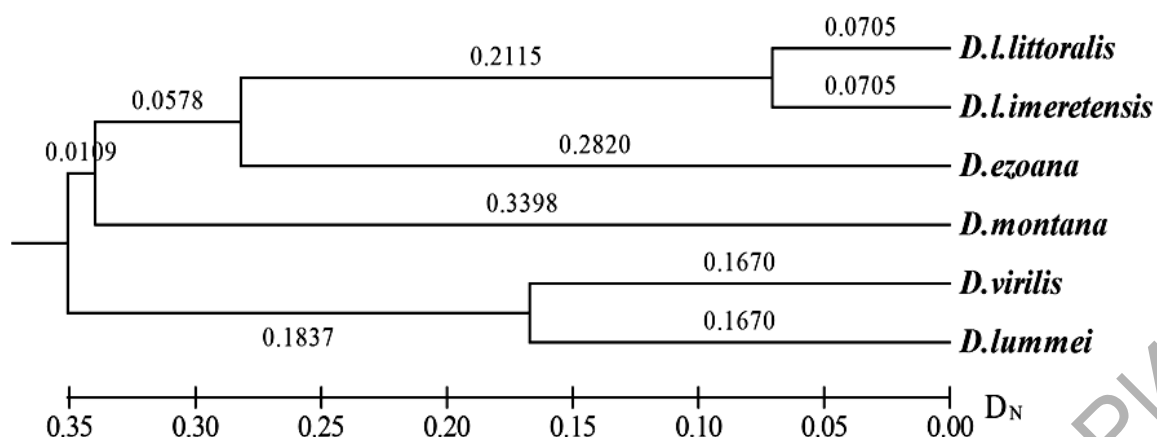


Рисунок 13.7 – Дендрограмма исследованных видов-двойников *Drosophila* группы *virilis*: по методу UPGMA (Goncharenko et. all, 2011)

NJ, или метод объединения ближайших соседей, является наиболее используемым при оценке филогенетических отношений. Принцип данного метода заключается в попарном сравнении определенных последовательностей, при этом для каждой пары структурные отличия трансформируются в особый числовой коэффициент, являющийся мерой их сходства или различия. Создается числовая матрица данных, которая затем преобразуется в графическую модель эволюционного дерева на основе принципов кластерного анализа: пары наименее различающихся последовательностей объединяются в кластеры первого порядка, наименее различающиеся кластеры первого порядка - в кластеры второго порядка, и т.д. (Saitou, Nei, 1987). Преимуществом данного метода является возможность объединения разных скоростей эволюции в разных линиях происхождения и возможность анализа большого массива, данных. Пример построения филогенетического дерева с использованием данного метода представлен на

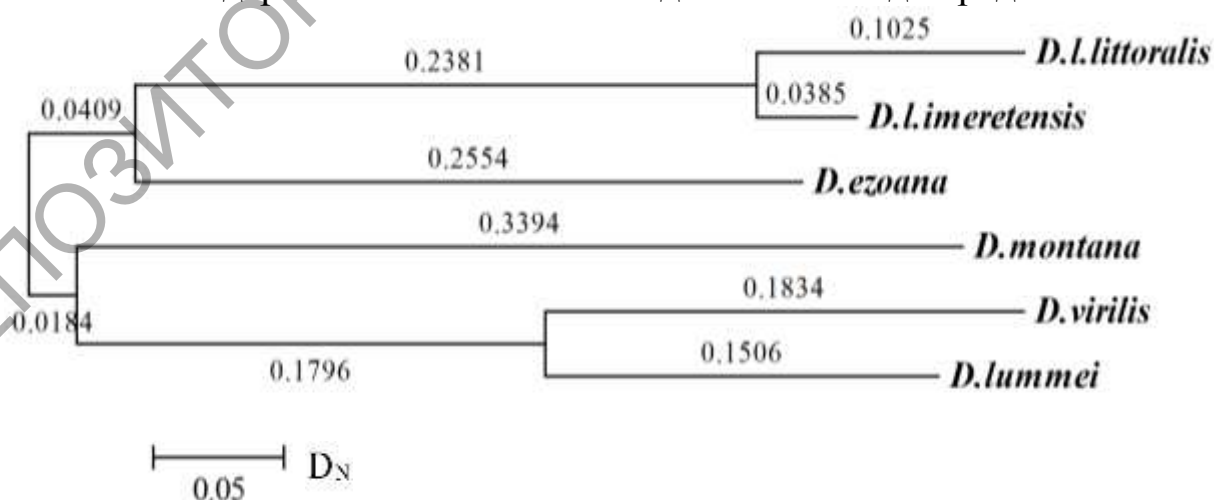


Рисунок 13.8 – Дендрограмма исследованных видов-двойников *Drosophila* группы *virilis*: по методу NJ (Goncharenko et. all, 2011)

рисунке 13.8, где наглядно отображена степень генетической дифференциации у видов-двойников *Drosophila* группы *virilis* Палеарктики на основании анализа 15 генов, кодирующих изоферменты [28].

Как отмечалось выше, применение дистанционно-матричных методов основано на расчетах генетических расстояний, которые являются мерой межпопуляционных различий. В последние десятилетия предложен ряд величин для измерения генетических расстояний: генетические расстояния, предложенные Неем, D_s и D_A ; угловые расстояния Кавалли-Сфорца, D_c ; F_{st}^* и ряд других (Takezaki, 2007).

Методы построения деревьев могут быть оценены по нескольким основным показателям [26]:

- эффективность (сколько времени и памяти требуются для вычислений);
- полезность (есть ли польза от полученных данных или информация бесполезна);
- воспроизводимость (будут ли повторные ответы такими же, если каждый раз даются разные данные для той же проблемной модели);
- устойчивость к ошибкам (справляется ли с неточностями в предпосылках рассматриваемой модели);
- выдача предупреждений (будет ли предупреждать нас, когда неправильно используется, то есть предпосылки неверные).

Кроме того, методы можно разделить на предполагающие и не предполагающие справедливость гипотезы «молекулярных часов» (то есть одинаковой скорости изменений для всех предковых последовательностей, см. нейтральная теория молекулярной эволюции). Первая группа методов строит укоренённые деревья, вторая – как правило, неукоренённые. Чаще всего предполагать «молекулярные часы» нет достаточных оснований, и поэтому большинство компьютерных программ филогенетического анализа по умолчанию выдают неукоренённые деревья.

Среди бесплатных пакетов филогенетического анализа большим набором реализованных алгоритмов выделяется PHYLIP, среди платных – RAUP (англ.). Для редактирования и визуализации готовых деревьев наиболее часто используются программы FigTree, Archaeopterix (англ.), iTOL, MEGA (англ.); последняя включает также реализацию основных алгоритмов реконструкции деревьев на основе выравненных биологических последовательностей. На русском языке доступна программа UGENE, распространяющаяся по свободной ли-

цензии и включающая в себя построение и визуализацию деревьев [26].

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

2 ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

2.1 Перечень практических работ

Практическое занятие 1 «Палеонтологические, морфологические, эмбриологические, биогеографические доказательства и методы эволюции»

Практическое занятие 2 «Генетические, молекулярно-биологические, экологические, биохимические доказательства и методы эволюции»

Практическое занятие 3 «Изменчивость и ее формы, искусственный отбор и его формы»

Практическое занятие 4 «Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину»

Практическое занятие 5 «Генетическая изменчивость – элементарный эволюционный материал эволюции»

Практическое занятие 6 «Популяция как элементарная единица эволюции»

Практическое занятие 7 «Элементарные факторы эволюции – мутационный процесс, изоляция»

Практическое занятие 8 «Популяционные волны – элементарный фактор эволюции»

Практическое занятие 9 «Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции»

Практическое занятие 10 «Вид – основной этап эволюционного процесса»

Практическое занятие 11 «Видообразование – результат микроэволюции»

Практическое занятие 12 «Антропогенез»

2.2 Задания к практическим работам

Файл прилагается

2.2 Задания к практическим работам

Занятие 1. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ, БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА И МЕТОДЫ ЭВОЛЮЦИИ

Цель занятия: изучить основные палеонтологические, морфологические, эмбриологические, биогеографические доказательства и методы эволюционного процесса.

Тематика рефератов

1. Палеонтологические доказательства и методы эволюции
2. Морфологические доказательства и методы эволюции
3. Эмбриологические доказательства и методы эволюции
4. Биогеографические доказательства и методы эволюции

Вопросы для самоконтроля

1. Данными, каких наук обосновывается принцип эволюции органического мира?
2. Систематизируйте палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и другие доказательства процесса эволюции.
3. Главнейшие палеонтологические методы изучения эволюции? Какие задачи решаются на основе методов палеонтологических реконструкций?
4. Морфологические методы в эволюции?
5. Эмбриологические методы в эволюции?
6. Методы биогеографии в эволюции?

Задание 1. Составить сводную таблицу по палеонтологическим, морфологическим, биогеографическим, эмбриологическим данным, которые обосновывают эволюцию живой природы.

Таблица – Некоторые доказательства и методы эволюции

Доказательства и методы	Характеристика, примеры, значение
I Палеонтологические 1 Наличие переходных форм 2 Филогенетические ряды 3 Последовательность ископаемых форм	

Доказательства и методы	Характеристика, примеры, значение
II Морфологические 1 Гомология (гомологичные органы) 2 Аналогичные органы 3 Рудиментарные органы (рудименты) 4 Атавизмы 5 Сравнительно-анатомические ряды	
III Эмбриологические 1 Зародышевое сходство (закон К. Бэра) 2 Принцип рекапитуляции (закон Э.Геккеля)	
IV Биogeографические 1 Сравнение флор и фаун 2 Особенности распространения близких форм 3 Островные формы 4 Реликтовые формы 5 Прерывистое распространение	

Задание 2. Провести анализ материала таблицы.

Задание 3. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении темы.

Занятие 2. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ, МОЛЕКУЛЯРНО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, БИОХИМИЧЕСКИЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА И МЕТОДЫ ЭВОЛЮЦИИ

Цель занятия: изучить основные генетические, молекулярно-биологические, экологические, биохимические доказательства и методы эволюции доказательства и методы эволюционного процесса.

Тематика рефератов

1. Генетические доказательства и методы эволюции.
2. Молекулярно-биологические доказательства и методы эволюции.
3. Экологические доказательства и методы эволюции
4. Биохимические доказательства и методы эволюции.

Задание 1. Составить сводную таблицу по генетическим, молекулярно-биологическим, экологическим, биохимическим и другим данным, которые обосновывают эволюцию живой природы.

Таблица – Некоторые доказательства и методы эволюции

Доказательства и методы	Характеристика, примеры, значение
V Генетические 1 Скрещиваемость 2 Использование методов популяционной фено- и геногеографии, кариосистематики	
VI Молекулярно-биологический 1 Строения нуклеиновых кислот и белков 2 Эволюционная дивергенция 3 Сравнения далеких организмов на молекулярном уровне	
VII Экологические 1 Адаптациогенез 1 Адаптациогенез 2 Р-стратегия 3 К-стратегия	
VIII Биохимический 1 Методы изучения вариаций белков 2 Коэффициенты сходства и различий	

Задание 2. Провести анализ материала таблицы.

Задание 3. Обосновать вывод, сделанный по совокупности всех доказательств и методов эволюции.

Занятие 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ ФОРМЫ, ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ФОРМЫ

Цель занятия: ознакомиться с предпосылками формирования и основными положениями изменчивости, искусственного отбора и его форм.

Тематика рефератов

1. Общенаучные, социальные, биологические предпосылки эволюционной теории Ч. Дарвина.
2. Участие Ч. Дарвина в кругосветном путешествии на корабле «Бигль».
3. Изменчивость и ее формы.
4. Искусственный отбор и его формы.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте характеристику научных открытий, подготовивших почву для эволюционных идей в биологии.
2. Какие группы фактов, полученные во время кругосветного путешествия, убедили Ч. Дарвина в реальности изменения видов в природе?
3. Каково значение селекции в обосновании теории Ч. Дарвина?
4. Основные работы Ч. Дарвина по теории эволюции.
5. Представления Ч. Дарвина о формах, причинах, характере и эволюционном значении изменчивости.
6. В какой из форм изменчивости, выделенной Ч. Дарвиным, велика роль природы организма, а в какой из них – среды?
7. Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе и его значении в создании новых сортов растений и пород животных. Какие формы искусственного отбора выделял Ч. Дарвин?
8. Трактровка Ч. Дарвиным борьбы за существование, ее формы и результаты.
9. Ч. Дарвин о причинах естественного отбора.
10. Как Ч. Дарвин формулирует принцип действия естественного отбора? Приведите схему действия естественного отбора по теории Ч. Дарвина.

11. Чем бессознательный искусственный отбор отличается от естественного отбора?

12. Почему темпы искусственного отбора выше, чем естественного? В чем состоят сходство и отличия искусственного и естественного отбора?

13. Перечислите обстоятельства, благоприятствующие искусственному и естественному отбору.

14. Перечислите основные проблемы, решенные теорией Ч. Дарвина. В чем состоит материализм теории?

Задание 1. Охарактеризовать научные открытия, подготовившие почву для эволюционных идей в биологии.

Задание 2. Рассмотреть представления Ч. Дарвина о формах, причинах, характере и эволюционном значении изменчивости.

Задание 3. Проанализировать учение Ч. Дарвина об искусственном отборе и его значении в создании новых сортов растений и пород животных.

Задание 4. Охарактеризовать естественный отбор, его предпосылки и следствия.

Задание 5. Изучить оценку теории Ч. Дарвина.

Задание 6. Обосновать выводы, сделанные при рассмотрении темы.

Занятие 4. ФАКТОРЫ И ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ ПО Ч. ДАРВИНУ

Цель занятия: ознакомиться с основными факторами и движущими силами эволюции по Ч. Дарвину.

Тематика рефератов

1. Доказательства изменчивости видов в природе.
2. Борьба за существования, прогрессия размножения.
3. Естественный отбор, его предпосылки и следствия.
4. Оценка теории Ч. Дарвина.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие факторы эволюции выделил Ч. Дарвин?
2. Трактровка Ч. Дарвиным борьбы за существование, ее формы и результаты.
3. Как Ч. Дарвин формулирует принцип действия естественного отбора? Приведите схему действия отбора.
4. Чем бессознательный искусственный отбор отличается от естественного отбора?
5. Почему темпы искусственного отбора выше, чем естественного? В чем состоят сходство и отличия искусственного и естественного отбора?
6. Перечислите обстоятельства, благоприятствующие искусственному и естественному отбору.
7. Перечислите основные проблемы, решенные теорией Ч. Дарвина. В чем состоит материализм теории?
8. Основные работы Ч. Дарвина по теории эволюции.

Задание 1. Перечислите факторы эволюции, которые выделил Ч. Дарвин.

Задание 2. Приведите примеры обстоятельств, благоприятствующих естественному отбору.

Задание 3. Сравните естественный отбор с искусственным отбором.

Задание 4. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении темы.

Занятие 5. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ – ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ

Цель занятия: научно показать роль разнообразных проявлений изменчивости в эволюции, сформулировать представление о генетических основах эволюции.

Тематика рефератов

1. Основные понятия и типы изменчивости.
2. Характеристика наследственной изменчивости.
3. Роль среды в проявлении изменчивости.
4. Роль ненаследственных изменений в эволюции.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое мутации?
2. Частота возникновения мутаций?
3. От чего зависит проявление мутаций?
4. Типы мутаций и их значение для эволюции.
5. Каково значение мутаций в эволюционном процессе?
6. Генетическая комбинаторика и ее роль в эволюционном процессе.
7. Гомологическая изменчивость, кто сформулировал правило гомологических рядов в наследственной изменчивости?

Задание 1. Изучить основные формы наследственной изменчивости.

Задание 2. Выяснить значение изменчивости разных типов для протекания эволюционного процесса.

Задание 3. Рассмотреть положения по изменчивости как всеобщего явления живой природы.

Задание 4. Закрепить материал по типам изменчивости.

Задание 5. Рассмотреть положения по элементарному эволюционному материалу.

Задание 6. Сделать сводную таблицу, в которой отразить основные положения по мутационной и комбинативной изменчивости, их роли в эволюционном процессе.

Таблица - Генетические основы эволюции (изменчивость, наследственность)

Основы изменчивости на молекулярно-генетическом уровне	Характеристика наследственности признака	Характеристика, определение и возникновение мутаций	Типы мутаций	Особенности, значения разных типов мутаций для эволюции	Значение наследственной изменчивости

Задание 7. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении темы.

Занятие 6. ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА ЭВОЛЮЦИИ

Цель занятия: ознакомиться с основными характеристиками популяции как элементарной единицы эволюции.

Тематика рефератов

1. Определение понятия популяция. Типы популяций
2. Генетические и морфофизиологические особенности популяции
3. Закон Харди-Вайнберга и условия его проявления

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое популяция?
2. Почему популяция представляет собой элементарную эволюционную единицу?
3. Что такое генофонд популяции?
4. Что такое полиморфизм популяции?
5. Типы популяций.
6. Как формулируется закон Харди-Вайнберга и какова его роль в изучении процессов преобразования генофонда популяции?
7. Какие черты должна иметь популяция как элементарная эволюционная структура?

Задание 1. Раскройте следующие понятия: несколько типов популяций, предпосылки формирования стабильной популяции, причины роста и сокращения популяции, устойчивость популяции, генетические и морфофизиологические особенности популяции, маркеры генотипического состава популяции.

Задание 2. Объясните следующие термины: генофонд популяции, полиморфизм популяций, генетическая гетерогенность популяции, внутрипопуляционный генетический полиморфизм, модификационный полиморфизм, пластичность популяции.

Задание 3. Охарактеризуйте закон Харди-Вайнберга и условия его проявления.

Задание 4. Перечислите: основные эволюционно-генетические характеристики популяции, черты элементарной эволюционной единицы популяции.

Задание 5. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении темы.

Занятие 7. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ – МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС, ИЗОЛЯЦИЯ

Цель занятия: изучить основные положения по мутационному процессу и изоляции как элементарным факторам эволюции.

Тематика рефератов

1. Мутационный процесс. Генетическая комбинаторика.
2. Характеристика изоляции как элементарного фактора эволюции.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие выделяют элементарные эволюционные факторы?
2. Важнейшие свойства мутационного процесса, как элементарного фактора эволюции?
3. Значение мутационного процесса в эволюции?
4. Что такое изоляция?
5. Как классифицируются явления изоляции?
6. Каково значение изоляции в эволюции?

Задание 1. Рассмотреть понятия, характерные особенности, значение для эволюционных преобразований мутационного процесса и изоляции.

Задание 2. Сделать сводную таблицу по рассмотренным элементарным факторам эволюции.

Таблица - Элементарные факторы эволюции

Понятия, характерные особенности, значение для эволюционных преобразований:	
Мутационный процесс	Изоляции

Задание 3. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении темы.

Занятие 8. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ КАК ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ФАКТОР

Цель занятия: изучить основные положения по популяционным волнам и обобщить данные по основным элементарным факторам эволюции.

Тематика рефератов

1. Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль.
2. Взаимодействие элементарных факторов эволюции.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое популяционные волны, их классификация?
2. Каково эволюционное значение популяционных волн?
3. Что такое дрейф генов и его роль в эволюции?
4. Миграция и ее роль в эволюции
5. Что является общим для элементарных эволюционных факторов?

Задание 1. Рассмотреть понятия, характерные особенности, значение для эволюционных преобразований популяционных волн.

Задание 2. Обсудить взаимодействие элементарных факторов эволюции, сравнить их.

Задание 3. Обосновать вывод, сделанный по совокупности всех элементарных факторов эволюции.

Занятие 9. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – ДВИЖУЩАЯ И НАПРАВЛЯЮЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ

Цель занятия: изучить основные положения по естественному отбору, как движущей и направляющей силе эволюции.

Тематика рефератов

1. Предпосылки действия естественного отбора.
2. Отбор как избирательное воспроизведение генотипов.
3. Основные формы естественного отбора.
4. Место естественного отбора среди других факторов эволюции.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы предпосылки естественного отбора?
2. Что такое борьба за существование, ее формы?
3. Что служит объективным мерилем борьбы за существование?
4. Что входит в определение понятия «естественный отбор»?
5. Что является объектом и сферой действия отбора?
6. Какова эффективность и скорость действия отбора?
7. Что такое коэффициент отбора?
8. Что такое адаптивная ценность генотипа?
9. Какие основные формы естественного отбора?
10. В чём сходство и различия в действии искусственного и естественного отбора?
11. Что определяет ведущую роль естественного отбора в эволюции?
12. Каковы доказательства действия естественного отбора?

Задание 1. Рассмотреть предпосылки, основные особенности, материал отбора, ведущую роль в эволюции, формы отбора.

Задание 2. Сделать сводную таблицу по основным положениям естественного отбора.

Таблица - Основные положения естественного отбора

Предпосылки	Основные особенности	Материал отбора	Ведущая роль в эволюции	Формы отбора

Задание 3. Обсудить положения по механизму, объектам, полю действия, сферам действия отбора, по обстоятельствам, благоприятствующим естественному отбору.

Задание 4. Рассмотреть творческую роль отбора. Сравнить действие отбора с другими факторами.

Задание 5. Сравнить действие искусственного и естественного отборов.

Задание 6. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении основных положений по естественному отбору.

Занятие 10. ВИД – ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Цель занятия: рассмотреть понятие, критерии и признаки вида, как основного этапа эволюционного процесса.

Тематика рефератов

1. История развития представлений о виде.
2. Концепции вида. Доказательства реальности вида.
3. Генетико-эволюционное понятие, критерии и признаки вида.
4. Целостность вида и механизм ее поддержания, структура вида.

Вопросы для самоконтроля

1. Какова история развития понятия «вид»?
2. Как формулируется понятия «вид»?
3. В чем сущность типологической, номиналистической, биологической концепций вида?
4. Каковы доказательства реальности вида?
5. Что является структурными единицами вида?
6. Критерии вида. Почему при различении видов пользуются разными критериями?
7. Каковы признаки вида?

Задание 1. Составить сводную таблицу по основным характеристикам вида.

Таблица - Основные характеристики вида

Концепции вида	Критерии вида	Признаки вида	Структура вида

Задание 2. Ознакомиться с видами местной фауны (записать основных представителей).

Задание 3. Ознакомиться с системой органического мира, разнообразием видов в крупных таксономических единицах (с использованием учебного пособия).

Задание 4. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении понятия, критериев и признаков вида.

Занятие 11. ВИДООБРАЗОВАНИЕ – РЕЗУЛЬТАТ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Цель занятия: дать представление о видообразовании, как результате микроэволюции.

Тематика рефератов

1. Формы, способы и примеры видообразования.
2. Принцип основателя.

Вопросы для самоконтроля

1. Что входит в понятие о видообразовании?
2. Какие основные пути видообразования выделяют?
3. Что понимают под краевыми (периферическими) изолятами?
4. Как действует «принцип основателя»?

Задание 1. Составить сводную таблицу по основным направлениям филогенеза.

Таблица - Основные пути филогенеза

Путь видообразования	Форма отбора	Примеры
Аллопатрический		
Симпатрический		
Филетический		
Дивергентный		
Гибридогенный		

Задание 2. Вам нужно выяснить, принадлежат ли тараканы из общежития ГГУ и из общежития Оксфордского Университета одному и тому же виду. Предложите схему решения этой задачи.

Задание 3. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении видообразования, как результата микроэволюции.

Занятие 12. АНТРОПОГЕНЕЗ

Цель занятия: ознакомиться с биологическими и социальными предпосылками эволюции человека, этапами эволюции человека разумного, рассмотреть расы человека и пути их формирования.

Тематика рефератов

1. Понятие, критерии и классификация прогрессивного развития.
2. Неограниченный, групповой, биотехнический прогресс.
3. Биологический регресс и вымирание групп.
4. Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса.
5. Особенности и этапы эволюции человека разумного.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие факты доказывают происхождение человека от животных?
2. Что входит в основания для отнесения человека к типу Хордовые, классу Млекопитающие, отряду Приматы?
3. Каковы видовые признаки человека разумного?
4. Каковы биологические предпосылки эволюции человека?
5. Что является социальными предпосылками эволюции человека?
6. Какие основные этапы выделяют в эволюции человека?
7. Дифференциация человека разумного на расы?
8. Каковы факторы расогенеза?
9. В чем состоят доказательства единства рас?
10. Какие пути эволюции человека в будущем возможны?

Задание 1. Рассмотреть место человека в системе животного мира.

Задание 2. Ознакомиться с биологическими и социальными предпосылками эволюции человека

Задание 3. Охарактеризовать этапы эволюции человека разумного

Задание 4. Рассмотреть расы человека и пути их формирования.

Задание 5. Обосновать вывод, сделанный при рассмотрении темы.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

3 КОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ

3.1 Перечень вопросов к экзамену

- 1 Предмет, цели и задачи, связь с другими науками, значение эволюционной теории.
- 2 Значение данных палеонтологии для обоснования принципа эволюции органического мира.
- 3 Значение данных биогеографии для обоснования принципа эволюции органического мира.
- 4 Значение данных морфологии для обоснования принципа эволюции органического мира.
- 5 Значение данных генетики и молекулярной биологии для обоснования принципа эволюции органического мира.
- 6 Значение данных экологии для обоснования принципа эволюции органического мира.
- 7 Значение данных систематики для обоснования принципа эволюции органического мира.
- 8 Представления о развитии органического мира в древности, в период Средневековья и эпоху Возрождения.
- 9 Развитие эволюционных взглядов в XVIII и в первой половине XIX веков.
- 10 Эволюционное учение Ж.-Б. Ламарка: Оценка учения.
- 11 Биография Ч. Дарвина. Основные его труды. Оценка теории Ч. Дарвина, ее значение.
- 12 Общенаучные, социальные, биологические предпосылки формирования теории Ч. Дарвина.
- 13 Изменчивость и ее формы, доказательства изменчивости видов в природе.
- 14 Искусственный отбор и его формы. Обстоятельства, благоприятствующие искусственному отбору, результативность его действия (по теории Ч. Дарвина)
- 15 Борьба за существование, прогрессия размножения. Формы борьбы за существование и их результаты.
- 16 Естественный отбор, его предпосылки и следствия (результаты действия) (по теории Ч. Дарвина).
- 17 Органическая целесообразность как приспособленность органических форм к условиям среды, доказательство Ч. Дарвиным ее относительности.
- 18 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период (вторая половина XIX века):
- 19 Критические выступления против теории Ч. Дарвина (С. Д. Майварт, Ф. Дженкинс, Гуго де Фриз, У. Бэтсон и др.)

20 Формирование синтетической теории эволюции: этапы развития эволюционной теории в XX в., основные положения СТЭ.

21 Генетическая изменчивость - материал для эволюции: основные понятия и типы изменчивости, их значение для эволюции.

22 Роль среды в проявлении изменчивости (понятия "норма реакции", "генотип" и "фенотип").

23 Дарвиновские понятия определенной и неопределенной изменчивости в свете современной генетики.

24 Роль ненаследственных изменений в эволюции.

25 Популяция как элементарная единица эволюции: типы популяций, генетические и морфофизиологические особенности популяций, их значение.

26 Характеристика мутационного процесса как элементарного фактора эволюции.

27 Генетическая комбинаторика и ее роль в эволюции.

28 Характеристика изоляции как элементарного фактора эволюции. Роль изоляции как фактора, усиливающего генетические различия популяции.

29 Типы изоляции (пространственная, биологическая), их характеристика и значение.

30 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль в эволюции.

31 Взаимодействие мутационного процесса, популяционных волн и изоляции как стохастических факторов эволюции.

32 Естественный отбор - движущая и направляющая сила эволюции:

33 Механизм, объект и сфера действия отбора.

34 Направление и скорость отбора, коэффициент отбора.

35 Основные формы естественного отбора, значение.

36 Место естественного отбора среди других факторов эволюции; направленность действия отбора. Творческая роль естественного отбора.

37 История развития представлений о виде (работы Д. Рея, К. Линнея, Ж. Кювье, Ж. Ламарка, Ч. Дарвина, Н.И. Вавилова и других ученых).

38 Концепции вида. Доказательства реальности вида.

39 Генетико-эволюционное понятие вида как закрытой системы.

40 Критерии вида.

41 Структура вида, целостность вида и механизм ее поддержания.

42 Признаки вида (по К. М. Завадскому).

43 Видообразование - результат микроэволюции:

44 Формы видообразования - аллопатрическое и симпатрическое. Способы и примеры видообразования.

45 Филетическое, дивергентное, гибридогенное видообразование, примеры.

46 Принцип основателя и видообразование.

47 Основные формы филогенеза: дивергенция, конвергенция, параллелизм, филетическая эволюция. Причины и следствия, примеры.

48 Главные направления эволюционного процесса: представления Ж.-Б. Ламарка о направлениях эволюции "по вертикали и горизонтали", Ч. Дарвин о направлениях эволюционного процесса. Теория направленности эволюции А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена.

49 Биологический регресс и вымирание групп, филогенетические реликты.

50 Эволюционный прогресс: понятие и критерии прогрессивного развития (морфологические, экологические и др.), классификация явлений прогресса, их характеристика.

51 Правила эволюции филогенетических групп: необратимость эволюции, прогрессирующая специализация, происхождение от неспециализированных предков, смена фаз адаптациогенеза и др.

52 Эволюция онтогенеза. Соотношение онто- и филогенеза. Биогенетический закон.

53 Значение корреляций (геномные, морфогенетические и эргонтические) и координации для исторического преобразования организмов.

54 Автомотизация - главное направление эволюции онтогенеза. Канализация, эмбрионизация онтогенеза в процессе эволюции.

55 Учение о филэмбриогенезах (А.Н. Северцов). Учение о рекапитуляции и его современное состояние.

56 Принципы преобразования органов и функций. Взаимосвязанность преобразования систем органов в филогенезе.

57 Общие представления о происхождении жизни на Земле.

58 Основные черты и этапы развития органического мира. Эволюция биосферы, важнейшие события и преобразования.

59 Эволюция растений и животных.

60 Антропогенез: биологические и социальные предпосылки эволюции человека, факторы и этапы его эволюции; расы, пути их формирования.

3.2 Критерии оценок по дисциплине

10 баллов (десять):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы, а также по основным вопросам, выходящим за ее пределы;
- точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы;
- безупречное владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- выраженная способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации;
- полное и глубокое усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку, использовать научные достижения других дисциплин;
- творческая самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, активное участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

9 баллов (девять):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы;
- точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы;
- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации в рамках учебной программы;
- полное усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку;
- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях;
- творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

8 баллов (восемь):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем поставленным вопросам в объеме учебной программы;
- использование научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;
- владение инструментарием учебной дисциплины (методами комплексного анализа, техникой информационных технологий), умение его использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- способность самостоятельно решать сложные проблемы в рамках учебной программы;
- усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку с позиций государственной идеологии (по дисциплинам социально-гуманитарного цикла);

- активная самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, систематическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

7 баллов (семь):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы;

- использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), лингвистически и логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;

- усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку;

- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

6 баллов (шесть):

- достаточно полные и систематизированные знания в объеме учебной программы;

- использование необходимой научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;

- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им сравнительную оценку;

- активная самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, периодическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

5 баллов (пять):

- достаточные знания в объеме учебной программы;

- использование научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;

- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им сравнительную оценку;
- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

4 балла (четыре), ЗАЧТЕНО:

- достаточный объем знаний в рамках образовательного стандарта;
- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- использование научной терминологии, стилистическое и логическое изложение ответа на вопросы, умение делать выводы без существенных ошибок;
- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении стандартных (типовых) задач;
- умение под руководством преподавателя решать стандартные (типовые) задачи;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им оценку;
- работа под руководством преподавателя на практических, лабораторных занятиях, допустимый уровень культуры исполнения заданий.

3 балла (три), НЕЗАЧТЕНО:

- недостаточно полный объем знаний в рамках образовательного стандарта;
- знание части основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- использование научной терминологии, изложение ответа на вопросы с существенными лингвистическими и логическими ошибками;
- слабое владение инструментарием учебной дисциплины некомпетентность в решении стандартных (типовых) задач;
- неумение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях изучаемой дисциплины;
- пассивность на практических и лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий.

2 балла (два), НЕЗАЧТЕНО:

- фрагментарные знания в рамках образовательного стандарта;
- знания отдельных литературных источников, рекомендованных учебной программой дисциплины;
- неумение использовать научную терминологию дисциплины, наличие в ответе грубых стилистических и логических ошибок;
- пассивность на практических и лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий.

1 балл - один, НЕЗАЧТЕНО:

- отсутствие знаний и компетенций в рамках образовательного стандарта или отказ от ответа.

3.3 Тестовые задания по дисциплине

Файл прилагается

3.3 Тестовые задания по дисциплине

1 Теория эволюции как наука, её место в системе наук, значение. Методы и доказательства изучения эволюции

1. В переводе с латинского языка на русский слово «эволюция» означает...

1) движение; 2) развертывание; 3) прогресс; 4) вечный двигатель.

2. Термин «эволюция» впервые был использован в биологии...

1) Ч. Дарвином; 2) К. Линнеем; 3) Ш. Бонне; 4) Ж. Бюффеном.

3. Эволюцией называется...

1) историческое необратимое развитие органического мира;
2) индивидуальное развитие организма;
3) сохранение полезных индивидуальных различий или изменение и уничтожение вредных;

4) любое изменение особей.

4. Эволюционная идея формулируется следующим образом...

1) живые существа постепенно стареют;
2) живые существа изменяются от простого к сложному;
3) живые существа не изменяются в процессе эволюции;
4) живыми организмами управляет внутреннее стремление к совершенству.

5. Примером рудиментарного органа является...

1) крыло бабочки; 2) крыло ласточки;
3) нога страуса; 4) крыло новозеландского киви.

6. Рудиментарным органом у человека является...

1) мозжечок; 2) аппендикс; 3) сердце; 4) прямая кишка.

7. Не относится к палеонтологическому ряду лошади...

1) эогиппус; 2) плиогиппус; 3) мул; 4) современная лошадь.

8. Аналогичными органами у растений являются...

1) тычинки и пестик; 2) лист и чашелистик;
3) цветоложе и цветоножка; 3) корень и корневище.

9. Аналогичными органами являются конечности...

1) крота и медведки; 2) утки и крота;
3) крота и собаки; 4) медведки и утки.

10. Гомологичными органами у животных являются...

1) лапа тигра и передняя конечность крота;
2) крылья птицы и бабочки;
3) конечности таракана и лягушки;
4) крылья бабочки и передней конечности летучей мыши.

11. *Филогенетическим признаком у позвоночных животных является...*

- 1) угрожающая окраска; 2) бластула;
- 3) покровительственная окраска; 4) насекомоядность.

12. *Отрасль естествознания, объектом изучения которой являются филогенетические ряды, называется...*

- 1) сравнительной анатомией; 2) сравнительной эмбриологией;
- 3) палеонтологией; 4) антропологией.

13. *Появление у организмов признаков, которые существовали у далеких предков, – это...*

- 1) рудименты; 2) атавизмы;
- 3) переходные формы; 4) аналогичные органы.

14. *Органы, которые не имеют одинакового происхождения, строения, местоположения, но обязательно выполняют сходные функции, называются...*

- 1) рудиментарными; 2) переходными;
- 3) гомологичными; 4) аналогичными.

15. *К характеристике гомологичных органов не относятся...*

- 1) общее происхождение; 2) выполнение неодинаковой функции;
- 3) сходное строение; 4) одинаковое расположение.

16. *Для аналогичных органов характерно...*

- 1) общее происхождение; 2) сходное строение;
- 3) одинаковое местоположение; 4) выполнение сходных функций.

17. *Переходной формой между пресмыкающимися и птицами является...*

- 1) хвостатый летающий ящер; 2) археоптерикс;
- 3) ихтиозавр; 4) стегоцефал.

18. *Гомологичными называются органы...*

- 1) имеющие общий план строения;
- 2) развивающиеся из сходных зачатков;
- 3) выполняющие одинаковые функции;
- 4) выполняющие различные функции.

19. *Палеонтологическим(и) доказательством(-ами) эволюции является(-ются)...*

- 1) островные формы; 2) филогенетические ряды;
- 3) гомологичные органы; 4) соподчинение таксонов.

20. *Биогеографическими доказательствами эволюции являются...*

- 1) переходные формы; 2) филогенетические ряды;
- 3) реликтовые формы; 4) рудиментарные органы.

21. Морфологические доказательства эволюции – это...

- 1) сходства и различия биохимической структуры;
- 2) закон зародышевого сходства;
- 3) рудиментарные органы;
- 4) сходства и различия физиологических процессов и их механизмов.

22. Эмбриологические доказательства эволюции – это...

- 1) гомологичные органы;
- 2) рудиментарные органы;
- 3) сравнительно-анатомические ряды;
- 4) сходства зародышей животных различных классов позвоночных.

23. К систематическим доказательствам эволюции относится (-ятся)...

- 1) скрещиваемость;
- 2) сходства и различия биохимической структуры;
- 3) соподчинение таксонов;
- 4) зародышевое сходство.

24. Генетические доказательства эволюции – это...

- 1) сходства и различия биохимической структуры;
- 2) скрещиваемость;
- 3) зародышевое сходство;
- 4) соподчинение таксонов.

25. Физиолого-биохимические доказательства эволюции – это...

- 1) принцип рекапитуляции;
- 2) скрещиваемость;
- 3) сходства и различия биохимической структуры организмов;
- 4) зародышевое сходство.

26. Переходной формой между папоротниковидными и голосеменными являются...

- 1) псилофиты; 2) семенные папоротники;
- 3) саговниковые; 4) мхи.

27. Переходной формой между голосеменными и покрытосеменными являются...

- 1) псилофиты; 2) семенные папоротники;
- 3) саговниковые; 4) мхи.

28. Ядовитые железы змей – это...

- 1) аналог слюнных желез других животных;
- 2) гомолог слюнных желез других животных;
- 3) аналог пищеварительных желез желудка;
- 4) гомолог пищеварительных желез желудка.

29. Жало пчелы – это...

- 1) аналог сосущего хоботка бабочек;
- 2) гомолог слюнных желез;
- 3) гомолог яйцеклада;
- 4) гомолог нижней пары челюстей насекомых.

30. *Сосущий хоботок бабочек – это...*

- 1) гомолог слюнных желез;
- 2) гомолог нижней пары челюстей других насекомых;
- 3) гомолог яйцеклада;
- 4) аналог нижней пары челюстей других насекомых.

31. *Характеристиками аналогичных органов являются...*

- 1) разное происхождение, строение и выполнение различных функций;
- 2) одинаковое происхождение, разное строение и выполнение различных функций;
- 3) разное происхождение, разное строение и выполнение различных функций;
- 4) разное происхождение, сходное внешнее строение и выполнение сходных функций.

32. *Гомологичные органы – это...*

- 1) жабры рака и рыбы; 2) крыло бабочки и птицы;
- 3) лапа собаки и крыло птицы; 4) глаза человека и паука.

33. *Для гомологичных органов характерно...*

- 1) одинаковое происхождение, одинаковые функции, сходный план строения;
- 2) одинаковое происхождение, сходные или разные функции, сходный план строения;
- 3) различное происхождение, одинаковые функции, разное строение;
- 4) различное происхождение, разные функции, разное строение.

34. *Характеристикой атавизмов является то, что они...*

- 1) находятся в стадии прогрессивного развития;
- 2) находятся в стадии обратного развития;
- 3) являются признаками, свойственными далеким предкам;
- 4) являются признаками, которые утратили свое первоначальное значение.

35. *Атавизмом у человека является...*

- 1) третье веко; 2) червеобразный отросток аппендикс;
- 3) хвост; 4) верхняя конечность.

36. *Атавизмом у человека является...*

- 1) зубы мудрости; 2) сплошной густой волосяной покров;

3) червеобразный отросток; 4) третье веко.

37. Рудиментом у человека является(-ются)...

1) хвост; 2) густой волосяной покров на всей поверхности тела;

3) зубы мудрости; 4) дополнительные соски.

38. Рудиментом у человека является...

1) червеобразный отросток аппендикс; 2) нижняя конечность;

3) сплошной густой волосяной покров; 4) верхняя конечность.

39. Эмбриология изучает...

1) закономерности распределения живых организмов на Земле;

2) зародышевое развитие организмов;

3) ископаемые останки организмов;

4) общность и различие в строении организмов.

40. Систематика изучает...

1) закономерности распределения живых организмов на Земле;

2) ископаемые останки организмов;

3) возможность объединения растений и животных в систематические группы;

4) общность и различия в строении организмов.

41. Сравнительная анатомия изучает...

1) закономерности распределения живых организмов на Земле;

2) ископаемые останки организмов;

3) возможность объединения растений и животных в систематические группы;

4) общность и различия в строении организмов.

42. Палеонтология изучает...

1) закономерности распределения живых организмов на Земле;

2) ископаемые останки организмов;

3) возможность объединения растений и животных в систематические группы;

4) общность и различия в строении организмов.

43. Биogeография изучает...

1) закономерности распространения живых организмов на Земле;

2) ископаемые останки организмов;

3) возможность объединения растений и животных в систематические группы;

4) общность и различия в строении организмов.

44. К палеонтологическим доказательствам эволюции относят...

1) реликтовые формы; 2) гомологичные органы;

3) переходные формы; 4) дрейф генов.

45. Биogeографическими доказательствами эволюции являются...

- 1) переходные формы;
- 2) гомологичные органы;
- 3) распространение животного и растительного мира на Земле;
- 4) филогенетические ряды.

46. Сравнительно-анатомическими доказательствами эволюции являются...

- 1) филогенетические ряды; 2) атавизмы и рудименты;
- 3) ископаемые переходные формы; 4) реликтовые формы.

47. Существование переходных форм доказал...

- 1) Ж. Б. Ламарк; 2) К. Линней; 3) Г. Лейбниц; 4) Ж. Бюффон.

48. Сходство близких форм живых организмов происхождением от общего предка объяснил...

- 1) Ж. Б. Ламарк; 2) Г. Лейбниц; 3) Ж. Бюффон; 4) Ж. Кювье.

49. Ископаемые формы, последовательно связанные друг с другом, называются...

- 1) переходными формами; 2) филогенетическими рядами;
- 3) реликтивными формами; 4) ископаемыми формами.

50. Формы, сочетающие в себе признаки более древних и более молодых групп, называются...

- 1) переходными; 2) ископаемыми;
- 3) реликтивными; 4) островными.

51. Роль реликтовых форм в доказательстве эволюции состоит в возможности...

- 1) проведения послойного анализа отложений;
- 2) выявления изначальных границ и изначальных условий существования;
- 3) выявления изначальных черт организации;
- 4) восстановления вида предковых форм.

52. Органы, развивающиеся из сходных зачатков и находящиеся в сходных взаимоотношениях с окружающими органами и тканями, называются...

- 1) аналогичными; 2) рудиментарными;
- 3) гомологичными; 4) переходными.

53. Роль рудиментарных органов в доказательстве эволюции состоит в том, что они...

- 1) позволяют провести послойный анализ отложений;
- 2) отражают ход микро- и макроэволюции внутри таксонов;
- 3) позволяют восстановить вид предковых форм;
- 4) позволяют выявить родственные формы на основании сходного анатомического строения.

54. *Роль сравнительно-анатомических рядов в доказательстве эволюции состоит в том, что они...*

- 1) позволяют провести послойный анализ отложений;
- 2) отражают ход микро- и макроэволюции внутри таксонов;
- 3) позволяют восстановить вид предковых форм;
- 4) позволяют выявить родственные формы на основании сходного анатомического строения.

55. *Передние конечности наземных позвоночных животных являются примером...*

- 1) аналогичных органов; 2) гомологичных органов;
- 3) рудиментарных органов; 4) атавизмов.

56. *Видоизмененные листья (усики гороха, колючки кактуса и барбариса – это пример...*

- 1) аналогичных органов; 2) гомологичных органов;
- 3) рудиментарных органов; 4) атавизмов.

57. *Бивни моржа и слона – это...*

- 1) гомологичные органы; 2) рудиментарные органы;
- 3) аналогичные органы; 4) атавизмы.

58. *Колючки кактусов и иглы барбариса – это...*

- 1) гомологичные органы; 2) рудиментарные органы;
- 3) аналогичные органы; 4) атавизмы.

59. *Примером рудиментарных органов у змей является(-ются)...*

- 1) кожная мускулатура; 2) третье веко;
- 3) конечности; 4) осевой скелет.

60. *Примером атавизма у человека является...*

- 1) многососковость; 2) кожная мускулатура;
- 3) слюнная железа; 4) слезная железа.

61. *Атавизмы – это...*

- 1) частные приспособительные изменения, полученные в данной среде обитания и возникающие без изменения общего уровня организации;

- 2) приспособительные изменения общего значения, повышающие уровень организации и жизнеспособность особей популяций вида;

- 3) приспособительные изменения организмов, приобретаемые путем понижения уровня общей организации;

- 4) явление возврата к признакам предков.

62. *Филогенетический ряд лошадей служит доказательством...*

- 1) направленности эволюционного процесса;
- 2) завершенности эволюции;
- 3) борьбы за существование;
- 4) преемственности в эволюции видов.

63. Из перечисленных пар признаков гомологичными являются...

- 1) крылья бабочки и летучей мыши;
- 2) прилистники гороха и белой акации;
- 3) колючки барбариса и белой акации;
- 4) зубы у муравьедов и ядовитых змей.

64. Копчик у человека является...

- 1) атавизмом;
- 2) рудиментом;
- 3) органом, гомологичным хвосту млекопитающих;
- 4) ароморфозом.

65. Рудименты – это...

- 1) явление возврата к признакам предков;
- 2) органы, сходные между собой по строению, происхождению, но выполняющие разные функции;
- 3) органы, выполняющие одинаковые функции, но имеющие разное строение и происхождение;
- 4) недоразвитые органы, в ходе эволюции утратившие свое биологическое значение.

66. Ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза, называются...

- 1) переходными формами;
- 2) эволюционными цепочками;
- 3) палеонтологическими рядами;
- 4) морфологическими рядами.

67. Генетическая изоляция наблюдается в тех случаях, когда...

- 1) половое созревание у потенциальных партнеров по спариванию наступает не одновременно;
- 2) скрещивающиеся пары имеют существенные генетические различия;
- 3) особи одной популяции имеют разное местообитание в пределах одной и той же территории;
- 4) скрещиванию особей препятствует несоответствие в строении копулятивных аппаратов.

68. Дрейф генов – это...

- 1) обмен генами между популяциями одного вида в результате миграции отдельных особей из популяции в популяцию;
- 2) случайное изменение концентраций аллелей в популяции;
- 3) возникновение любых барьеров, ограничивающих свободное скрещивание;
- 4) перемещение особей из популяции в популяцию.

69. Дрейф генов...

- 1) предсказуем;
- 2) направлен;
- 3) не направлен;
- 4) не случаен.

70. Поток генов – это...

- 1) случайное изменение концентраций аллелей в популяции;
- 2) обмен генами между популяциями одного вида в результате миграции отдельных особей из популяции в популяцию;
- 3) совокупность генов организмов данной популяции;
- 4) новое сочетание генов в генотипе.

71. *Кости конечностей земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих являются примером...*

- 1) аналогичных органов; 2) рудиментов;
- 3) гомологичных органов; 4) атавизмов.

72. *Колючки барбариса и боярышника являются примером...*

- 1) аналогичных органов; 2) гомологичных органов;
- 3) рудиментов; 4) атавизмов.

73. *Корневища папоротника, ландыша, клубни картофеля являются примером...*

- 1) аналогичных органов; 2) гомологичных органов;
- 3) атавизмов; 4) рудиментов.

74. *Грифельные косточки у лошади являются примером...*

- 1) гомологичных органов; 2) аналогичных органов;
- 3) атавизмов; 4) рудиментов.

75. *Перепонки на лапах у горных гусей являются примером...*

- 1) гомологичных органов; 2) аналогичных органов;
- 3) атавизмов; 4) рудиментов.

76. *Морфологическими доказательствами эволюции органического мира служат...*

- 1) гомологичные органы; 2) аналогичные органы;
- 3) атавизмы; 4) рудименты.

77. *Присоски плюща (видоизмененные воздушные корни) и усики циссуса (видоизмененные листья) выполняют функцию опоры. Они являются примером...*

- 1) атавизмов; 2) гомологичных органов;
- 3) рудиментов; 4) аналогичных органов.

78. *Явление «возврата» к признакам предков – это...*

- 1) атавизм; 2) рудимент; 3) гомология; 4) каннибализм.

2 История развития эволюционных идей

79. *В переводе с латинского языка на русский слово «креационизм» означает...*

- 1) движение; 2) разворачивание; 3) вечность; 4) творение.

80. В переводе с латинского языка на русский слово «трансформизм» означает...

1) творение; 2) развертывание; 3) преобразование; 4) движение.

81. Первая целостная концепция развития органического мира принадлежит...

1) Ж. Кювье; 2) Ч. Дарвину; 3) Ж. Б. Ламарку; 4) К. Линнею.

82. Заключение, что Земля и вся Солнечная система – это нечто, возникшее во времени и постоянно изменяющееся, сделал...

1) Ч. Лайель; 2) И. Берцелиус; 3) Э. Кант; 4) Ф. Велер.

83. То, что образование органических веществ возможно без участия некой «жизненной силы» доказал...

1) Ч. Лайель; 2) И. Берцелиус; 3) Ф. Велер; 4) К. Тимирязев.

84. На примере изучения процесса фотосинтеза у зелёных растений ... доказал, что закон превращения энергии применим к живым организмам.

1) Ч. Лайель; 2) К. Тимирязев; 3) Ф. Велер; 4) И. Берцелиус.

85. Создателем клеточной теории считают...

1) К. Бэра; 2) К. Тимирязева; 3) Т. Шванна; 4) Х. Пандера.

86. Сходство зародышей позвоночных на ранних стадиях развития доказал...

1) К. Бэр; 2) К. Тимирязев; 3) Т. Шванн; 4) Х. Пандер.

87. Универсальность закладки зародышевых листков в эмбриогенезе многоклеточных животных доказал...

1) Ч. Дарвин; 2) К. Бэр; 3) Х. Пандер; 4) Т. Шванн.

88. За основу системы органического мира К. Линней принял...

1) особь; 2) сорт; 3) вид; 4) отряд.

89. Бинарную номенклатуру в систематику ввел и использовал...

1) Ж. Кювье; 2) К. Линней; 3) Ж. Б. Ламарк; 4) Ч. Дарвин.

90. Недостатки системы К. Линнея состояли в том, что он...

1) полагал, что изменения среды всегда вызывают у организмов полезные изменения;

2) считал, что причиной прогресса живой природы является внутреннее стремление организмов к совершенствованию своей организации;

3) учитывал при классификации 1–2 признака, не отражающих подлинного родства;

4) полагал, что изменения среды всегда вызывают у организмов полезные изменения, и считал, что причиной прогресса живой природы является внутреннее стремление организмов к совер-

шенствованию своей организации.

91. Недостатки учения Ж. Б. Ламарка состояли в том, что он...

1) полагал, что изменения среды всегда вызывают у организмов полезные изменения;

2) считал, что причиной прогресса живой природы является внутреннее стремление организмов к совершенствованию;

3) учитывал при классификации 1–2 признака, не отражающих подлинного родства;

4) полагал, что изменения среды всегда вызывают у организмов полезные изменения, и считал, что причиной прогресса живой природы является внутреннее стремление организмов к совершенствованию.

92. Ученый, который разделил все растения на 24 класса «по числу тычинок и характеру пестиков в цветках», – это...

1) Ж. Б. Ламарк; 2) К. Линней; 3) Ж. Кювье; 4) Ч. Дарвин.

93. Из приведенных законов эволюции Ж. Б. Ламарк выдвинул закон...

1) прямого приспособления;

2) упражнения и неупражнения органов;

3) наследования благоприобретенных признаков;

4) прямого приспособления, упражнения и неупражнения органов, наследования благоприобретенных признаков.

94. Образование различных модификаций листьев у стрелолиста (по Ж. Б. Ламарку) является результатом действия закона эволюции ...

1) прямого приспособления;

2) упражнения и неупражнения органов;

3) наследования благоприобретенных признаков;

4) прямого приспособления, упражнения и неупражнения органов, наследования благоприобретенных признаков.

95. Образование плавательной перепонки между пальцами у водоплавающих птиц, по Ж. Б. Ламарку, является результатом действия закона...

1) прямого приспособления;

2) упражнения и неупражнения органов;

3) наследования благоприобретенных признаков;

4) прямого приспособления, упражнения и неупражнения органов, наследования благоприобретенных признаков.

96. Основоположником систематики является...

1) Ж. Б. Ламарк; 2) Ч. Дарвин; 3) Аристотель; 4) К. Линней.

97. Ж. Б. Ламарк описал...

- 1) приспособительную изменчивость;
- 2) геометрическую прогрессию размножения;
- 3) формы наследственной изменчивости;
- 4) борьбу за существование.

98. Одним из факторов эволюции, который выделил Ж. Б. Ламарк, является...

- 1) дивергенция;
- 2) геометрическая прогрессия размножения;
- 3) внутреннее стремление организмов к совершенствованию;
- 4) естественный отбор.

99. Мнение об изначальной целесообразности организации отстаивал...

- 1) И. Шмальгаузен;
- 2) Ч. Дарвин;
- 3) К. Линней;
- 4) Ж. Б. Ламарк.

100. Один из законов Ж. Б. Ламарка – это...

- 1) модификационная изменчивость;
- 2) наследственная изменчивость;
- 3) наследование благоприятных признаков;
- 4) естественный отбор.

101. Бинарную номенклатуру для систематизирования живых организмов ввёл и широко использовал в практике...

- 1) Ж. Б. Ламарк;
- 2) Ч. Дарвин;
- 3) К. Линней;
- 4) Р. Вирхов.

102. К. Линней...

- 1) опроверг веру в неограниченную способность видов к изменению;
- 2) был убежденным креационистом;
- 3) провозгласил принцип градации;
- 4) провозгласил идею постоянства видов.

103. Ж. Б. Ламарк...

- 1) был деистом;
- 2) предположил закон наследования благоприятно приобретённых признаков;
- 3) допустил возможность несовершенства видов;
- 4) ввёл бинарную номенклатуру.

104. По Ж. Б. Ламарку, длинная шея появилась у жирафа вследствие...

- 1) естественного отбора;
- 2) упражнения органа в процессе его использования;
- 3) акта творения;
- 4) соотносительной изменчивости.

105. Ж. Б. Ламарк признавал принцип...

- 1) изначальной целесообразности;
- 2) родства между организмами;
- 3) выбора произвольных признаков;

4) внешнего сходства.

106. Один из трудов Ж. Б. Ламарка имеет название...

- 1) «Система природы»;
- 2) «Лестница природы»;
- 3) «Происхождение человека и половой отбор»;
- 4) «Философия зоологии».

107. Один из трудов К. Линнея имеет название...

- 1) «Система природы»;
- 2) «Лестница природы»;
- 3) «Происхождение человека и половой отбор»;
- 4) «Философия зоологии».

108. Первое эволюционное учение предложил...

- 1) К. Линней; 2) Ж. Б. Ламарк; 3) Ч. Дарвин; 4) Ж. Кювье.

109. Труд «Лестница природы» принадлежит...

- 1) Гераклиту Эфесскому; 2) Демокриту;
- 3) Аристотелю; 4) К. Линнею.

110. Преформизм – это учение...

- 1) о завершённой эволюции;
- 2) о предопределённости изменений;
- 3) о едином плане строения всех организмов;
- 4) о направленном развитии мира.

111. Эпигенез – это учение о том, что...

- 1) наш мир – наилучший из миров;
- 2) развитие гетерогенного происходит постепенно из гомогенного, путем новообразования структур;
- 3) при превращении куколки в бабочку и обезьяны в человека действуют одни и те же законы;
- 4) онтогенез особи не зависит от филогенеза предыдущих поколений.

112. Низшим рангом в классификации растений и животных К. Линней был...

- 1) клон; 2) класс; 3) вид; 4) отряд.

113. Классификация К. Линнея...

- 1) отражала историческое родство между группами организмов;
- 2) не отражала исторического родства между группами организмов;
- 3) основывалась на большом количестве определенных признанных признаков;
- 4) естественная, в основе которой лежит принцип родства между организмами.

114. Представление о катастрофах на поверхности Земли в прошлом, уничтожавших живые существа, развил...

1) К. Линней; 2) Ж. Б. Ламарк; 3) Ж. Кювье; 4) Ж. Бюффон.

115. *Существование переходных форм между растениями и животными предсказал...*

1) Ж. Б. Ламарк; 2) К. Линней; 3) Г. Лейбниц; 4) Ж. Кювье.

116. *Учение об изменяемости видов живых организмов и возможности превращения одного вида в другой называется...*

1) идеализмом; 2) креационизмом;
3) трансформизмом; 4) гипотезой панспермии.

117. *Создателем естественной системы животного мира, в основе которой лежит принцип родства между организмами, был...*

1) К. Линней; 2) Ж. Кювье; 3) Ж. Б. Ламарк; 4) Ч. Дарвин.

118. *По теории Т. Мальтуса, средства для существования населения...*

1) возрастают в арифметической прогрессии;
2) возрастают в геометрической прогрессии;
3) не изменяются;
4) постепенно уменьшаются.

119. *Основной причиной эволюции, по Ж. Б. Ламарку, является ...*

1) изменчивость;
2) наследственность;
3) врожденное стремление организмов к усовершенствованию;
4) борьба за существование.

120. *О единстве органического мира свидетельствует...*

1) наличие разных уровней организации живой природы;
2) клеточное строение организмов всех царств живой природы;
3) связь организмов с внешней средой;
4) сходство живой и неживой природы.

121. *Сторонником генетического антидарвинизма был...*

1) К. Тимирязев; 2) Г. де Фриз; 3) Э. Геккель; 4) И. Мечников.

122. *Работа С. С. Четверикова, в которой были заложены основы популяционной генетики и установлена связь генетики с теорией эволюции, имеет название...*

1) «Эволюция. Современный синтез»;
2) «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики»;
3) «Система природы»;
4) «Философия зоологии».

123. *Значение синтетической теории эволюции для дарвинизма заключается...*

1) в развитии представлений о биохимической эволюции;

2) в теоретическом и практическом обосновании дарвинизма на базе эволюционной генетики и экологии;

3) в развитии представлений об этапах формирования жизни на Земле;

4) в формулировке основ генетического антидарвинизма.

124. Термин «синтетическая теория эволюции» был предложен...

1) Т. Гексли; 2) Э. Майром; 3) Дж. Холдейном; 4) Дж. Хаксли.

125. В разработке современной синтетической теории эволюции принимал участие...

1) К. Тимирязев; 2) И. Павлов; 3) С. Четвериков; 4) И. Мечников.

126. Материалом для эволюции, с позиции синтетической теории эволюции, служит(-ат)...

1) особь;

2) мутации;

3) естественный отбор;

4) модификационная изменчивость.

127. Наименьшая эволюционирующая единица, по мнению сторонников синтетической теории эволюции, – это...

1) особь;

2) семья;

3) популяция;

4) вид.

128. Характер эволюции, по мнению сторонников синтетической теории эволюции...

1) конвергентный;

2) дивергентный;

3) скачкообразный;

4) внезапный.

129. Эволюция, по мнению сторонников синтетической теории эволюции, является...

1) предсказуемой;

2) скачкообразной;

3) непредсказуемой;

4) направленной.

3 Ч. Дарвин и дарвинизм

130. Теорию о происхождении видов впервые выдвинул...

1) К. Линней; 2) Ж. Б. Ламарк; 3) Ч. Дарвин; 4) Ж. Кювье.

131. *Предпосылками возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина являются...*

1) интенсивное развитие промышленности, быстрый рост городов, значительный подъем сельского хозяйства, активизация селекционной работы по выведению новых сортов растений и пород животных в Англии в начале XIX в.;

2) успехи систематики животных и растений, биогеографии, палеонтологии, сравнительной анатомии, эмбриологии и других отраслей биологии;

3) достижения химии, геологии, астрономии и других естественных наук, предоставивших огромный фактический материал для доказательства эволюционного процесса;

4) все варианты верны.

132. *Значение теории Ч. Дарвина состоит в том, что он...*

1) ввел естественноисторический метод в изучение природы;

2) установил основные движущие силы эволюции органического мира;

3) раскрыл задачи биологии: находить в природе и объяснять причинно-следственные связи;

4) ввел естественноисторический метод в изучение природы, установил основные движущие силы эволюции органического мира, раскрыл задачи биологии: находить в природе и объяснять причинно-следственные связи.

133. *Схему образования новых видов Ч. Дарвин построил на основе...*

1) полифилии и дивергенции;

2) монофилии и дивергенции;

3) полифилии и конвергенции;

4) монофилии и конвергенции.

134. *Из предков домашних животных до нашего времени сохранились...*

1) тарпан;

2) тур;

3) дикие банкивские куры;

4) динозавр.

135. *Работа Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» была впервые опубликована...*

1) в 1842 г.;

2) в 1837 г.;

3) в 1859 г.;

4) в 1882 г.

136. Свойство всех организмов, которое лежит в основе эволюционного учения Ч. Дарвина, – это способность...

- 1) к направленным мутациям;
- 2) к миграциям;
- 3) к размножению в геометрической прогрессии;
- 4) к размножению в арифметической прогрессии.

137. Наиболее важной формой изменчивости, с точки зрения эволюционных изменений, Ч. Дарвин считал...

- 1) неопределенную;
- 2) модификационную;
- 3) комбинативную;
- 4) соотносительную.

138. В центре учения Ч. Дарвина можно поставить...

- 1) изменчивость;
- 2) естественный отбор;
- 3) наследственность;
- 4) стремление организмов к усовершенствованию.

139. С точки зрения Ч. Дарвина, наиболее важной для эволюционного процесса является...

- 1) межвидовая борьба по типу «хищник – жертва»;
- 2) межвидовая борьба по типу «продуцент – консумент»;
- 3) внутривидовая борьба во всех ее формах;
- 4) внутривидовая борьба в виде прямой и косвенной конкуренции.

140. Основной движущей силой эволюции, по Ч. Дарвину, является...

- 1) внутреннее стремление организмов к прогрессу;
- 2) определенная изменчивость;
- 3) естественный отбор на основе наследственной изменчивости;
- 4) борьба за существование и интенсивность размножения.

141. Домашняя собака произошла...

- 1) от волка;
- 2) от динго;
- 3) от дикой собаки;
- 4) от овчарки.

142. Ч. Дарвин под выражением «борьба за существование» подразумевал...

- 1) межвидовую конкуренцию за ресурсы и интенсивность размножения;
- 2) схватку за пищевые ресурсы, полового партнера и территорию;
- 3) зависимость одного существа от другого, а также включая

не только жизнь одной особи, но и успех её в оставлении потомства;

4) внутри- и межвидовую конкуренцию.

143. Решающий фактор в формировании мировоззрения Ч.

Дарвина о происхождении видов – это...

1) достижения естественных наук в XIX в.;

2) развитие производственных отношений в Англии;

3) достижения сельского хозяйства в Англии;

4) путешествие на корабле «Бигль».

144. Прямым следствием борьбы за существование является...

1) искусственный отбор;

2) соотносительная изменчивость;

3) наследственность;

4) естественный отбор.

145. С появлением теории Ч. Дарвина было опровергнуто положение теории Ж. Б. Ламарка о том, что...

1) живые организмы не приспосабливаются к среде обитания;

2) благоприобретенные признаки наследуются;

3) живые организмы не изменчивы;

4) иногда трудно отличить один вид от другого по морфологии.

146. Учение о «свободной конкуренции» разработал...

1) Ч. Дарвин;

2) А. Смит;

3) Т. Мальтус;

4) Ф. Велер.

147. Создателем теории народонаселения является...

1) Ч. Дарвин;

2) А. Смит;

3) Т. Мальтус;

4) Ф. Велер.

148. По теории Т. Мальтуса численность населения...

1) возрастает в арифметической прогрессии;

2) возрастает в геометрической прогрессии;

3) не изменяется;

4) постепенно уменьшается.

149. Идею об изменяемости поверхности Земли под влиянием климата, воды, вулканических сил и других факторов обосновал...

1) А. Смит;

2) Т. Мальтус;

3) Ч. Лайель;

4) Н. Берцелиус.

150. Все сорта капусты произошли от капусты...

- 1) лиственной;
- 2) савойской;
- 3) дикой;
- 4) кормовой.

151. Все породы голубей произошли от голубя...

- 1) китайского чайкообразного;
- 2) сизого скалистого;
- 3) английского зобастого;
- 4) кипрского.

152. Ч. Дарвин является автором работы...

- 1) «Роль труда в превращении обезьяны в человека»;
- 2) «Философия зоологии»;
- 3) «Система природы»;
- 4) «Происхождение человека и половой отбор».

153. Одной из социально-экономических предпосылок теории Ч. Дарвина является(-ются)...

- 1) учение Ж. Б. Ламарка;
- 2) клеточная теория;
- 3) развитие промышленности и достижения сельского хозяйства в Англии;
- 4) достижения сравнительной эмбриологии.

154. Наиболее полный перечень научных предпосылок теории Ч. Дарвина включает...

- 1) утверждение клеточной теории;
- 2) рост городов, успехи сельского хозяйства в Англии, учение Ж. Кювье;
- 3) утверждение клеточной теории, учение Ж. Кювье, учение Ж. Б. Ламарка, успехи сравнительной эмбриологии и палеонтологии;
- 4) утверждение клеточной теории, развитие промышленности и успехи сельского хозяйства в Англии, достижения палеонтологии и эмбриологии.

155. Правильный перечень результатов эволюции по Ч. Дарвину включает...

- 1) конвергенцию признаков, многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания;
- 2) многообразие видов, приспособленность организмов к среде обитания, повышение уровня организации живых существ;
- 3) дивергенцию признаков, повышение уровня организации живых существ, изменчивость;
- 4) дивергенцию признаков, наследственность, многообразие видов.

156. *Значение теории Ч. Дарвина для естествознания заключается...*

- 1) в создании биогенетического закона;
- 2) в создании первого эволюционного учения;
- 3) в установлении движущих сил эволюции;
- 4) в объяснении происхождения жизни на Земле.

157. *Главными причинами борьбы за существование, по Ч. Дарвину, являются...*

- 1) появление летальных мутаций, изменение условий среды, медленное размножение живых существ;
- 2) изменение условий среды, быстрое размножение живых существ, недостаток кормовых ресурсов;
- 3) медленное размножение живых существ, постоянство условий среды, недостаток кормовых ресурсов;
- 4) быстрое размножение живых существ, избыток кормовых ресурсов, появление летальных мутаций.

158. *Движущие силы эволюции, по Ч. Дарвину, – это...*

- 1) естественный отбор, наследственность;
- 2) естественный отбор, наследственность, изменчивость;
- 3) борьба за существование, наследственность, изменчивость;
- 4) наследственность, изменчивость.

159. *Формы изменчивости, открытые Ч. Дарвином, – это...*

- 1) модификационная, определенная, неопределенная;
- 2) мутационная, модификационная;
- 3) индивидуальная, групповая, мутационная;
- 4) определенная, неопределенная, коррелятивная.

160. *Основными результатами эволюции, по Ч. Дарвину, являются...*

- 1) многообразие видов живых организмов, совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания;
- 2) одновременное существование форм, различающихся по уровню организации;
- 3) многообразие видов живых организмов, совершенствование приспособленности организмов к условиям обитания, одновременное существование форм, различающихся по уровню организации;
- 4) наличие переходных ископаемых форм, многообразие видов, борьба за существование.

161. *Ч. Дарвин создал первую логически непротиворечивую...*

- 1) теорию эмбриогенеза;
- 2) эволюционную теорию;
- 3) клеточную теорию;

4) гипотезу происхождения жизни на Земле.

162. Основное препятствие на пути дарвинизма – это...

- 1) неполнота палеонтологической летописи;
- 2) отсутствие знаний о механизмах наследственности и изменчивости;
- 3) многочисленные нарушения биогенетического закона Мюллера-Геккеля;
- 4) искусственная система живых форм К. Линнея.

163. Ученый, который в одной из своих работ назвал эволюционную теорию Ч. Дарвина дарвинизмом, после чего это название нового направления прочно укрепилось в науке, – это...

- 1) Э. Геккель;
- 2) А. Уоллес;
- 3) Т. Гексли;
- 4) К. Тимирязев.

164. То, что число рулевых перьев у павлиньих голубей колеблется от 14 до 42, является примером ... изменчивости.

- 1) определенной;
- 2) неопределенной;
- 3) соотносительной;
- 4) нет правильного ответа.

165. То, что у голубей с оперенными ногами имеются перепонки между пальцами, является примером ... формы изменчивости.

- 1) определенной;
- 2) неопределенной;
- 3) соотносительной;
- 4) нет правильного ответа.

166. Уменьшение роста у лошадей, выращенных в горах на однообразной, бедной пище, является примером ... изменчивости.

- 1) соотносительной;
- 2) определенной;
- 3) индивидуальной;
- 4) комбинативной.

167. Наличие у одного сорта растений экземпляров с разной окраской цветков является примером ... изменчивости.

- 1) соотносительной;
- 2) определенной;
- 3) индивидуальной;
- 4) модификационной.

168. Учение об искусственном отборе является теоретической основой...

- 1) биогеографии;
- 2) систематики;
- 3) селекции;
- 4) экологии.

169. Соперничество между самцами одной популяции из-за самки является примером...

- 1) межвидовой борьбы за существование;
- 2) внутривидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) межвидовой, внутривидовой борьбы за существование, борьбы с неблагоприятными условиями среды.

170. *Состязание за добычу между хищниками одной популяции является примером...*

- 1) межвидовой борьбы за существование;
- 2) внутривидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) межвидовой, внутривидовой борьбы за существование, борьбы с неблагоприятными условиями среды.

171. *Внутривидовая борьба за существование носит наиболее острый характер, так как...*

- 1) особи одного вида вступают в симбиотические взаимоотношения;
- 2) особи одного вида скрещиваются и дают плодовитое потомство;
- 3) особи одного вида нуждаются в сходных условиях;
- 4) между особями одного вида существуют генетические связи.

172. *Критерием искусственного отбора является полезность признака...*

- 1) для вида; 2) для популяции; 3) для биосферы; 4) для человека.

4 Микроэволюция

173. *Микроэволюция – это процесс...*

- 1) надвидовых преобразований;
- 2) внутривидовых преобразований;
- 3) приводящий к образованию крупных систематических групп;
- 4) приводящий к приобретению разными видами биологических отличий.

174. *Основным движущим фактором эволюции является...*

- 1) борьба за существование; 2) наследственность;
- 3) естественный отбор; 4) изменчивость.

175. *Функция естественного отбора, по мнению Г. де Фриза, заключается в том, что он...*

- 1) является основным или даже единственным движущим фактором эволюции;
- 2) создает приспособительные особенности;
- 3) является лишь «механическим ситом», группирующим готовые

различия, имеющиеся в наследственной природе организма;

4) не играет абсолютно никакой роли в процессе эволюции.

176. Образование новых видов, по Дж. Лотси, объясняется...

1) перекombинацией генов;

2) внезапным появлением крупных мутаций;

3) изменением климатических факторов внешней среды;

4) изменением географических условий.

177. Образование новых видов, по Г. де Фризу, объясняется...

1) перекombинацией генов;

2) внезапным появлением крупных мутаций;

3) изменением климатических факторов внешней среды;

4) изменением географических условий;

178. Наследственность – это...

1) относительная целесообразность строения и функций организма, явившаяся результатом естественного отбора, устраняющего особей, не приспособленных к данным условиям существования;

2) способность организмов передавать следующему поколению свои признаки и свойства, т. е. воспроизводить себе подобных;

3) способность организмов изменять свои признаки и свойства;

4) приспособительное свойство вида, выработанное отбором, носит относительный характер, так как полезно лишь в тех условиях среды, в которых вид длительное время существует.

179. Изменчивость – это...

1) относительная целесообразность строения и функций организма, явившаяся результатом естественного отбора, устраняющего особей, не приспособленных в данных условиях существования;

2) способность организмов передавать следующему поколению свои признаки и свойства, т. е. воспроизводить себе подобных;

3) способность организмов изменять свои признаки и свойства;

4) приспособительное свойство вида, выработанное отбором, носит относительный характер, так как полезно лишь в тех условиях среды, в которых вид длительное время существует.

180. Борьба за существование – это...

1) сближение признаков в пределах разных систематических групп живых организмов, возникшее при воздействии относительно одинаковых условий существования;

2) эволюционные процессы, протекающие внутри вида и ведущие к образованию новых видов, которые происходят на основе

наследственной изменчивости под контролем естественного отбора;

3) эволюционный процесс образования из видов, возникших в результате микроэволюции, новых родов, из родов – новых семейств и т. д.;

4) любые взаимоотношения особей с окружающими абиотическими и биотическими условиями.

181. Микроэволюция – это...

1) сближение признаков в пределах разных систематических групп живых организмов, возникшее при воздействии относительно одинаковых условий существования;

2) эволюционные процессы, протекающие внутри вида и ведущие к образованию новых видов, которые происходят на основе наследственной изменчивости под контролем естественного отбора;

3) эволюционный процесс образования из видов, возникших в результате микроэволюции, новых родов, из родов – новых семейств и т. д.;

4) отношения организмов с условиями среды и другими живыми особями.

182. Основной причиной борьбы за существование является...

1) наследственность;

2) возможность беспредельного размножения;

3) изменчивость;

4) нехватка пищевых ресурсов.

183. Изоляция способствует...

1) гетерозиготности отдельных видов;

2) усилению генетических различий между группами особей;

3) расселению популяций;

4) сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.

184. Популяция – это...

1) группа особей, обитающих совместно в сходных условиях;

2) группа особей, свободно скрещивающихся между собой;

3) самовоспроизводящаяся группировка особей одного вида, образующая эволюционно-устойчивую эколого-генетическую систему;

4) совокупность особей, похожих по внешним признакам.

185. Соотношение между рождаемостью и гибелью особей в популяции служит причиной...

1) полового отбора;

2) биологического прогресса;

3) колебаний численности;

4) дрейфа генов.

186. «При соблюдении ряда условий частота гомо- и гетерозигот в популяции остается неизменной». Так формулируется закон...

- 1) Э. Майра;
- 2) Харди – Вайнберга;
- 3) С. Четверикова;
- 4) И. Шмальгаузена.

187. Примером идиоадаптации является...

- 1) появление многоклеточности;
- 2) появление фотосинтеза;
- 3) преобразование конечностей у насекомых;
- 4) появление цветка.

188. Примером мутационной изменчивости является...

- 1) появление розовых цветков при скрещивании белоцветковой и красноцветковой примул;
- 2) то, что длинноногие животные имеют длинную шею;
- 3) появление полиплоидных форм в популяции растений приводит к их репродуктивной изоляции и образованию новых видов;
- 4) то, что белокочанная капуста в условиях жаркого климата не образует кочана.

189. Мутационная изменчивость отличается от модификационной тем, что она...

- 1) адекватна среде обитания;
- 2) наследуется;
- 3) не наследуется;
- 4) проявляется одинаково у всех особей.

190. Модификационная изменчивость, в отличие от мутационной,...

- 1) неадекватна среде обитания;
- 2) носит приспособительный характер;
- 3) носит индивидуальный характер;
- 4) передается по наследству.

191. Мутационная изменчивость, в отличие от модификационной,...

- 1) играет большую роль в эволюции, обеспечивая появление новых признаков;
- 2) обеспечивает приспособленность организмов к изменениям среды обитания;
- 3) не играет роли в эволюции, так как не наследуется;
- 4) возникает за счет комбинации генов родителей в генотипе.

192. К элементарным эволюционным факторам относятся...

- 1) борьба за существование и влияние экологических факторов;

- 2) мутационный процесс, борьба за существование, изоляция;
- 3) борьба за существование и популяционные волны;
- 4) мутационный процесс, популяционные волны, изоляция.

193. Мутационный процесс...

- 1) является элементарным фактором эволюции;
- 2) обеспечивает возможность полиплоидии;
- 3) обеспечивает возможность самооплодотворения;
- 4) обеспечивает возможность партеногенеза.

194. Значение популяционных волн заключается в том, что они...

- 1) дают возможность сохраниться носителям всех мутаций;
- 2) уничтожают носителей вредных мутаций;
- 3) обеспечивают возможность резкого увеличения частоты редкого аллеля в популяции за короткое время;
- 4) обеспечивают возможность хромосомных перестроек.

195. Значение популяционных волн в эволюции заключаются в том, что они...

- 1) способствуют случайному изменению концентраций аллелей в популяции;
- 2) увеличивают разнообразие особей в популяции;
- 3) способствуют повышению генетического разнообразия в популяции;
- 4) способствуют увеличению числа популяций.

196. Значение изоляции заключается в том, что она...

- 1) предохраняет популяцию от вредного воздействия внутренних факторов;
- 2) значительно повышает частоту редких аллелей;
- 3) увеличивает разнообразие особей в популяции;
- 4) уничтожает носителей вредных мутаций.

197. Генетико-автоматические процессы – это...

- 1) повышение адаптивной ценности отдельных генотипов;
- 2) эволюционные процессы, связанные с самоопылением и самооплодотворением;
- 3) случайные колебания частот аллелей в малых и сверхмалых популяциях;
- 4) хромосомные перестройки.

198. Дрейф генов будет иметь наибольшее значение в популяции...

- 1) насекомые-вредители в лесу;
- 2) насекомые-вредители в саду;
- 3) насекомые-вредители в поле;
- 4) насекомые-вредители в саду, обработанном инсектицидами.

199. *Наиболее важной из форм межвидовой изоляции является...*

- 1) докопуляционная, препятствующая спариванию;
- 2) послекопуляционная;
- 3) анатомо-морфологическая;
- 4) морфофизиологическая.

200. *Совокупность свободно скрещивающихся особей одного вида, относительно изолированная от других таких же совокупностей, — это...*

- 1) клон; 2) сорт; 3) вид; 4) популяция.

201. *Популяция культурных растений называется...*

- 1) породой; 2) сортом; 3) видом; 4) клоном.

202. *Популяция домашних животных называется...*

- 1) породой; 2) сортом; 3) видом; 4) клоном.

203. *Скорость микроэволюционного процесса находится в прямой зависимости...*

- 1) от размеров популяций;
- 2) от динамики численности популяций;
- 3) от резерва накопленных изменений в популяции;
- 4) все ответы верны.

204. *Требования к единице эволюционного процесса заключаются в том, чтобы...*

- 1) быть неделимой и выступать как единое целое во времени и пространстве;
- 2) реально существовать в природе и обладать численностью, достаточной для продолжения рода в конкретных условиях;
- 3) быть относительно обособленной и иметь определенную самостоятельность в пространстве;
- 4) быть неделимой и выступать как единое целое во времени и пространстве, реально существовать в природе и обладать численностью, достаточной для продолжения рода в конкретных условиях, быть относительно обособленной и иметь определенную самостоятельность в пространстве.

205. *Популяционные волны возникают в связи...*

- 1) с сезонными изменениями;
- 2) с обеспеченностью пищей;
- 3) со стихийными бедствиями;
- 4) с сезонными изменениями, обеспеченностью пищей, стихийными бедствиями.

206. *Популяционные волны по-другому называются...*

- 1) рекомбинацией; 2) дрейфом генов;
- 3) волнами жизни; 4) этологическими процессами.

207. *Причиной(-ами) популяционных волн являются...*

- 1) периодические колебания уровня какого-либо фактора среды, в том числе сезонные изменения;
- 2) непериодические изменения условий существования;
- 3) заселение новых территорий;
- 4) периодические колебания уровня какого-либо фактора среды, в том числе сезонные изменения, непериодические изменения условий существования, заселение новых территорий.

208. *Резкая вспышка численности завезенных в Австралию кроликов обусловлена...*

- 1) периодическими колебаниями уровня какого-либо фактора среды;
- 2) непериодическими изменениями условий существования;
- 3) заселением новых территорий, отсутствием врагов, конкурентов, хорошей кормовой базой;
- 4) периодическими колебаниями уровня какого-либо фактора среды, в том числе сезонными изменениями, непериодическими изменениями условий существования, заселением новых территорий.

209. *Массовое размножение грызунов связано...*

- 1) с сезонными изменениями;
- 2) с обеспеченностью пищей;
- 3) с стихийными бедствиями;
- 4) с сезонными изменениями, обеспеченностью пищей, стихийными бедствиями.

210. *Формой внутривидовой борьбы за существование является...*

- 1) комменсализм; 2) конкуренция;
- 3) хищничество; 4) паразитизм.

211. *Основной причиной борьбы за существование является...*

- 1) возможность беспредельного размножения;
- 2) наследственная изменчивость;
- 3) ограниченность территории и пищи;
- 4) соотносительная изменчивость.

212. *Естественный отбор, приводящий к разделению вида на два различных подвида, называется...*

- 1) стабилизирующим; 2) дестабилизирующим;
- 3) дизруптивным; 4) половым.

213. *Тот факт, что у травяных лягушек низкие температуры вызывают темную окраску, но интенсивность ее у разных особей*

различна, является примером ... изменчивости.

- 1) комбинативной; 2) модификационной (определенной);
- 3) соотносительной (коррелятивной); 4) мутационной.

214. *Тот факт, что у гороха с пурпурными цветками всегда такого же оттенка черешки и жилки листьев, является примером ...*

- 1) комбинативной изменчивости;
- 2) модификационной (определенной) изменчивости;
- 3) соотносительной (коррелятивной) изменчивости;
- 4) мутационной изменчивости.

215. *Тот факт, что у болотных птиц длинные конечности и шея всегда сопровождаются длинным клювом и языком, является примером ... изменчивости.*

- 1) мутационной; 2) модификационной (относительной);
- 3) комбинативной; 4) соотносительной (коррелятивной).

216. *То, что некоторые рыбы питаются молодью своего вида, является примером ... формы борьбы за существование.*

- 1) межвидовой; 2) внутривидовой;
- 3) с неблагоприятными условиями среды; 4) все ответы верны.

217. *Факт, что синицы иногда затаптывают в подстилку своих птенцов, является примером борьбы за существование...*

- 1) с неблагоприятными условиями среды; 2) межвидовой;
- 3) внутривидовой; 4) все варианты верны.

218. *Межвидовая борьба за существование проявляется в том, что...*

- 1) особи двух видов, живущие в одинаковых экологических условиях, конкурируют за условия существования;
- 2) особи одного вида физически уничтожают особей другого вида;
- 3) один вид без ущерба и пользы для себя способствует процветанию другого вида или два вида взаимно поддерживают друг друга;
- 4) особи двух видов, живущие в одинаковых экологических условиях, конкурируют за условия существования, особи одного вида физически уничтожают особей другого вида, один вид без ущерба и пользы для себя способствует процветанию другого вида или два вида взаимно поддерживают друг друга.

219. *Пример(-ы) межвидовой борьбы за существование...*

- 1) в посевах культурных растений сорняки отнимают влагу и питательные вещества;
- 2) хищники пожирают свою жертву;
- 3) многие животные на своей шерсти распространяют плоды;

4) в посевах культурных растений сорняки отнимают влагу и питательные вещества, хищники пожирают свою жертву, многие животные на своей шерсти распространяют плоды.

220. Тот факт, что на обдуваемых ветром островах растения стелются по земле, является примером ... борьбы за существование.

- 1) внутривидовой;
- 2) межвидовой;
- 3) классовой;
- 4) нет правильного ответа.

221. Факт, что в Плимутской бухте (Англия) вследствие постоянного засорения воды органическими остатками вместо прежней популяции краба возникла новая, способная существовать в таких условиях, является примером действия естественного отбора...

- 1) дизруптивного; 2) стабилизирующего;
- 3) движущего; 4) нет правильного ответа.

222. Элементарными эволюционными факторами, под действием которых генофонд популяции изменяется, являются...

- 1) мутации и комбинации, ведущие к появлению новых генотипов в популяциях;
- 2) популяционные волны;
- 3) географическая или биологическая изоляция популяций;
- 4) мутации и комбинации, популяционные волны, географическая или биологическая изоляция популяций.

223. Угнетение культурных растений сорными объясняется...

- 1) внутривидовой борьбой; 2) межвидовой борьбой;
- 3) борьбой с условиями среды; 4) биологическим прогрессом.

224. Значение модификационной изменчивости для эволюции состоит...

- 1) в приспособлении к данным условиям среды, выживании и сохранении потомства;
- 2) в том, что она является материалом для естественного и искусственного отбора;
- 3) в распространении в популяции новых наследственных изменений, которые служат материалом для отбора;
- 4) в постоянстве взаимосвязанных признаков, целостности организма, как системы.

225. Значение соотносительной (коррелятивной) изменчивости для эволюции состоит в том, что это...

- 1) приспособление к данным условиям среды, выживание и сохранение потомства;
- 2) материал для естественного и искусственного отбора;
- 3) распространение в популяции новых наследственных изменений, которые служат материалом для отбора;
- 4) постоянство взаимосвязанных признаков, целостности организма как системы.

226. *Значение мутационной изменчивости для эволюции в том, что она...*

- 1) является приспособлением к данным условиям среды, выживанию и сохранению потомства;
- 2) является материалом для естественного и искусственного отбора;
- 3) способствует распространению в популяции новых наследственных изменений, которые служат материалом для отбора;
- 4) обеспечивает постоянство взаимосвязанных признаков, целостность организма как системы.

227. *У столовых сортов свеклы согласованно изменяется окраска корнеплода, черенков и жилок листа. Это пример ... изменчивости.*

- 1) фенотипической; 2) мутационной;
- 3) комбинативной; 4) коррелятивной.

228. *При скрещивании белого и серого кроликов может появиться черное потомство. Это пример ... изменчивости.*

- 1) фенотипической; 2) мутационной;
- 3) комбинативной; 4) коррелятивной.

229. *Белокочанная капуста в условиях жаркого климата не образует кочана. Это пример ... изменчивости.*

- 1) фенотипической; 2) мутационной;
- 3) комбинативной; 4) коррелятивной.

230. *Длинноногие животные имеют длинную шею. Это пример ... изменчивости.*

- 1) фенотипической; 2) мутационной;
- 3) комбинативной; 4) коррелятивной.

231. *Результатом внутривидовой борьбы за существование является...*

- 1) сохранение популяции и вида за счет гибели слабых особей;
- 2) использование одного вида другими в качестве пищи;
- 3) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей;
- 4) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения

генофонда.

232. *Результатом межвидовой борьбы за существование является...*

- 1) сохранение популяции и вида за счет гибели слабых особей;
- 2) использование одного вида другими в качестве пищи;
- 3) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей;
- 4) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения генофонда.

233. *Результатом борьбы с неблагоприятными условиями среды является...*

- 1) сохранение популяции и вида за счет гибели слабых особей;
- 2) использование одного вида другими в качестве пищи;
- 3) выживание в крайних или изменившихся условиях наиболее приспособленных особей;
- 4) сохранение жизни слабым особям в популяции для обогащения генофонда.

234. *Состязание между хищниками одной популяции за добычу является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) биологического прогресса.

235. *Внутривидовой каннибализм (уничтожение молодняка при избыточной численности популяции) является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) биологического прогресса.

236. *Борьба за главенство в стае является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) биологического прогресса.

237. *Вытеснение жалоносной европейской пчелой в Австралии местной австралийской является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) биологического прогресса.

238. *Процесс поедания хищниками жертв является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) биологического прогресса.

239. *Борьба за пищу между серой и черной крысами является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) идиоадаптации.

240. *Впадение в спячку бурого медведя является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) идиоадаптации.

241. *Процесс изменения животными окраски и густоты шерсти в зимний период является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) идиоадаптации.

242. *Растения питаются за счет растения-хозяина. Это является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) ароморфоза.

243. *Редукция листьев и образование длинных корней у растений пустыни является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) ароморфоза.

244. *Ловля насекомых некоторыми растениями с целью восполнения недостатка азота является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) ароморфоза.

245. *Обильное спорообразование у грибов-паразитов является*

примером...

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) ароморфоза.

246. *Огромная семенная продуктивность и способность к вегетативному размножению у истребляемых видов растений (сорняки) является примером...*

- 1) внутривидовой борьбы за существование;
- 2) межвидовой борьбы за существование;
- 3) борьбы с неблагоприятными условиями среды;
- 4) ароморфоза.

247. *Результатом естественного отбора являются...*

- 1) новые штаммы микроорганизмов;
- 2) новые породы животных;
- 3) новые виды;
- 4) новые сорта растений.

248. *Исходным материалом(-ами) для естественного отбора является(-ются)...*

- 1) наследственность;
- 2) условия среды;
- 3) индивидуальные признаки организма;
- 4) человек.

249. *Исходным материалом(-ами) для искусственного отбора является (-ются)...*

- 1) наследственность; 2) условия среды;
- 3) индивидуальные признаки организма; 4) человек.

250. *Отбирающий фактор естественного отбора – это...*

- 1) наследственность; 2) человек;
- 3) борьба за существование; 4) условия среды.

251. *При искусственном отборе особи с благоприятными изменениями...*

- 1) отбираются, бракуются, уничтожаются;
- 2) остаются, накапливаются, передаются по наследству;
- 3) отбираются, становятся производительными;
- 4) уничтожаются в борьбе за существование.

252. *При искусственном отборе особи с неблагоприятными изменениями...*

- 1) отбираются, бракуются, уничтожаются;

- 2) остаются, накапливаются, передаются по наследству;
- 3) отбираются, становятся производительными;
- 4) уничтожаются в борьбе за существование.

253. При естественном отборе особи с благоприятными изменениями...

- 1) отбираются, бракуются, уничтожаются;
- 2) остаются, их признаки передаются по наследству, накапливаются;
- 3) отбираются, становятся производительными;
- 4) уничтожаются в борьбе за существование.

254. При естественном отборе особи с неблагоприятными изменениями...

- 1) отбираются, бракуются, уничтожаются;
- 2) остаются, накапливаются, передаются по наследству;
- 3) отбираются, становятся производительными;
- 4) уничтожаются в борьбе за существование.

255. Искусственный отбор бывает...

- 1) движущим; 2) методическим;
- 3) стабилизирующим; 4) дизруптивным.

256. Естественный отбор бывает...

- 1) движущим; 2) массовым;
- 3) индивидуальным; 4) бессознательным.

257. Искусственный отбор бывает...

- 1) дизруптивным; 2) индивидуальным;
- 3) стабилизирующим; 4) движущим.

258. Естественный отбор бывает...

- 1) методическим; 2) индивидуальным;
- 3) бессознательным; 4) дизруптивным.

259. Одним из первичных результатов межвидовой конкуренции является...

- 1) вытеснение одного вида другим из сообщества;
- 2) появление нового вида;
- 3) возникновение ароморфозов;
- 4) возникновение идиоадаптаций.

260. В засушливых районах в процессе эволюции у растений появились опушенные листья благодаря действию...

- 1) модификационной изменчивости;
- 2) соотносительной изменчивости;
- 3) естественного отбора;
- 4) искусственного отбора.

261. *Творческий характер естественного отбора проявляется...*

- 1) в ослаблении конкуренции между популяциями;
- 2) в обострении конкуренции между особями одного вида;
- 3) в обострении конкуренции между видами;
- 4) в возникновении новых видов.

262. *Роль борьбы за существование состоит...*

- 1) в создании материала для отбора, выражающемся в неоднородности популяции;
- 2) в сохранении особей преимущественно с полезными изменениями;
- 3) в возникновении под влиянием факторов внешней среды наследственных изменений;
- 4) в обострении взаимоотношений между особями.

263. *Волки и лисы – хищники, пищевой рацион у них сходен, следовательно, их взаимоотношения называются...*

- 1) хищничеством;
- 2) внутривидовой борьбой;
- 3) межвидовой борьбой;
- 4) взаимопомощью.

264. *Если среди клумбы с культурными растениями встречаются сорняки, то такие взаимоотношения можно назвать....*

- 1) взаимопомощью;
- 2) паразитизмом;
- 3) внутривидовой борьбой;
- 4) конкуренцией.

265. *Естественный отбор представляет собой...*

- 1) метод селекции;
- 2) движущую силу эволюции;
- 3) результат эволюции;
- 4) направление эволюции.

266. *В результате взаимосвязи «хищник – жертва» наблюдается...*

- 1) резкое снижение численности популяции жертвы;
- 2) вымирание популяции жертвы;
- 3) резкое увеличение численности хищника;
- 4) усиление естественного отбора в обеих популяциях.

267. *К движущим силам эволюции относятся...*

- 1) естественный отбор;
- 2) мутационный процесс и естественный отбор;
- 3) объективные законы развития органического мира;
- 4) мутационный процесс и борьба за существование.

268. *Естественный отбор заключается...*

- 1) в избирательной плодовитости родителей;
- 2) в избирательном воспроизведении генотипов;
- 3) в избирательной смертности потомков;
- 4) в способности к размножению в арифметической прогрессии.

269. *Утверждение, что исходной формой естественного отбора*

является движущий отбор...

- 1) верно; 2) неверно; 3) частично верно;
- 4) исходной формой естественного отбора является дизруптивный отбор.

270. *Половой отбор – это отбор...*

- 1) на усиление половых различий, полового диморфизма;
- 2) обусловленный неслучайным образованием брачных пар;
- 3) направленный на повышение роли полового размножения;
- 4) направленный на уменьшение половых различий, полового диморфизма.

271. *Между особями одной популяции наблюдается...*

- 1) межвидовая конкуренция;
- 2) внутривидовая борьба за существование;
- 3) борьба с неблагоприятными факторами;
- 4) комменсализм.

272. *У многих видов птиц самцы имеют многоцветное, яркое оперение, потому что...*

- 1) яркое оперение обеспечивает укрытие среди пестрых тропических растений;
- 2) яркое оперение не имеет существенного значения, этот признак не отбирается в процессе эволюции;
- 3) самки спариваются предпочтительно с ярко украшенными самцами, поэтому указанный признак закреплен генетически;
- 4) яркое оперение облегчает узнавание особей своего вида, одновременно позволяет избегать встреч с особями других видов.

273. *Отбор отдельных особей с учетом наследственной стойкости их признаков называется...*

- 1) бессознательным; 2) индивидуальным;
- 3) массовым; 4) дизруптивным.

274. *Выведение породы петуха испанского со стоячим гребнем является примером отбора...*

- 1) бессознательного; 2) массового;
- 3) индивидуального; 4) стабилизирующего.

275. *Естественный отбор сохраняет признаки...*

- 1) полезные для человека; 2) вредные для вида;
- 3) полезные для вида; 4) нейтральные для человека.

276. *Половой отбор обуславливается...*

- 1) активными взаимоотношениями между полами;
- 2) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам

и генотипам;

3) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования;

4) выживанием организмов с отклоняющейся от средней нормой реакции.

277. Половой отбор – это...

1) естественный отбор, обусловленный конкуренцией особей разного пола одного вида за пищу и территорию;

2) дифференциальное воспроизведение генных комплексов;

3) доминирующее воспроизведение в популяции особей преимущественно одного пола;

4) естественный отбор, происходящий между особями одного пола в период размножения.

278. Движущий отбор обуславливается...

1) активными взаимоотношениями между противоположными полами;

2) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам;

3) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования;

4) выживанием организмов с отклоняющейся от средней нормой реакции.

279. Стабилизирующий отбор обуславливается...

1) активными взаимоотношениями между противоположными полами;

2) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам;

3) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования;

4) выживанием организмов с отклоняющейся от средней нормой реакции.

280. Дизруптивный отбор обуславливается...

1) активными взаимоотношениями между противоположными полами;

2) появлением в популяциях особей, отличающихся по фенотипам и генотипам;

3) доминированием организмов со средней нормой реакции в малоизменчивых условиях существования;

4) выживанием организмов с отклоняющейся от средней нормой реакции.

281. *Роль движущего отбора состоит в том, что...*

- 1) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки;
- 2) происходит изменение генетической структуры и перестройка организации вида;
- 3) обеспечивается устойчивость генетической структуры и организации вида;
- 4) обеспечивается выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.

282. *Роль стабилизирующего отбора состоит в том, что...*

- 1) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки;
- 2) происходит изменение генетической структуры и перестройка организации вида;
- 3) обеспечивается устойчивость генетической структуры и организации вида;
- 4) обеспечивается выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.

283. *Роль дизруптивного отбора состоит в том, что...*

- 1) облегчается встреча между полами, стимулируется половой цикл самки;
- 2) происходит изменение генетической структуры и перестройка организации вида;
- 3) обеспечивается устойчивость генетической структуры и организации вида;
- 4) обеспечивается выживание в изменяющихся условиях и возможность соответствующего изменения организации вида.

284. *Промышленный меланизм у бабочек является примером действия ... отбора.*

- 1) стабилизирующего;
- 2) движущего;
- 3) дизруптивного;
- 4) полового.

285. *Явление промышленного меланизма бабочек объясняется тем, что...*

- 1) особи с темной окраской обладают большей плодовитостью по сравнению со светлоокрашенными;
- 2) особи с темной окраской более устойчивы к промышленным выбросам в воздушную среду;
- 3) в промышленных районах бабочки с темной окраской менее заметны на темных стволах деревьев и, следовательно, подвергаются

меньшему истреблению;

4) из-за промышленных выбросов в атмосферу одни бабочки становятся темнее других.

286. *Движущий отбор направлен...*

1) на сохранение в популяции средней, ранее сформировавшейся нормы признака;

2) на смещение нормы реакции организма в сторону изменчивости признака;

3) на сужение нормы реакции организма;

4) на дестабилизацию признака или свойства.

287. *Естественный отбор, ведущий к внутривидовым дифференцировкам и полиморфизму называется...*

1) стабилизирующим; 2) движущим;

3) дизруптивным; 4) половым.

288. *Организм, который выдерживает конкуренцию с другими организмами, называется...*

1) жизнеспособным; 2) конкурентоспособным;

3) фертильным; 4) лидером.

289. *Изоляция является важным фактором видообразования, так как способствует...*

1) изменению генофонда популяции;

2) сохранению генофонда популяции;

3) расселению популяции;

4) увеличению и закреплению различий между частями населения вида.

290. *Факт, что во время бури погибают преимущественно птицы с длинными и короткими крыльями, а выживают особи со средними размерами крыльев, является примером отбора...*

1) дизруптивного; 2) движущего;

3) стабилизирующего; 4) полового.

291. *Наиболее важной формой межвидовой изоляции является...*

1) докопуляционная, препятствующая скрещиванию;

2) послекопуляционная; 3) анатомо-морфологическая; географическая.

Отвѣты

1.	2	2.	3	3.	1	4.	2	5.	4	6.	2	7.	3	8.	2	9.	1	10.	1
11.	2	12.	3	13.	2	14.	4	15.	2	16.	4	17.	2	18. 1-4		19.	2	20.	3
21.	3	22.	4	23.	3	24.	2	25.	3	26.	2	27.	3	28.	2	29.	3	30.	2
31.	4	32.	3	33.	2	34.	3	35.	3	36.	2	37.	3	38.	1	39.	2	40.	3
41.	4	42.	2	43.	1	44.	3	45.	3	46.	2	47.	1	48.	1	49.	2	50.	1
51.	3	52.	3	53.	4	54.	3	55.	2	56.	1	57.	3	58.	2	59.	3	60.	1
61.	4	62.	4	63.	2	64.2,3		65.	4	66.	3	67.	2	68.	2	69.	3	70.	2
71.	3	72.	1	73.	2	74.	4	75.	4	76. 1-4		77.	4	78.	1	79.	4	80.	3
81.	3	82.	3	83.	3	84.	2	85.	3	86.	1	87.	3	88.	3	89.	2	90.	3
91.	1	92.	2	93.	4	94.	1	95.	2	96.	4	97.	1	98.	3	99.	4	100.	3
101.	3	102. 1,2		103. 1,2		104.	2	105.	1	106.	4	107.	1	108.	2	109.	3	110.	2
111.	2	112.	3	113.	2	114.	3	115.	1	116.	3	117.	3	118.	1	119.	3	120.	2
121.	2	122.	2	123.	2	124.	4	125.	3	126.	2	127.	3	128.	2	129.	4	130.	3
131.	4	132.	4	133.	2	134.	3	135.	3	136.	3	137.	1	138.	2	139.	3	140.	3
141.	3	142.	3	143.	4	144.	4	145.	2	146.	2	147.	3	148.	2	149.	3	150.	3
151.	2	152.	4	153.	3	154.	3	155.	2	156.	3	157.	2	158.	2	159.	4	160.	1
161.	2	162.	2	163.	2	164.	2	165.	3	166.	2	167.	3	168.	3	169.	2	170.	2
171.	3	172.	4	173.	2	174.	3	175.	3	176.	1	177.	2	178.	2	179.	3	180.	4
181.	2	182.	2	183.	2	184.	3	185. 2,3		186.	2	187.	3	188.	3	189.	2	190.	2
191.	1	192.	4	193.	1	194.	3	195.	1	196.	2	197.	3	198.	4	199.	4	200.	4
201.	2	202.	1	203.	4	204.	4	205.	4	206.	3	207.	4	208.	3	209. 1,2		210.	2
211.	1	212.	3	213.	2	214.	3	215.	4	216.	2	217.	1	218. 1-4		219.	4	220.	3
221. 1,3		222.	4	223.	2	224.	1	225.	2	226.	2	227.	4	228.	3	229.	1	230.	4
231.	1	232.	2	233.	3	234.	1	235.	1	236.	1	237.	2	238.	2	239.	2	240.	3
241.	3	242.	2	243.	3	244.	2	245.	3	246.	3	247.	3	248.	3	249.	3	250.	3
251.	2	252.	1	253.	2	254.	4	255.	2	256. 1,3		257.	2	258. 2,4		259.	1	260.	3
261.	4	262.	2	263.	3	264.	4	265. 2		266. 1-4		267.	1	268.	2	269.	1	270.	1
271.	2	272.	3	273.	2	274.	3	275.	3	276.	1	277.	4	278. 2,4		279.	3	280. 2,4	
281. 2,4		282.	3	283. 2,4		284.	2	285. 2-4		286.	2	287.	3	288.	2	289.	1	290.	3
291.	4																		

4 ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1 Учебная программа дисциплины

Файл прилагается

4.2 Перечень рекомендуемой литературы

Файл прилагается

4.3 Глоссарий

Файл прилагается

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

4 ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1 Учебная программа дисциплины

Учреждение образования

«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе

УО «ГГУ им. Ф. Скорины», профессор



И.В. Семченко

(подпись)

2015 г.

(дата утверждения)

Регистрационный № УД-18-2015-282 /уч.

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебная программа учреждения высшего образования
по учебной дисциплине для специальности

1-31 01 01 - 02 Биология (научно-педагогическая деятельность)

Учебная программа составлена на основе образовательного стандарта Республики Беларусь ОСРБ ОСВО 1-31 01 01-2013 и типовой программы «Теория эволюции» по специальности 1-31 01 01 Биология, утвержденной Министерством образования Республики Беларусь 18 июля 2011 года, регистрационный ТД-Г. 371/тип.

СОСТАВИТЕЛЬ:

А.А. Сурков, старший преподаватель кафедры зоологии, физиологии и генетики

РЕКОМЕНДОВАНА К УТВЕРЖДЕНИЮ:

Кафедрой зоологии, физиологии и генетики
(протокол № 11 от 04.05. 2015 г.);

Научно-методическим советом УО «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»
(протокол № 7 от 27.05. 2015 г.)

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Теория эволюции является одной из важнейших биологических теорий и естествознания в целом, объясняющей целесообразность строения и приспособленность биологических систем, закономерности их исторического развития, организацию и разнообразие органических форм систем в прошлом и настоящем.

В последние годы теория эволюции испытывала ускоренное изменение и развитие в связи с появлением в естественнонаучной практике новых экспериментальных данных и методологических приемов ее изучения. Она представляет собой синтез достижений дарвинизма, ботаники, зоологии, морфофизиологии, молекулярной биологии и генетики, экологии, биогеоценологии и других наук. Это наука об общих законах развития органической природы, методологическая основа всех специальных биологических дисциплин.

Целью преподавания теории эволюции является формирование у студентов четкого представления о факторах, движущих силах и закономерностях эволюционного процесса, материалистического мировоззрения, связи теории эволюции с избранной ими специальной областью биологии.

Задачи дисциплины «Теория эволюции» состоят в познании и изучении общих закономерностей эволюции, причин и механизмов преобразования живого на всех уровнях его организации, причин единства и огромного многообразия органического мира, выяснении исторических связей между разными формами жизни и предвидения их развития в будущем.

Знания и навыки, приобретаемые студентами, могут использоваться для решения задач природопользования, охраны окружающей среды, сельского хозяйства, медицины.

При преподавании теории эволюции важно сочетание лекционного курса с анализом основных положений на практических занятиях, а также тестового компьютерного контроля по темам и разделам курса.

Теория эволюции связана с дисциплинами генетика, зоология, экология, биотехнология, история биологии и др.

В результате изучения дисциплины обязательного компонента «Теория эволюции» студенты должны:

знать:

- особенности живых систем, уровни их организации;
- главенство эволюционной идеи в биологическом мировоззрении, основные теории эволюции;
- о специфике и эволюции живого;
- концепции видообразования;
- о методах анализа и моделирования эволюционных процессов;

уметь:

- аргументировать современный эволюционный подход к изучению биологических процессов;
- владеть методами исследования и анализа живых систем;
- пользоваться новыми технологиями обучения.

Изучение дисциплины «Теория эволюции» предусмотрено студентами специальности 1 – 31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая деятельность).

Общее количество часов для **студентов 4 курса дневной формы обучения** – 144 (7 семестр), аудиторных – 50: лекционных – 26 часов (из них управляемая самостоятельная работа – 10), практических занятий – 24 часа. Форма отчетности – экзамен.

Общее количество часов для **студентов 5 курса заочной формы обучения** – 144 (9 семестр), аудиторных – 12: лекционных – 8 часов, практических занятий – 4 часа. Форма отчетности – экзамен.

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

Тема 1 Введение

Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы.

Место курса в системе биологических наук, его научное и практическое (для селекции, научной разработки мер по охране и реконструкции природы, познания механизмов антропогенной эволюции и т.д.) значение. Мировоззренческое значение теории эволюции.

Сущность эволюционного подхода и его методологическое значение. Биологические основы возможности осуществления эволюции (дискретность и принцип конвариантной редупликации и др).

Старые и новые проблемы эволюционной теории и методы изучения процессов эволюции, ее синтетический характер. Микро- и макроэволюция.

Раздел 1 ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ

Тема 2 Дарвин и дарвинизм

Эволюционные идеи в древности, средневековье и в эпоху Возрождения. Понятие об изначальной целесообразности форм. Развитие эволюционных взглядов в XVIII и в первой половине XIX веков. Борьба трансформизма и креационизма, преформизма и эпигенеза. Типологическая концепция вида. Искусственные системы и их значение.

Ламарк и ламаркизм. Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка. Главные направления эволюции по Ж.Б. Ламарку (их сущность и их причины). Принцип «градации» органических форм. Учение Ж.Б. Ламарка о виде (номиналистическая концепция), влиянии среды на организмы, роли упражнения и неупражнения органов в эволюции. Прогресс и приспособление живых существ. Оценка учения Ж.Б. Ламарка.

Предпосылки возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина. Вскрытие механизма эволюции – главная заслуга Ч. Дарвина. Основные положения работы Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора». Доказательство Дарвиным изменчивости видов. Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину. Представления Дарвина о видообразовании. Доказательство Ч. Дарвиным относительности приспособления органических форм. Оценка теории Ч. Дарвина.

Тема 3 Формирование синтетической теории эволюции

Развитие эволюционного учения в последарвиновский период (работы Г. Гексли, Ф. Мюллера, А. Уоллеса, В.О. и А.О. Ковалевских, К.А. Тимирязева и др.). Критические выступления против теории Ч. Дарвина (С.-Д. Д. Майварт Ф. Дженкинс, Г. де Фриз. У. Бэтсон и др.). Основные этапы развития эволюционной теории в XX веке. Роль Н.И. Вавилова, Н.К. Кольцова, А.Н. Северцова, И.В. Мичурина, В.Н. Сукачева, С.С. Четверикова, И.И. Шмальгаузена, С. Райта, Р.А. Фишера, Н.П. Дубинина, Ф.Г. Добржанского, Дж. Хаксли и др. в развитии синтетической теории эволюции (СТЭ). Постулаты СТЭ (Любищев А.А, Воронцов Н.Н)

РАЗДЕЛ 2 МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Тема 4 Понятие микроэволюции

Формирование учения о микроэволюции, его задачи. Возможность использования эксперимента в изучении микроэволюции.

Генетическая изменчивость – материал для эволюции. Изменчивость – общее свойство живых организмов. основные понятия и типы изменчивости. Изменчивость генотипическая и паратипическая (средовая). Характеристика наследственной изменчивости как элементарного эволюционного материала (мутации и рекомбинации). Роль среды в проявлении изменчивости (понятие «норма реагирования», генотип и фенотип). Дарвиновские понятия неопределенной и определенной изменчивости в свете современной генетики. Роль ненаследственных изменений в эволюции.

Определение понятия популяция. Типы популяций. Экологические (ареал, численность и ее динамика, половой и возрастной состав популяций), генетические (гетерогенность и генетическое единство) и морфофизиологические особенности популяции как элементарной единицы эволюции. Понятие генофонда популяций. Закон Харди-Вайнберга о соотношении гено- и фенотипов в популяции и условия его проявления. Системы скрещиваний и их роль в формировании генофонда популяции. Мобилизационный резерв наследственной изменчивости и его характеристика. Генетическое разнообразие и механизмы, обеспечивающие пластичность популяций, гетерогенность и полиморфизм. Понятие об элементарном эволюционном явлении.

Тема 5 Элементарные факторы эволюции - мутационный процесс, изоляция, популяционные волны

Понятие об элементарных факторах эволюции и их роли в эволюционном процессе.

Характеристика мутационного процесса как элементарного фактора эволюции. Генетическая комбинаторика и ее роль в эволюции. Поток и дрейф генов. Популяционные волны и их роль в эволюции. Роль изоляции как фактора, усиливающего генетические различия популяций и видов. Типы изоляции (пространственная, биологическая и т.д.), их характеристика и значение. Взаимодействие мутационного процесса, рекомбиногенеза, волн жизни и изоляции как стохастических факторов эволюции.

Тема 6 Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции

Предпосылки действия естественного отбора (наследственная гетерогенность особей, “давление” жизни и борьба за существование). Понятие и формы борьбы за существование. Биогеоценоз как арена борьбы за существование. Борьба за существование как основа естественного отбора.

Естественный отбор как избирательное воспроизведение генотипов в популяциях. Механизм, объект и сфера действия отбора. Примеры действия отбора. Экспериментальные доказательства действия отбора в модельных популяциях (работы Е. Паультона, М. Беляева, В. Сукачева, Р. Уэлдона и др.). Доказательства ведущей роли отбора в возникновении индустриального меланизма, резистентности к ядам и т.д. Понятие о давлении и векторе отбора.

Методы изучения отбора (генетические эксперименты, математическое моделирование и др.); популяционно-экологическое и популяционно-

морфологическое исследование отбора в природе. Статистический характер действия отбора.

Основные формы естественного отбора: стабилизирующий, движущий, дизруптивный, k - и r -стратегии отбора другие. Половой отбор. Индивидуальный и групповой отбор.

Место естественного отбора среди других факторов эволюции; направленность действия отбора. Творческая роль естественного отбора в формировании новых свойств и признаков, в возникновении и вымирании видов и т.д.

Пассивные средства защиты (панцирь, колючки, шипы, покровительственная окраска, мимикрия и т.д.) и пути их возникновения и совершенствования в ходе эволюции. Строение сложных органов, насекомоядность и движения растений, взаимоприспособленность видов как результат действия естественного отбора. Коэволюция.

Относительный характер адаптаций. Механизм возникновения и классификация адаптаций (по происхождению, принадлежности к разным средам, эволюционному масштабу и т.д.). Методологическое значение решения проблемы возникновения адаптаций эволюционной теорией. Идеологическая борьба вокруг органической целесообразности. Роль радионуклидов и пестицидов в изменчивости видов, их вымирании и формировании новых адаптаций.

Тема 7 Вид – основной этап эволюционного процесса. Видообразование – результат микроэволюции

История развития концепции вида. Генетико-эволюционное понятие вида как закрытой системы. Критерии и признаки вида. Целостность вида, ее генетические основы и механизм поддержания. Реальность вида. Неравноценность видов в разных таксонах. Популяционная структура вида как результат эволюции. Вид как система (Н.И. Вавилов). Понятие о виде в палеонтологии (фратрия). Вид у агамных и облигатных партеногенетических форм. Политипическая концепция вида. Работы Э. Майра, К.М. Завадского, В. Гранта и др. по изучению видов.

Видообразование как превращение генетически открытых систем в генетически закрытые. Примеры видообразования (полярные чайки, большая синица, ландыши, льняной рыжик и др.). Видообразование дивергентное (кладогенез) и недивергентное (анагенез). Стасигенез. Формо- и видообразование. Филетическое видообразование. Аллопатрическое и симпатрическое видообразование. Принцип основателя. Роль гибридизации и полиплоидии в видообразовании (рябинокизилник, пшеница, слива). Синтезогенез. Понятие «формы видового ранга», их превращения в новые виды. Образование видов на границе ареала. Генетические механизмы видообразования и значение РИМ в видообразовании. Сальтационное видообразование. Значение хромосомной изменчивости в формо- и видообразовании.

Значение учения микроэволюции для управления природными популяциями, решение проблем охраны и рационального использования ресурсов природы, изучение генетики популяций человека, практической селекции. Схема микроэволюционного процесса.

РАЗДЕЛ 3 ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Тема 8 Понятие и проблемы макроэволюции, ее соотношение с микроэволюцией

Принципиальная возможность объяснения макроэволюционных событий

действием элементарных факторов на микроэволюционном уровне.

Соотношение онто- и филогенеза. Эволюция онтогенеза. Общие представления об эволюции онтогенеза. Целостность организма в онтогенезе. Значение корреляций (геномные, морфогенетические и эргонические) и координаций (топографические, динамические и биологические) для исторического преобразования организмов, их целостности и устойчивости.

Эмбрионизация онтогенеза. Автоматизация – главное направление эволюции онтогенеза. Канализация онтогенеза (И.И. Шмальгаузен, К. Уоддингтон и др.). Эпигенетическая теория эволюции. Ее сущность и возможные механизмы. Эпигенетическая концепция морфогенеза. Биогенетический закон. Учение о филоэмбриогенезах (А.Н. Северцов). Учение о рекапитуляции и его современное состояние. Филогенез как исторический ряд прошедших отбор онтогенезов.

Тема 9 Эволюция органов и функций

Целостность организма и относительная автономность его органов: мультифункциональность и возможность качественных и количественных изменений функций. Принципы преобразования органов и функций: уменьшение или ослабление функций, полимеризация и олигомеризация органов, уменьшение и увеличение числа функций, разделение функций и органов, смена функций, смена адаптивных норм (работа А. Дорна, К. Клейненберга, А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена, В.А. Догеля и др.).

Взаимосвязанность преобразования систем органов в филогенезе (филетические корреляции). Принципы гетеробатмии и компенсации. Причины и механизмы рудиментации и редукции органов. Атавизмы.

Темпы эволюции органов и функций. Неодинаковая скорость эволюции разных органов и функций (работы Дж. Симпсона, А.Л. Тахтаджяна и др.). Методы количественной оценки скорости эволюции.

Основные формы филогенеза: филетическая эволюция, дивергенция, конвергенция и параллелизм. Причины и следствия.

Тема 10 Главные направления эволюционного процесса

Пути адаптациогенеза: арогенез и аллогенез (работы Ч. Дарвина, Э. Геккеля, А.Н. Северцова, Шмальгаузена И.И., Тахтаджяна А.Л. и др.). Специализация как направление эволюции. Темпы эволюции филогенетических групп. Проблема биологического регресса и вымирания групп. Филогенетические реликты. Критика финалистических концепций о “тупиках” эволюции.

Тема 11 Эволюционный прогресс. Антропогенез

Понятие и критерии прогрессивного развития (морфологические, экологические и др.).

Классификация явлений прогресса (неограниченный, биологический, биотехнический, групповой и др.), их характеристик, критерии и соотношения. Неограниченный прогресс – магистральный путь развития жизни. Относительность как главная характеристика прогрессивных изменений.

Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса.

Проблема «прародины» человечества. Особенности и этапы эволюции человека разумного. Роль труда и социальных факторов в становлении современного человека.

Этапы освоения ойкумены современным человеком. Расы человека и пути их формирования. Доказательства эволюционно-генетического единства современных рас. Социал-дарвинизм, его сущность и критика. Особенности современного этапа эволюции человека. О роли социальных и биологических закономерностей в дальнейшей эволюции человека.

Тема 12 Правила эволюции филогенетических групп (правила макроэволюции)

Необратимость (Л. Долло), прогрессирующая специализация (Ш. Делере), происхождение от неспециализированных предков (Э. Коп), смена фаз адапциогенеза (И.И. Шмальгаузен) и др.

Тема 13 Эволюция биосферы

Эволюция биосферы и круговорот веществ. Эволюция биологического обмена. Прогресс жизни и ее морфологическое разнообразие. Способность биосферы эволюционировать. Важнейшие события в эволюции биосферы.

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Примерный перечень практических занятий

Тема 1 Введение

Практическое занятие 1 «Палеонтологические, морфологические, эмбриологические, биогеографические доказательства и методы эволюции»

Практическое занятие 2 «Генетические, молекулярно-биологические, экологические, биохимические доказательства и методы эволюции»

Раздел 1 ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ

Тема 3 Дарвин и дарвинизм

Практическое занятие 3 «Изменчивость и ее формы, искусственный отбор и его формы»

Практическое занятие 4 «Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину»

РАЗДЕЛ 2 МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Тема 6 Понятие микроэволюции

Практическое занятие 5 «Генетическая изменчивость – элементарный материал эволюции»

Практическое занятие 6 «Популяция как элементарная единица эволюции»

Тема 8 Элементарные факторы эволюции

Практическое занятие 7 «Элементарные факторы эволюции – мутационный процесс, изоляция»

Практическое занятие 8 «Популяционные волны как эволюционный фактор»

Тема 9 Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции

Практическое занятие 9 «Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции»

Тема 12 Видообразование – результат микроэволюции

Практическое занятие 10 «Вид – основной этап эволюционного процесса»

Практическое занятие 11 «Видообразование – результат микроэволюции»

РАЗДЕЛ 3 ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Тема 17 Эволюционный прогресс. Антропогенез

Практическое занятие 12 «Антропогенез»

Рекомендуемые формы контроля знаний

- 1 Тестовые задания
- 2 Реферативные работы
- 3 Контрольные работы

РЕКОМЕНДУЕМЫЕ ТЕМЫ РЕФЕРАТИВНЫХ РАБОТ

- 1 Палеонтологические доказательства и методы эволюции
- 2 Морфологические доказательства и методы эволюции
- 3 Эмбриологические доказательства и методы эволюции
- 4 Биогеографические доказательства и методы эволюции
- 5 Данные генетики и молекулярной биологии для доказательства эволюции
- 6 Данные экологии для доказательства эволюции
- 7 Чарльз Дарвин и роль его путешествия при создании эволюционной теории

Рекомендуемые темы контрольных работ

- 1 Основные положения теории Ч. Дарвина
- 2 Микроэволюция и макроэволюция

Методика формирования итоговой оценки

Итоговая оценка (минимум 4, максимум 10 баллов) определяется по формуле:

Итоговая оценка = $A \times 0,4 + B \times 0,6$,

где А – средний балл по практическим занятиям,

В – экзаменационный балл

Итоговая оценка выставляется только в случае успешной сдачи экзамена (4 балла и выше).

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДИСЦИПЛИНЫ

Дневная форма обучения

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
		лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	количество часов УСП			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Введение 1 Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы 2 Место курса в системе биологических наук 3 Биологические основы возможности осуществления эволюции 4 Старые и новые проблемы эволюционной теории и методы изучения процессов эволюции, ее синтетический характер	2	4			Таблицы схемы	[1], [8], [9], [15], [17], [18], [31], [38], [39]	Защита практических работ
2	Раздел 1 История развития эволюционных идей	2	4		2			
2.1	Дарвин и дарвинизм 1 Представления о развитии живой природы в до-дарвиновский период: эволюционные идеи в древности, Средневековье и в эпоху Возрождения 2 Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка 3 Предпосылки возникновения эволюционной теор-	2	4			Таблицы схемы, компьютерная презентация	[3-5], [16], [29], [30], [37], [40],	Защита практической работы, контрольная работа

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	рии Ч. Дарвина 4 Доказательство Ч. Дарвиным изменчивости видов 5 Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину 6 Оценка теории Ч. Дарвина						[41]	
2.3	Формирование синтетической теории эволюции 1 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период 2 Критические выступления против теории Ч. Дарвина 3 Основные этапы развития эволюционной теории в XX веке 4 Постулаты СТЭ				2	Таблицы схемы, компьютерная презентация	[9], [10], [17]	
3	Раздел 2 Микроэволюция	8	14					
3.1	Понятие микроэволюции 1 Формирование учения о микроэволюции, его задачи 2 Генетическая изменчивость – материал для эволюции 3 Характеристика наследственной изменчивости как элементарного эволюционного материала 4 Роль среды в проявлении изменчивости, роль не-наследственных изменений в эволюции 5 Популяция как элементарная единица эволюции	2	4			Таблицы схемы, компьютерная презентация	[9], [10], [12], [17], [19], [20], [23], [24], [25], [33]	Защита практической работы
3.2	Элементарные факторы эволюции - мутационный процесс, изоляция, популяционные волны 1 Мутационный процесс, генетическая комбинаторика 2 Характеристика изоляции как элементарного фак-	2	4			Таблицы схемы, компьютерная	[12], [17], [26]	Защита практической работы

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	тора эволюции 3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль 4 Взаимодействие элементарных факторов эволюции					презентация		
3.3	Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции 1 Предпосылки действия естественного отбора 2 Отбор как избирательное воспроизведение генотипов 3 Основные формы естественного отбора 4 Место естественного отбора среди других факторов эволюции	2	2			Таблицы схемы, компьютерная презентация	[17], [21], [22], [24]	Защита практической работы
3.4	Вид – основной этап эволюционного процесса 1 История развития представлений о виде 2 Генетико-эволюционное понятие вида как закрытой системы 3 Концепции, доказательства реальности, и структура вида 4 Понятие о видообразовании 5 Формы, способы и примеры видообразования 6 Принцип основателя	2	4			Схемы, компьютерная презентация	[7], [12], [17], [25], [28]	Защита практической работы
4	Раздел 3 Проблемы макроэволюции	4	2		8			
4.1	Понятие и проблемы макроэволюции, её соотношение с микроэволюцией				2		[11], [12],	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1 Понятие макроэволюции 2 Общие представления об эволюции онтогенеза 3 Эмбрионизация, автономизация, канализация онтогенеза 4 Биогенетический закон. Учение о филэмбриогенезах						[16], [36], [37]	
4.2	Эволюция органов и функций 1 Целостность организма, мультифункциональность 2 Принципы преобразования органов и функций 3 Первичные и вторичные формы филогенеза				2		[11], [12], [16], [17]	
4.3	Главные направления эволюции 1 Представления Ж.Б. Ламарка о направлениях эволюции 2 Ч. Дарвин о направлениях эволюционного процесса 3 Теория направленности эволюции А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена	2				Таблицы, схемы, компьютерная презентация	[11], [12], [16]	
4.4	Эволюционный прогресс. Антропогенез 1 Понятие и критерии прогрессивного развития 2 Классификация явлений прогресса, их характеристика 3 Неограниченный, групповой, биотехнический прогресс 4 Биологический регресс и вымирание групп 5 Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса 6 Особенности и этапы эволюции человека разумного	2	2			Таблицы	[11], [12], [16], [17]	Защита практической работы, контрольная работа

1	2	3	4	5	6	7	8	9
4.5	Правила эволюции филогенетических групп (правила макроэволюции) 1 Правило необратимости эволюции 2 Правило прогрессирующей специализации, 3 Правило происхождения от неспециализированных предков, другие правила				2		[11], [12], [16], [17], [36], [37]	
4.6	Эволюция биосферы 1 Эволюция биосферы и круговорот веществ 2 Способность биосферы эволюционировать 3 Важнейшие события в эволюции биосферы 4 Методы молекулярной филогенетики для систематики таксонов и их эволюционной иерархии				2		[13], [14], [27], [32], [34], [35]	
	Итого часов	16	24		10			Экзамен

Заочная форма обучения

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
		лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	количество часов УСР			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Введение 1 Теория эволюции – наука об общих закономерностях, факторах и движущих силах исторического развития живой природы 2 Место курса в системе биологических наук 3 Биологические основы возможности осуществления эволюции 4 Старые и новые проблемы эволюционной теории и методы изучения процессов эволюции, ее синтетический характер	2	2			Таблицы схемы	[1], [8], [9], [15], [17], [18], [31], [38], [39]	Защита практической работы
2	Раздел 1 История развития эволюционных идей	2	2					
2.1	Дарвин и дарвинизм 1 Представления о развитии живой природы в додарвиновский период: эволюционные идеи в древности, Средневековье и в эпоху Возрождения 2 Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка 3 Предпосылки возникновения эволюционной теории Ч. Дарвина	2	2			Таблицы схемы, компьютерная презентация	[3-5], [16], [29], [30], [37], [40], [41]	Защита практической работы, контрольная работа

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	4 Доказательство Ч. Дарвиным изменчивости видов 5 Факторы и движущие силы эволюции по Ч. Дарвину 6 Оценка теории Ч. Дарвина							
3	Раздел 2 Микроэволюция	2						
3.1	Элементарные факторы эволюции - мутационный процесс, изоляция, популяционные волны 1 Мутационный процесс, генетическая комбинаторика 2 Характеристика изоляции как элементарного фактора эволюции 3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль 4 Взаимодействие элементарных факторов эволюции	1				Таблицы схемы, компьютерная презентация	[12], [17], [26]	
3.2	Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции 1 Предпосылки действия естественного отбора 2 Понятие и формы борьбы за существование 3 Естественный отбор как избирательное воспроизведение генотипов в популяциях 4 Механизм, объект и сфера действия отбора	1				Таблицы схемы, компьютерная презентация	[17], [21], [22], [24]	
4	Раздел 3 Проблемы макроэволюции	2						
4.1	Главные направления эволюционного процесса 1 Пути адаптогенеза: арогенез и аллогенез 2 Специализация как направление эволюции. 3 Темпы эволюции филогенетических групп. 4 Проблема биологического регресса и вымирания групп. Филогенетические реликты.	1				Схемы, компьютерная презентация	[11], [12], [16]	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
4.2	Эволюционный прогресс. Антропогенез 1 Понятие и критерии прогрессивного развития 2 Классификация явлений прогресса, их характеристика 3 Неограниченный, групповой, биотехнический прогресс 4 Биологический регресс и вымирание групп 5 Возникновение человечества как этап развития живого по пути неограниченного прогресса 6 Особенности и этапы эволюции человека разумного	1				Таблицы	[11], [12], [16], [17]	
	Итого часов	8	4					экзамен

Старший преподаватель

А.А. Сурков

4.2 Перечень рекомендуемой литературы

Основная:

- 1 Бирюков, Н. П. Эволюция / Н. П. Бирюков.- Калининград. КалГУ, 1999.
- 2 Вернадский, В. И. Биосфера / В. И. Вернадский.- М., 1967.- 65 с.
- 3 Воронцов, Н. Н. Развитие эволюционных идей / Н. Н. Воронцов.- М.: Прогресс-традиции, 1999. – 639 с.
- 4 Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч. в 9-ти томах / Ч. Дарвин.- М.-Л., 1939.- Т.3. – 305 с.
- 5 Дарвин, Ч. Изменение домашних животных и культурных растений. Соч. в 9-ти томах / Ч. Дарвин.- М.-Л., 1951.- Т.4.- 455 с.
- 6 Дарвин, Ч. Происхождение человека и половой отбор. Соч. в 9-ти томах / Ч. Дарвин. М.-Л., 1959. Т.5. – 155 с.
- 7 Иорданский, Н. И. Эволюция жизни / Н. И. Иорданский.- М.: Академия, 2005. - 320 с.
- 8 Майр, Э. Популяции, виды и эволюция/Э. Майр.- М.: Мир, 1974. - 170с.
- 9 Петрова, Н. Н.Эволюционная теория. Пособие для студентов вузов / Н.Н. Петрова.- Мн.: Тесей, 2009.- 290 с.
- 10 Ратнер, В. А. Молекулярная эволюция / В. А. Ратнер.- Соросовский образовательный журнал.- 1998. №3. - 130 с.
- 11 Северцов, А. Н. Главные направления эволюционного процесса / А. Н. Северцов.- М.: Изд-во Моск. ун-та, 1967.- 141 с.
- 12 Северцов, А. С. Основы теории эволюции / А. С. Северцов.- М.: Гуманитарный издательский центр «ВЛАДОС», 2005. – 320 с.
- 13 Суходолец, В. В. Теории вертикальной эволюции / В. В. Суходолец.- М., 2000. – 99 с.
- 14 Суходолец, В. В. Генетическая теория вертикальной эволюции / В.В.Суходолец.- М.: Госнesh Генетика, 2003. – 112 с.
- 15 Тыщенко, В. П. Введение в теорию эволюции / В. П. Тыщенко. – С.-Пб., 1992. – 160 с.
- 16 Шмальгаузен, И. И. Проблемы дарвинизма / И. И. Шмальгаузен.- Л.: Наука, 1969. – 494 с.
- 17 Яблоков, А. В. Эволюционное учение. Учебн. пособие. 6-е изд., переработано и дополнено / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов.- М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.

Дополнительная:

- 18 Антонов, А. С. Основы геносистематики высших растений / А. С. Антонов.- М.: МАИК «Наука/интерпериодика», 2000. – 280 с.
- 19 Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф.Айала.- М., 1984. – 220 с.

20 Айала, Ф. Современная генетика/Ф. Айала и др.- М., 1983.- Т.3.- 137 с.

21 Беляев, М. М. Окраска животных и естественный отбор / М. М. Беляев. М.: Совр. наука,- 1947. – 87 с.

22 Галл, Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции / Я.М.Галл.- Л.: Наука. 1976. – 71 с.

23 Ганжа, Е. А. Современные теории эволюции / Е. А. Ганжа. - Тамбов, 2002. – 57 с.

24 Грант, В. Эволюция организмов / В. Грант.- М.: Мир, 1980. - 407 с.

25 Goncharenko, G.G. Stages of Speciation in Drosophila Sibling Species, the Groups virilis Palaearctic / G.G. Goncharenko, V.G. Mitrophanov, A.A. Surkov, L.I. Korochkin // Doklady Biological Sciences, 2011, Vol. 441, p. 400–403 (published in Doklady Akademii Nauk, 2011, Vol. 441, No. 4, pp. 561–564).

26 Грант, В. Эволюционный процесс / В. Грант.- М., 1991. - 92 с.

27 Гродинский, Д. Л. Две теории биологической эволюции / Д. Л. Гродинский.- Саратов: Из-во Научная книга, 2002. - 43 с.

28 Завадский, К. М. Вид и видообразование / К. М. Завадский.- Л.: Наука, 1968. – 404 с.

29 Завадский, К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина / К.М. Завадский.- Л.: Наука, 1973. – 330 с.

30 Завадский, К. М. Эволюция эволюции / К. М. Завадский, Э. И. Колчинский.- Л.: Наука, 1977. – 141 с.

31 Камшилов, М. М. Эволюция биосферы / М. М. Камшилов.- М.: Наука, 1979. - 256 с.

32 Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура.- М., 1985. - 122 с.

33 Колчанов, Н. А. Моделирование биологической эволюции: регуляторные генетические системы и кодирование сложности биологической организации / Н. А. Колчанов, В. В. Суслов, К. В. Гунбин // Вестник ВО-ГИС, 2004. Т.8 №2. – С. 10-15.

34 Левонтин, Р. Генетические основы эволюции / Р. Левонтин.- М.: Мир, 1978. – 320 с.

35 Медников, Б. М. Дарвинизм в XX веке / Б. М. Медников.- М.: Совр. Россия, 1975. - 71 с.

36 Мюллер, Ф. Основной биогенетический закон / Ф. Мюллер, Э. Геккель.- М.-Л.: Наука, 1940. – 88 с.

37 Парамонов, А. А. Дарвинизм: Учебное пособие / А. А. Парамонов. М.: Просвещение, 1978. – 340 с.

38 Пехов, А. П. Биология с основами экологии / А. П. Пехов.- С-Пб.: Изд-во «Лань», 2000. – 190 с.

39 Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка.- М.: Мир, 1981. – 93с.

40 Развитие эволюционной теории в СССР / под ред. С. Р. Микулинского, Ю. И. Полянского.- Л.: Наука, 1983. – 324 с.

41 Рассашко, И. Ф. Теория эволюции: курс лекций для студентов биологического факультета спец. 1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность) / И. Ф. Рассашко, В. Е. Гайдук. - Брест: БрГУ им. А.С. Пушкина, 2010. - 135 с.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

4.3 Глоссарий

А

Абиогенный путь возникновения жизни на Земле – возникновение живых тел из веществ неорганической (неживой) природы. Автор этой гипотезы – отечественный ученый А. И. Опарин (1924). На его гипотезе основаны почти все современные представления о происхождении жизни на Земле.

Австралопитеки (лат. *Australopithecus*) – вымершие человекообразные обезьяны, обитавшие в степях Африки. Они впервые перешли к прямохождению, что освободило передние конечности, в которых можно было держать камни, орудия. Австралопитеки жили группами, у них существовало распределение обязанностей, охота, забота о потомстве. Изготовление орудий труда австралопитеками привело к возникновению ранней культуры каменного века, так называемой олдованской галечной культуры, которой около 2,5 млн. лет. Вымерли австралопитеки 1млн. лет назад. Но еще раньше – от африканского австралопитека или же непосредственно от более ранних форм – отделилась ветвь, первого представителя которой уже можно считать входящим в род *Номо* – человек умелый.

Аллопатрия (от греч. *allos* – иной, другой и *patris* – родина) – обитание разных групп организмов (в том числе популяций одного вида) в различных географических районах. Действием естественного отбора каждая популяция данного вида приспосабливается к специфическим условиям ее местообитания. Генетически это выражается в присущей каждой популяции характерной частоте встречаемости разных аллелей, а фенотипически – в имеющих приспособительное значение особенностях строения, физиологии, экологии, поведения входящих в ее состав особей. Аллопатрия лежит в основе аллопатрического видообразования.

Аллопатрическое (географическое) видообразование – один из способов видообразования, при котором репродуктивный барьер между видами формируется на основе пространственной изоляции.

Антропогенез – происхождение человека, становление его как вида в процессе формирования общества – социогенеза. Антропогенезом называют также соответствующий раздел антропологии. Проблемы антропогенеза – предмет естественных и общественных наук о человеке и Земле. Основной гипотезой антропогенеза (в рамках теории эволюции) является сформулированная Ч. Дарвином симиальная (от лат. обезьяна) гипотеза происхождения человека от высокоразвитых

обезьян третичного периода. Аргументация этой гипотезы пополняется все новыми фактами из разных областей биологии, которые полностью подтвердили наибольшую близость человека к африканским человекообразным обезьянам (понгидам), в первую очередь – шимпанзе. Ученые полагают, что отделение собственно гоминидной ветви эволюции произошло не ранее 14-15 и не позднее 6 млн. лет назад. Основными тенденциями гоминизации были: прямохождение, увеличение объема мозга, прежде всего новой коры, дифференциация его структуры, развитие руки как органа труда, удлинение периода роста и развития, освоение нового способа поведения, что означало образование предками человека принципиально иной адаптивной ниши – культуры.

Анаболия – надставка, добавление новой стадии в конце морфогенеза какого-либо органа с соответствующим удлинением его онтогенетического развития; одна из форм (модусов) филэмбриогенезов. При эволюции по пути анаболии более ранние стадии морфогенеза не изменяются, а стадия, непосредственно предшествующая новой, рекапитулирует позднюю стадию эмбрионального развития предковой формы, т. е. близка к состоянию органа у взрослого предка. Таким образом, в результате анаболии проявляется биогенетический закон, особенно четко это происходит при длительной эволюции данного органа по пути анаболии. Посредством анаболии происходили, например, эволюционные преобразования конечностей лошадей: в их филогенетическом ряду осуществлялось усиленное развитие среднего пальца при постепенной редукции боковых. Эти изменения рекапитулируют в онтогенезе современных форм. Выпадение конечных стадий онтогенеза – отрицательная анаболия, или аббревиация (см. архаллаксис, девиация).

Антидарвинизм – совокупность различных концепций, отрицающих ведущую роль естественного отбора в эволюции органического мира. Те или иные концепции антидарвинизма нередко претендовали на роль «новой теории эволюции», призванной опровергнуть и заменить дарвинизм. Основные течения антидарвинизма сложились во второй половине XIX – начале XX в. К ним относятся различные формы неоламаркизма, батмогенез, ортогенез, неокатастрофизм, телеогенез и др. Первоначальное противопоставление данных генетики учению Дарвина привело к формированию генетического антидарвинизма – мутационизма, а также к модернизации некоторых ранее сформулированных концепций (аристогенез, номогенез и др.). В результате синтеза идей генетики и теории эволюции (30-40-е гг. XX в.)

позиции антидарвинизма были подорваны. Современные антидарвинистские концепции обычно претендуют на решение проблем макроэволюции, недоступных для прямой экспериментальной проверки. Ряд концепций антидарвинизма включает представление о наследовании приобретенных признаков и т. д. Нередко филогенетические закономерности (неравномерность темпов эволюции, ее направленность, необратимость и т. д.), являющиеся результатом эволюции, постулируются в качестве ее причин. К антидарвинизму иногда относят и антиэволюционизм (креационизм) в различных его проявлениях. Периодическое оживление антидарвинистских взглядов обуславливается нерешенными проблемами эволюционного учения, быстрым развитием новых областей биологии (в частности, молекулярной), опережающим теоретическое осмысление фактического материала, а также влиянием идеалистических или механистических философских учений.

Ароморфоз (от греч. *airo* – поднимаю и *morphosis* – образец, форма) – эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфофизиологическому прогрессу. Концепция ароморфоза разработана А. Н. Северцовым, который под ароморфозом понимал и сам морфофизиологический прогресс как направление эволюции, обозначаемое иногда термином «арогенез».

Аристогенез (от греч. *aristos* – наилучший) – эволюционная концепция Г. Осборна (1931-1934), согласно которой прогрессивная эволюция осуществляется в результате возникновения и накопления особых генов «улучшения» – аристогенов. Осборн предполагал, что изменения, обусловленные аристогенами, незначительны и бесполезны при своем возникновении. Однако, постепенно накапливаясь и усиливаясь под влиянием различных факторов, они ведут к возникновению нового приспособления под действием естественного отбора. Концепция аристогенеза имеет автогенетический характер и является разновидностью неоламаркизма.

Архаллаксис (от греч. *arche* – начало и *allaxis* – изменение) – эволюционное изменение органа на самых ранних стадиях его морфогенеза, приводящее к существенной перестройке всех последующих его стадий; одна из форм (модусов) филэмбриогенезов. Рекапитуляции при архаллаксисе существенно нарушаются. По пути архаллаксиса осуществлялись эволюционные преобразования у предков змей, приведшие к значительному увеличению числа мезодермальных сегментов; волосяной покров млекопитающих, судя по характеру его

морфогенеза, возник в эволюции их предков также посредством архаллаксиса (см. анаболия, девиация).

Архантропы (от греч. *archaios* – древний и *anthropos* – человек) – собирательное название ископаемых людей, древнейших представителей человеческого рода. В современной антропологии этим термином обозначается также первая стадия эволюции человека, которая привела к возникновению палеоантропов. К архантропам относятся питекантропов, синантропов, атлантропов, гейдельбергского человека и др. Костные остатки архантропов из раннего и среднего плейстоцена Азии, Африки и Европы (абсолютный возраст – от 1,9 млн. лет до 360 тыс. лет) характеризовались мощным надглазничным валиком, низким, уплощенным сводом черепа, выступающим затылком и др. примитивными особенностями. Занимались охотой и собирательством. Ранние архантропы изготавливали грубые каменные орудия (шелльская культура), орудия поздних архантропов более совершенны (ашельская культура). Речевое общение находилось на начальной стадии развития. Форма социальной организации – «первобытное человеческое стадо». Всех архантропов объединяют в один вид – человек прямоходящий (*Homo erectus*).

Архейская эра (от греч. *archios* – древний) – самая древняя эра в геологической истории Земли; ее возраст – более 3,5 млрд. лет. Породы этой эры представлены гнейсами, кристаллическими сланцами, кварцитами. В эту эру на Земле зарождалась жизнь, которая возникла в море. Следов живых организмов не обнаружено, но горные породы, встречающиеся в отложениях, могли возникнуть лишь при участии бактерий и синезеленых водорослей. Ароморфозы:

1) Появление фотосинтеза, в результате которого образовался свободный кислород, а вокруг Земли возник озоновый экран, задерживающий проникновение жесткого ультрафиолетового излучения к ее поверхности. Появление свободного кислорода привело к возможности кислородного (аэробного) дыхания. Фотосинтез привел к возникновению автотрофов, которые накопили определенное количество органических веществ. Эти вещества явились необходимым условием возникновения гетеротрофов. В дальнейшем это привело к разделению существ на два царства – растения и животные.

2) Возникновение полового процесса.

Атавизм (от лат. *atavus* – предок) – появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции. Возникновение атавизма в онтогенезе особи объясняется тем, что гены (и морфогене-

тические системы), ответственные за данный признак, сохраняются в процессе эволюции в генофонде, но их действие при нормальном онтогенезе заблокировано генами-репрессорами. Через много поколений в онтогенезе блокирующее действие по разным причинам может быть снято, и признак у отдельных особей проявляется вновь. Иногда атавизм возникает при регенерации утраченных особью органов. Атавизм может наблюдаться также при ретардации – задержке онтогенетического развития какого-либо признака на ранних стадиях. В отличие от атавистических структур, рудименты присутствуют у всех особей вида. Примеры атавизма: трехпалость у современных лошадей, развитие дополнительных пар млечных желез у животных, хвоста и волосяного покрова на всем теле у человека.

Атлантропы (от назв. горной страны в Африке – Атлас) – ископаемые люди, представители архантропов. Известны по трем нижним челюстям и теменной кости, обнаруженным в 1954-1955 гг. в среднем плейстоцене Северной Африки (Алжир). Абсолютный возраст – около 360 тыс. лет. Вместе с костными остатками атлантропов найдены каменные орудия ашельской культуры раннего палеолита и кости слона, жирафа, махайрода (вымершие саблезубые тигры) и др. животных. По морфологическим особенностям зубов и челюстей атлантропов близки к питекантропам и синантропам.

Б

Белок – полимер, состоящий из одной или нескольких полипептидных субъединиц и обладающий характерной трехмерной структурой, определяемой последовательностью входящих в его состав аминокислотных остатков.

Бифуркация (от лат. *bifurcus* «раздвоенный») – всевозможные качественные перестройки или метаморфозы различных объектов при изменении параметров, от которых они зависят.

Бифуркационная точка – точка раздвоения, "выбора" биологической системой нового пути развития.

Биогенетический закон – обобщение в области взаимоотношений онтогенеза и филогенеза организмов, установленное Ф. Мюллером (1864) и сформулированное Э. Геккелем (1866): «онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза данного вида». Биогенетический закон позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза. Филогенез, по Геккелю, осуществляется главным образом путем появления (наращивания) новых стадий в конце онтогенеза, поэтому он является

механической причиной онтогенеза. Но последний не может удлиняться бесконечно, и число повторяемых в онтогенезе филогенетических стадий постепенно сокращается. Кроме того, на всех стадиях онтогенеза возникают новые признаки, связанные с развитием приспособлений соответствующих стадий к условиям их существования. Эти признаки, нарушающие рекапитуляции, Геккель назвал ценогенезами в отличие от консервативных признаков и процессов – палингенезов. Биогенетический закон позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза. Геккель предложил метод тройного параллелизма для филогенетических исследований – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Согласно Геккелю, в онтогенезе повторяются целые филогенетические стадии. Более поздние исследования онтогенеза показали, что ценогенезы чрезвычайно обильны в любом конкретном онтогенезе и рекапитуляция целых филогенетических стадий невозможна. Рекапитулируют лишь отдельные признаки и процессы. А. Н. Северцов разработал концепцию филэмбриогенезов, в которой показал, что эволюция организмов происходит на основе наследственных изменений любых стадий онтогенеза; филогенез представляет собой генетический ряд онтогенезов, а биогенетический закон – это лишь частный случай соотношений онто– и филогенеза и соблюдается только при эволюции онтогенеза данного вида путем надставки его последних стадий – анаболии.

Биохимическая эволюция – теория, построенная на целом ряде экспериментальных исследованиях ученых разных стран, в основе которой лежит гипотеза А. И. Опарина – Д. Б. С. Холдейна (1924-1927) о возникновении жизни на Земле абиогенным путем. В опытах ученых Д. Б. С. Холдейна, С. Фокса, С. Миллера, Г. Меллера удалось воспроизвести физико-химические условия, в результате которых из неорганических веществ возникали органические, образующие, в свою очередь, подобие коацерватов.

Основные положения теории:

- 1) Органические вещества сформировались из неорганических под действием физических факторов среды.
- 2) Органические вещества взаимодействовали, образуя все более сложные вещества, в результате чего возникли ферменты и самовоспроизводящиеся системы.
- 3) Свободные гены соединялись с другими высокомолекулярными органическими веществами.

4) Вокруг них стали образовываться белково-липидные мембраны.

5) Возникли клетки.

6) Из гетеротрофных организмов развились автотрофные.

Борьба за существование — одно из основных понятий в теории эволюции Ч. Дарвина, которое он употреблял для обозначения всей совокупности отношений между особями и различными факторами внешней среды. Эти отношения определяют успех или неудачу данной особи в выживании и оставлении потомства и включают внутривидовую и межвидовую конкуренцию, а также отношения хищник - жертва, взаимодействие организмов с абиотическими факторами внешней среды и др. По Дарвину, борьба за существование — результат, с одной стороны, тенденции организмов к безграничному размножению, с другой — ограниченности природных ресурсов, необходимых для существования особей данного вида. Термин «борьба за существование» Дарвин предлагал понимать в широком и метафорическом смысле: словом «борьба» он обозначал не столько борьбу как таковую, сколько конкуренцию, а словом «существование» — не только сохранение жизни данной особи, но и ее успех в оставлении потомства. Важнейшей формой борьбы за существование Дарвин считал внутривидовую конкуренцию, поскольку особи одного вида обладают сходными жизненными потребностями. Борьба за существование приводит к элиминации значительного количества особей вида в каждом поколении и дифференцированному участию особей в размножении. Результатом борьбы за существование на основе наследственной изменчивости организмов является естественный отбор. По современным представлениям, перенаселение не является необходимым условием борьбы за существование (хотя и обостряет последнюю). Внутривидовая конкуренция и внутривидовая взаимопомощь — категории не взаимоисключающие: отношения взаимопомощи при определенных формах использования организмами ресурсов внешней среды благоприятствуют выживанию отдельных особей и повышают приспособленность вида, но они не снимают пассивной конкуренции между особями. Различия последних определяют разную степень их приспособленности и разные возможности выживания в борьбе за существование с абиотическими факторами внешней среды и организмами других видов.

Так называемый социальный дарвинизм пытался использовать концепцию борьбы за существование для объяснения и оправдания противоречий и конфликтов в человеческом обществе, имеющих

классовую природу. Такой перенос биологического понятия в область человеческих взаимоотношений неправомерен, т. к. полностью игнорирует закономерности социального развития человеческого общества.

«Бутылочное горлышко» (англ. *bottle neck*) – стадия, когда популяция состоит всего из нескольких особей, например, после действия на неё катастроф.

В

Вид (лат. *species*) – основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап их эволюции. Окончательное определение вида до сих пор не разработано. Обычно под видом понимается совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же групп особей практически полным отсутствием гибридных форм.

Видообразование – процесс возникновения новых видов в результате разветвления предковой исходной линии на несколько новых. Проблема видообразования принципиально решена Ч. Дарвином (1859) в его концепции дивергенции; последняя происходит под влиянием естественного отбора, действующего в условиях внутривидовой конкуренции в пользу особей, наиболее отличающихся от исходной формы. Если эти отличия приводят к нескрещиваемости с особями исходного вида, то обособленная форма становится новым самостоятельным видом. Промежуточные формы из-за сходимости требований к факторам существования конкурируют интенсивнее и быстрее вымирают. Дарвин аналогичным образом объяснил образование родов, семейств и т. д. (см. дивергенция). Основные типы видообразования: аллопатрическое (см. аллопатрическое видообразование) и симпатрическое (см. симпатрическое видообразование).

Г

Ген – основная физическая и функциональная единица наследственности, несущая информацию от одного поколения к другому. Г. представляет собой специфическую последовательность нуклеотидов в ДНК, а у некоторых вирусов – в РНК, детерминирующих или нуклеотидную последовательность транспортных РНК (тДНК), или рибосомных РНК (рДНК), или последовательность аминокислот в белках.

Термин введен В. Иогансеном в 1909 г. и нередко заменяется понятиями "наследственный фактор".

Гиббоны (лат. *Hylobates*) – один из четырёх родов семейства гиббоновые (лат. *Hylobatidae*). Этих представителей отряда приматов относят к семейству гоминид, которое включает и человека.

Гипотезы происхождения жизни. Происхождение жизни – одна из основных проблем биологии. Существует ряд гипотез возникновения жизни на Земле, среди которых гипотеза эволюции отличается наибольшей объективностью и достоверностью, наиболее полно соответствует сегодняшнему уровню знаний. Наиболее известные из них: креационизм, самопроизвольное зарождение, панспермия, биохимическая эволюция. Сторонники теории биогенеза утверждают, что все живое происходит только из живого. Их противники защищают теорию абиогенеза: самозарождение живого из неживого. Против теории самозарождения выступил флорентийский врач Ф. Реди. Положив мясо в накрытый кисеей сосуд, он доказал, что личинки мясной мухи не могут самозарождаться. Сторонники теории самозарождения не сдавались, и в 1859 г. Французская академия наук назначила специальную премию за бесспорное доказательство невозможности самозарождения. Эту премию в 1862 г. получил французский ученый Луи Пастер. Он кипятил в запаянной колбе различные питательные среды, в которых могли развиваться микроорганизмы. При длительном кипячении в колбе погибали не только микроорганизмы, но и их споры. Помня об утверждении сторонников теории абиогенеза, что мифическая «жизненная сила» не может проникнуть в запаянную колбу, Пастер присоединил к ней S-образную трубку с открытым концом. Споры микроорганизмов оседали на поверхности трубки и не могли проникнуть в питательную среду. Хорошо прокипяченная питательная среда оставалась стерильной, в ней не наблюдалось самозарождения микроорганизмов, хотя доступ воздуха (а с ним и пресловутой «жизненной силы») был обеспечен. Так Пастер доказал невозможность самозарождения жизни.

Голоцен (англ. *Holocene*) – вторая геологическая эпоха четвертичного периода, сменяющая плейстоцен. Начался 11,7 тыс. лет назад и по настоящее время.

Гоминиды (лат. *homo (hominis)* человек *sp. eidos* вид) – семейство (лат. *Hominidae*) отряда приматов (лат. *Primates*); включает как ископаемого человека (питекантроп, синантроп, неандерталец), так и современных людей.

Гориллы (лат. *Gorilla*) – род Гориллы включающий два вида: За-

падная горилла (*Gorilla gorilla*) и Восточная горилла (*Gorilla beringei*). Этих самых крупных современных представителей отряда приматов относят к семейству гоминид, которое включает и человека.

Д

Дарвинизм – материалистическая теория эволюции органического мира, основанная на воззрениях Ч. Дарвина, изложенных им в 1859 г. в книге «Происхождение видов путем естественного отбора...» и в других трудах. Движущими силами эволюции Дарвин считал наследственную изменчивость, естественный отбор. Он впервые поставил в центр внимания эволюционной теории не отдельные особи, а виды и внутривидовые группировки, в противоположность учениям Ламарка и Линнея. Собрав многочисленные доказательства существования наследственной изменчивости организмов, он выделил две основные формы изменчивости: неопределенную (наследственную) и определенную (ненаследственную), придавая основное значение в эволюции неопределенной изменчивости. В условиях одомашнивания на основе наследственной изменчивости организмов путем искусственного отбора человек создал многочисленные породы домашних животных и сорта культурных растений. По аналогии Дарвин показал, что в природе организмам любого вида свойственна постоянная борьба за существование, которая складывается из их взаимодействий с факторами внешней среды и внутривидовой конкуренции. Борьба за существование обычно приводит к гибели значительного числа особей в каждом поколении любого вида и к выборочному участию особей в размножении. Неизбежным результатом наследственной изменчивости организмов и борьбы за существование является естественный отбор – преимущественное выживание и участие в размножении наиболее приспособленных особей каждого вида. Следствиями естественного отбора являются видообразование, сопровождаемое закреплением приспособлений (адаптаций), расхождение признаков (дивергенция) и прогрессивная эволюция. Приспособленность к окружающей среде носит относительный характер. Классический дарвинизм оставил нерешенными ряд важнейших вопросов (сущность наследственности, механизмы наследственной изменчивости и др.). Однако важнейшие положения дарвинизма (учение о творческой роли естественного отбора, формирующего приспособления организмов к изменяющейся среде на основе неопределенной наследственной изменчивости) сохранили свое значение в современной теории эволюции.

Движущий отбор (направленный отбор) – одна из форм естественного отбора, благоприятствующая лишь одному направлению изменчивости и не благоприятствующая всем остальным ее вариантам, поэтому большую вероятность оставить потомство имеют особи, изменившиеся по каким-нибудь признакам по сравнению со средней для данного вида величиной (нормой). Отбирается один тип отклонений от нормы. Так появляются устойчивые к антибиотикам бактерии, засухо- и морозоустойчивые растения и т. д. Это путь возникновения новых видов, лучше приспособленных к условиям внешней среды, чем исходные (родоначальные) виды. Человек применяет этот отбор при выведении более продуктивных сортов растений и пород животных. Под контролем движущего отбора генофонд популяции изменяется как целое, т. е. не происходит дивергенции дочерних форм. Такую форму эволюции вида Дж. Симпсон (1944) назвал филетической эволюцией. В результате действия движущего отбора в генофонде популяции накапливаются и распространяются мутации, обеспечивающие изменение фенотипа в данном направлении. В популяции под действием движущего отбора от поколения к поколению происходит изменение признака в определенном направлении (ортоселекция), что при длительном действии движущего отбора в филогенетических рядах ошибочно трактуется как «внутренние тенденции» в эволюционных изменениях (номогенез, ортогенез).

Девияция (от лат. *deviatio* – отклонение) – уклонение в развитии, эволюционное изменение морфогенеза какого-либо органа на одной из средних стадий; одна из форм (модусов) филэмбриогенезов. При эволюции путем девияции рекапитуляция возможна только на стадиях онтогенеза, предшествующих измененной. Согласно А. Н. Северцову, посредством девияции у наземных позвоночных осуществлялись эволюционные преобразования рудиментарной жаберной щели между челюстной и подъязычной висцеральными дугами (брызгальца) в полость среднего уха. Сложные коренные зубы млекопитающих, судя по характеру их морфогенеза, возникли также путем девияции (см. архаллакис, анаболия).

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – высокомолекулярный полимер, состоящий из четырех дезоксирибонуклеотидов (А, Т, Ц, Г), аperiodическим чередованием которых кодируется генетическая информация вирусов, бактерий и высших организмов. ДНК может быть однонитчатой (ssДНК), как, напр., у некоторых вирусов, или двунитчатой (dsДНК) у всех высших организмов. У двунитчатой ДНК две комплементарные нити закручены в спираль, одна нить вокруг

другой с противоположной ориентацией (антипараллельны, 5' → → → 3' и, наоборот, 3' → → → 5'). Две нити удерживаются вместе водородными связями между комплементарными основаниями (А = Т; Г = Ц). ДНК способна к самоудвоению, что обеспечивает генетическую преемственность между поколениями в процессе размножения. Нарушение последовательностей нуклеотидов в цепи ДНК приводит к наследственным изменениям – мутациям.

Дендрограмма – общий термин, обозначающий схематическое представление филогенетического дерева (см. филогенетическое дерево).

Дивергенция – независимое образование различных признаков у родственных организмов. В основе дивергенции (расхождения признаков) лежит экологическая дифференциация вида на самостоятельные формы. Начальное обособление внутривидовых форм (экоэлементов) обусловлено их приспособлением к разным условиям ареала вида. Дальнейшая эволюция экоэлементов и местных популяций приводит к образованию экологических или географических рас, заканчиваясь в итоге формированием самостоятельных видов. Различия между видами одной группы в процессе эволюции все более и более углубляются, но общность признаков морфофизиологической организации сохраняется, что свидетельствует о происхождении этой группы видов от общего родоначального предка. Исходным условием разделения вида на формы, которые станут затем самостоятельными видами, является его полиморфная структура. Внешним же фактором дивергенции выступает разнообразие экологических условий. Конкретные пути дивергенции определяются взаимодействием внешних и внутренних факторов. Расхождение внутривидовых форм и видов по разным местообитаниям определяется конкуренцией за одинаковые условия, выход из которой и заключается в расселении их по разным местообитаниям. Таким образом, при дивергенции сходство между организмами объясняется общностью их происхождения, а различия – приспособлением к разным условиям среды. Дивергенция лежит в основе дивергентного видообразования.

Дизруптивный отбор (от лат. *disruptus* – разорванный), разрывающий отбор – одна из форм естественного отбора, одновременно благоприятствующая двум или нескольким направлениям изменчивости, но не благоприятствующая среднему (промежуточному) состоянию признака (фенотипа). При действии дизруптивного отбора внутри популяции обычно возникает полиморфизм – несколько отчетливо различающихся фенотипических форм. Если же разные направления

дизруптивного отбора обусловлены различиями условий внешней среды в разных частях ареала данного вида, то населяющие их аллопатрические популяции приобретают устойчивые фенотипические и генотипические различия, имеющие приспособительное значение. При снижении возможности скрещивания между такими популяциями в результате изоляции друг от друга происходит их дальнейшая дивергенция вплоть до обособления в качестве новых видов. Один из примеров действия дизруптивного отбора – развитие индустриального меланизма, описанного более чем у 70 видов бабочек в Европе и Северной Америке. Иногда дизруптивный отбор рассматривают как частный случай движущего отбора, т. к. обе эти формы отбора приводят к изменению фенотипического облика популяций в противоположность стабилизирующему отбору.

Дрейф генов – изменение частоты генов в популяции в ряду поколений под действием случайных (стохастических) факторов, приводящее, как правило, к снижению наследственной изменчивости популяций. Наиболее отчетливо проявляется при резком сокращении численности популяций в результате стихийных бедствий (лесной пожар, наводнение), массового распространения вредителей и болезней. Характерная особенность динамики генотипической структуры популяций под действием дрейфа генов состоит в усилении процесса гомозиготизации особей, которая нарастает с уменьшением численности популяций. Это нарастание обусловлено тем, что в популяциях ограниченного размера увеличивается частота близкородственных скрещиваний и в результате заметных случайных колебаний частот отдельных генов происходит закрепление одних аллелей при одновременной утрате других. Некоторые выщепившиеся гомозиготные формы в новых условиях среды могут оказаться приспособительно ценными. Они будут подхвачены отбором и смогут получить широкое распространение при последующем увеличении численности популяций. Теория дрейфа генов разработана в начале 40-х гг. XX в. американским генетиком С. Райтом и независимо от него Д. Д. Ромашовым и Н. П. Дубининым (случайные колебания частоты генов были названы ими генетико-автоматическими процессами). Эксперименты, осуществленные позднее, показали, что даже в популяциях ограниченного размера определяющая роль в динамике частоты генов принадлежит естественному отбору. Обнаружение широкого полиморфизма по белкам дало основание ряду авторов снова утверждать, что на скорость генетических преобразований популяций преимущественно влияют случайные факторы, а не естественный отбор. Этот

вопрос нельзя считать окончательно решенным, т. к. совокупность фактов, накопленных популяционной и эволюционной генетикой, по-прежнему позволяет считать отбор ведущим фактором эволюции на всех уровнях организации жизни.

Е

Естественный отбор – основной движущий фактор эволюции организмов. Учение о естественном отборе создано Ч. Дарвином (1858-1859). Независимо от Ч. Дарвина к идее естественного отбора пришел А. Уоллес (1858). По Дарвину, естественный отбор – результат борьбы за существование; выражается в преимущественном выживании и оставлении потомства наиболее приспособленными особями каждого вида организмов и гибели менее приспособленных. Необходимая предпосылка для действия естественного отбора – наследственная изменчивость организмов, его результат – формирование приспособлений организмов к конкретным условиям внешней среды. Следствия естественного отбора – увеличение разнообразия форм организмов, последовательное усложнение организации в ходе прогрессивной эволюции; вымирание менее приспособленных видов. Дарвинская концепция естественного отбора получила дальнейшее развитие в работах С. С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта, И. И. Шмальгаузена, Дж. Холдейна, Ф. Г. Добржанского и др. Генетическая сущность естественного отбора заключается в дифференцированном (неслучайном) сохранении в популяции определенных генотипов и избирательном участии их в передаче генов следующему поколению. Естественный отбор воздействует не на отдельный фенотипический признак, а на определенный фенотип (организм со всей совокупностью его признаков), сформированный в результате взаимодействия генотипа (имеющего характерную норму реакции) с факторами окружающей среды. Естественный отбор представляет собой вероятностный процесс. Непосредственно он не является причиной изменчивости организмов, однако может воздействовать на частоту и преобладающие направления мутаций, оказывая определяющее влияние на темпы и направления эволюционного процесса (творческая роль естественного отбора). Степень воздействия естественного отбора на популяции организмов называется интенсивностью давления естественного отбора. Действие естественного отбора отчетливо обнаруживается лишь в достаточно больших популяциях (сотни и более особей), т. к. по мере сокращения их численности возрастает роль случайных факторов, уменьшающих его эффективность. Отбор может воздей-

ствовать не только на отдельные организмы (индивидуальный отбор), но и на целые группировки (так называемый групповой отбор), при этом он может благоприятствовать сохранению таких признаков отдельных особей, которые полезны не самим их обладателям, а группе в целом. У высших животных так формируются «альтруистические» признаки, например крики тревоги у птиц, которыми данная особь обнаруживает себя, но сообщает об опасности другим особям своего вида. Естественный отбор в природе действует в различных направлениях и, соответственно, приводит к разным результатам. Поэтому различают несколько форм естественного отбора, в том числе движущий отбор, дизруптивный отбор, стабилизирующий отбор. Частный случай естественного отбора – половой отбор. Отказ от признания естественного отбора в качестве главного движущего фактора эволюции характерен для различных концепций антидарвинизма (см. искусственный отбор).

Ж

Жизнь – одна из форм существования материи, закономерно возникающая при определенных условиях в процессе развития. Живые организмы отличаются от неживых объектов совокупностью признаков: обменом энергии, вещества и информации, способностью к росту, развитию, размножению, к поддержанию определенной структуры, регуляции своей структуры и функций, а также раздражимостью, разнообразными формами движения, приспособляемости к среде и т. п.

З

Закон гомологических рядов – открыт Н. И. Вавиловым в 1920 году закон, согласно которому генетически близкие виды и роды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов.

Звездная стадия истории Земли – предполагаемая ранняя стадия (возраст – более 6 млрд. лет), когда Земля представляла собой раскаленный до температуры свыше 1000 °С шар. Все химические элементы находились в виде атомов. Вследствие вращательного движения при постепенном снижении температуры атомы тяжелых металлов перемещались к центру Земли, а на поверхности оставались

атомы легких элементов (N, H, C, O). При их взаимодействии образовывалось много газов, поднимавшихся наверх.

И

Идиоадаптация – частное приспособление организмов к определенному образу жизни в конкретных условиях внешней среды. Идиоадаптация не сказывается существенно на общем уровне организации данной группы в отличие от ароморфоза и регрессивных изменений – катарморфоза. Примеры идиоадаптации: разные типы клювов у птиц в связи с использованием различной пищи и способов ее добывания, разные приспособления для распространения семян у растений и т. д.

Изменчивость – свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах). Благодаря изменчивости отдельных особей популяция оказывается разнородной. Ненаследственная изменчивость возникает в процессе индивидуального развития организмов под влиянием конкретных условий среды, вызывающих у всех особей одного вида сходные изменения, поэтому Ч. Дарвин назвал эту изменчивость определенной. Однако степень таких изменений у отдельных индивидуумов может быть различной. Ненаследственная, или модификационная, изменчивость не связана с изменением генов. Но способность к модификации определяется генотипом. Например, антилопа гну зимой в заповеднике Аскания-Нова отращивает густой подшерсток, а антилопа канна к такой модификации не способна и зимовать может только в отапливаемых помещениях. Наследственная изменчивость – основа разнообразия живых организмов и главное условие их способности к эволюционному развитию. В основе генотипической изменчивости могут лежать мутации или новые комбинации аллелей, образующиеся за счет механизма распределения хромосом в мейозе, процесса кроссинговера и случайной встречи гамет при оплодотворении. Для понимания эволюционного процесса нужно иметь в виду, что естественный отбор в равной мере учитывает как генотипические, так и модификационные изменения фенотипа, но наследуются только первые. Изменчивость – один из важнейших факторов эволюции, обеспечивающий приспособленность популяций и видов к изменяющимся условиям существования. Генетическая изменчивость лежит в основе практической селекции при создании новых пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов; модификационная – при подборе условий существования организмов,

в которых реализуется один из пределов нормы реакции для особей данного генотипа.

Изоляция – исключение или затруднение свободного скрещивания между особями одного вида, ведущее к обособлению внутривидовых групп и новых видов. Географическая изоляция – обособление определенной популяции от других популяций того же вида каким-либо труднопреодолимым географическим барьером. Географическая изоляция – один из важных факторов видообразования, т. к. она препятствует скрещиванию и тем самым – обмену наследственной информацией между обособленными популяциями. Репродуктивная (биологическая) изоляция – нескрещиваемость в природных условиях между обитающими вместе организмами. Выделяют несколько основных форм репродуктивной изоляции (этологическая, экологическая, сезонная, генетическая и т. д.), которые возникают независимо друг от друга и могут сочетаться в любых комбинациях. Репродуктивная изоляция обуславливает возникновение независимости генофондов двух популяций, которые после этого могут стать самостоятельными видами. Возникновению репродуктивной изоляции часто способствует длительная географическая изоляция.

Искусственный отбор – выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном отношении особей животных и растений данного вида, породы или сорта для получения от них потомства с желаемыми свойствами. Основы теории искусственного отбора заложены Ч. Дарвином (1859), который показал, что искусственный отбор является основным фактором, обусловившим возникновение пород домашних животных и сортов сельскохозяйственных растений. Бессознательный искусственный отбор осуществлялся уже на первых этапах одомашнивания человеком животных и окультуривания растений. К XVIII в. сформировался методический искусственный отбор, сохранивший свое значение и в современном растениеводстве и животноводстве и ставший ныне наукой о методах создания сортов растений, пород животных и самостоятельной отраслью сельскохозяйственного производства. Искусственный отбор ведется по отдельным, интересующим человека признакам, что может приводить к распадению генетических и морфогенетических корреляционных систем организмов, тогда как естественный отбор, благоприятствующий лишь тем особенностям организмов, которые повышают их приспособленность, способствует закреплению целых комплексов приспособительных признаков. Поэтому нередко, как побочный результат искусственного отбора, выявляется фенотипический эффект различных генов, которые

прежде были блокированы действием генов-репрессоров в составе соответствующих генетических комплексов. В результате фенотипическая изменчивость организмов, подвергаемых действию искусственного отбора, повышается, а общая жизнеспособность снижается. Искусственный отбор проводится в виде двух основных форм: массовый отбор – выбраковка всех особей по фенотипу (окраска, форма, высота и т. д.), не соответствующих породным или сортовым качествам; индивидуальный отбор – отбор отдельных особей с учетом наследственной устойчивости их признаков, обеспечивающий совершенствование сортовых и породных качеств. В связи с рецессивностью большинства мутаций, служащих источником фенотипической изменчивости, подвергаемой искусственному отбору, для более быстрого закрепления новых признаков используют инбридинг. Последний имеет и отрицательные последствия (снижение генетического разнообразия, переход в гомозиготное состояние нежелательных рецессивных аллелей), для ликвидации которых применяют аутбридинг, повышающий гетерозиготность организмов (см. естественный отбор).

К

Кайнозойская эра (от греч. *kainos* – новый и *zoe* – жизнь) – эра новой жизни, которая длится 67 млн. лет и продолжается в наши дни. Среди растений наступило господство покрытосеменных (цветковых), животный мир характеризовался расцветом млекопитающих, птиц и насекомых. Кайнозойская эра – эра возникновения на Земле человека, культурных растений и домашних животных. Эра представлена тремя периодами: палеогеном, неогеном и антропогеном. Палеоген и неоген объединяются в третичный период (см. третичный период). Антропоген называется еще четвертичным периодом (см. четвертичный период).

Катаморфоз – регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования. Катаморфоз часто связан с потерей организмами в процессе эволюции некоторых приспособлений к частным условиям существования. Генетическая основа катаморфоза – накопление мутаций, вызывающих недоразвитие органов, потерявших свое значение при переходе, например к неподвижному образу жизни. Однако у таких организмов могут появляться и прогрессивные изменения в отдельных системах органов.

Катастрофизм, или теория катастроф (от греч. *katastrophe* – переворот) – учение, рассматривающее геологическую историю Земли как чередование длительных эпох относительного покоя и сравни-

тельно коротких катастрофических событий, резко преобразовавших лик планеты. В 1812 г. основоположник палеонтологии Ж. Кювье, окончательно установивший последовательную смену в пластах Земли отличных друг от друга фаун и флор, выдвинул гипотезу о катастрофах как причинах изменения органического мира в геологическом прошлом. Согласно Кювье, в результате стихийных бедствий (катастроф) на значительной части земной поверхности погибали все растения и животные, а затем на их место приходили новые формы, уцелевшие на других участках и никак не связанные с предыдущими. Хотя Кювье отмечал постепенное усложнение органических форм по мере продвижения от более древних пластов к новейшим, он полностью отрицал учение Ламарка об эволюции живой природы, происхождение поздних форм от более ранних и отстаивал креационистские взгляды о неизменяемости видов.

Кладограмма – филогенетическое дерево, не содержащее информации о длинах ветвей.

Конвергенция (от лат. *converge* – приближаюсь, схожусь) – независимое развитие сходных признаков у разных групп организмов в сходных условиях внешней среды. Сходство признаков, возникающее в результате конвергенции, называется аналогией, в отличие от гомологии – сходства, основанного на происхождении разных групп от общего предка путем дивергенции. Термин «конвергенция» введен Ч. Дарвином. Конвергенция может затрагивать особенности строения любых органов. Так возникли, например, сходство формы тела и конечностей у быстро плавающих рыб (хрящевых и костных) и морских млекопитающих (дельфинов); сходство крыльев у птиц и рукокрылых млекопитающих; сходство формы тела у прыгающих млекопитающих; сходство вегетативных органов (стебли с фотосинтезирующей тканью, редуцированные шиповидные листья) у различных суккулентных растений (кактусов, молочаев и др.) и т. д. В сходных местобитаниях, разобщенных во времени и пространстве, могут конвергентно развиваться целые биоценозы, включающие ряды конвергентных видов. Так, в Австралии эволюция сумчатых млекопитающих привела к формированию многих видов, конвергентных с видами плацентарных млекопитающих, обитающих на других материках (волк – сумчатый волк и т. д.).

Конкуренция (от лат. *concurro* – сбегаюсь, сталкиваюсь) – взаимоотношения между организмами одного и того же вида (внутривидовая конкуренция) или разных видов (межвидовая конкуренция), соревнующимися за одни и те же ресурсы внешней среды при недостат-

ке последних. Внутривидовую конкуренцию Ч. Дарвин (1859) рассматривал как важнейшую форму борьбы за существование. При этом наиболее острая конкуренция, по Дарвину, имеет место между более сходными особями вида. Это способствует преимущественному сохранению в каждом поколении наиболее отличающихся друг от друга вариантов особей и в конечном итоге ведет к дивергенции. По современным представлениям, внутривидовая конкуренция не играет той решающей роли в процессах видообразования, которую отводил ей Дарвин, хотя существенно повышает интенсивность отбора. Межвидовая конкуренция имеет место между особями экологически близких видов. Она может быть пассивной (потребление ресурсов внешней среды, необходимых обоим видам) и активной (подавление одного вида другим). Часто межвидовая конкуренция возникает между близкородственными видами при установлении вторичного перекрытия ареалов, когда географическая изоляция нарушается уже после завершения процессов аллопатрического видообразования. Зачастую при этом имеют место антагонистические отношения между родственными видами, когда один вид вытесняет другой (принцип конкурентного исключения, или Гаузе принцип). Естественный отбор при межвидовой конкуренции направлен на увеличение экологических различий между конкурирующими видами и образование ими разных экологических ниш.

Креационизм – концепция постоянства видов, рассматривающая разнообразие органического мира как результат его творения богом. Формирование креационизма в биологии связано с переходом в конце XVIII – начале XIX в. к систематическому изучению морфологии, физиологии, индивидуального развития и размножения организмов, положившему конец представлениям о внезапных превращениях видов и возникновении сложных организмов в результате случайного сочетания отдельных органов. Сторонники идеи постоянства видов (К. Линней, Ж. Кювье, Ч. Лайель) доказывали, что виды реально существуют, что они устойчивы, а размах их изменчивости под влиянием внутренних и внешних факторов имеет строгие пределы. Линней утверждал, что видов существует столько, сколько их было создано во время «творения мира». Стремясь снять противоречие между данными об устойчивости современных видов и данными палеонтологии, Кювье создал теорию катастроф (см. катастрофизм). Последователи Кювье придавали этой теории откровенно креационистский характер и насчитывали десятки периодов полного обновления органического мира Земли в результате деятельности творца. Благодаря широкому и

быстрому признанию дарвинизма, уже с середины 60-х гг. XIX в. креационизм утратил свое значение в биологии и сохранился главным образом в философских и религиозных доктринах.

Кроманьонцы (фр. *Homme de Cro-Magnon*) – одна из групп ископаемых неоантропов. Название происходит от грота Кро-Маньон (Франция), где в 1868 г. было обнаружено несколько скелетов людей этого типа. Костные остатки кроманьонцев известны с 1823 г. из позднего плейстоцена Европы. Часто термином «кроманьонец» обозначают всех первых людей современного вида, живших в конце каменного века по всей Земле. Абсолютный возраст – 30-35 тыс. лет. Кроманьонцы отличались высоким ростом (до 190 см), большим объемом мозговой коробки, широким и коротким лицом, прямоугольными глазницами. Охотники-собиратели. Кроманьонцы – творцы ориньякской культуры позднего палеолита и образцов первобытного искусства (наскальные пещерные рисунки). Строили постоянные жилища из бивней и шкур мамонтов, а в Сибири – из камня. Характерна шитая одежда. Социальная организация – родовое общество. Современный человек характеризуется небывалым психическим развитием. Главной чертой было развитие интеллекта, способности к искусству. Они охраняли слабых, женщин, детей, стариков и этим обеспечили свое процветание. Важнейший вклад этих людей в историю человечества – приручение ими ряда животных и развитие земледелия, выведение культурных растений.

Л

Ламаркизм – эволюционная теория Ж.-Б. Ламарка. Ее основные положения изложены им в труде «Философия зоологии» (1809). Ламаркизм – первая целостная эволюционная концепция, тесно связанная с развитием трансформизма в истории эволюционного учения. По Ламарку, организмы изменчивы; виды условны и постепенно преобразуются в новые виды; общая тенденция исторических изменений организмов – постепенное совершенствование их организации (градация), движущей силой которой является изначальное, заложенное творцом стремление природы к прогрессу; организмам присуща изначальная способность целесообразно реагировать на изменения внешних условий; изменения организмов, приобретенные в течение жизни в ответ на изменения условий, наследуются. В теории Ламарка были впервые объединены идея изменяемости видов (которую разделяли все трансформисты) и идея прогрессивной эволюции, но не было найдено объяснения механизмов эволюционного процесса.

М

Макроэволюция – эволюционные преобразования, ведущие к образованию систематических единиц более высокого ранга, чем вид (родов, семейств, отрядов, классов и т. д.). Макроэволюция – надвидовая эволюция, в отличие от микроэволюции, происходящей внутри вида, внутри его популяций. Однако принципиальных отличий между этими процессами нет, т. к. в основе макроэволюционных преобразований лежат микроэволюционные. Высшая систематическая группа берет начало в процессах микроэволюции, происходящих в популяциях. В макроэволюции действуют те же процессы – борьба за существование, естественный отбор и связанное с ними вымирание. Макроэволюция носит дивергентный характер, так же как и микроэволюция. Макроэволюция представляет собой обобщенную картину эволюционных изменений, наблюдаемую в широкой исторической перспективе. Поэтому только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира, которые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

Мезозойская эра (от греч. *mesos* – средний и *zoe* – жизнь) – средняя эра в развитии жизни на Земле, наступившая после палеозоя. Эра пресмыкающихся (рептилий) и голосеменных. Рептилии заселяли всю сушу, море и воздух. Началась около 240 млн. лет назад, подразделяется на три периода: триасовый, юрский, меловой.

В триасовый и юрский периоды господствовали голосеменные растения и гигантские пресмыкающиеся; незначительное место занимали теплокровные животные – птицы, яйцекладущие, сумчатые и мелкие плацентарные млекопитающие. В середине мелового периода резко изменился климат: усилилась солнечная радиация, стало более сухо и жарко. Началось бурное развитие и распространение на Земле покрытосеменных. Изменилась и фауна: вымерли гигантские пресмыкающиеся, а их место заняли млекопитающие, птицы, общественные насекомые (осы, пчелы, термиты).

Место человека в системе животного мира. Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорсальной полый нервной трубки, двусторонней симметрии в строении тела определяет принадлежность человека к типу хордовых (Chordata). Развитие позвоночного столба, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей – к подтипу позвоночных (Vertebrata). Теплокровность, развитие млечных желез,

наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих (*Mammalia*). Развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту определяют принадлежность человека к подклассу плацентарных (*Eutheria*). Множество более частных признаков четко определяют положение человека в системе отряда приматов (*Primates*). Итак, с биологической точки зрения, человек – один из видов млекопитающих, относящихся к отряду приматов, подотряду узконосых. Современные человекообразные обезьяны – шимпанзе, гориллы, орангутаны, гиббоны – представляют формы, около 10-15 млн. лет назад уклонившиеся от линии развития, общей с человеком.

Микроэволюция – совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях вида и приводящих к изменениям генофондов этих популяций и образованию новых видов. Микроэволюция происходит на основе наследственной изменчивости под контролем естественного отбора. Генетическая изменчивость – источник появления новых признаков, отбор – единственный творческий фактор микроэволюции, направляющий эволюционные изменения по пути формирования адаптаций организмов к изменяющимся условиям среды. На характер процессов микроэволюции могут оказывать влияние колебания численности популяций, миграция, связанная с обменом генетической информацией между ними, их изоляция и дрейф генов. Процессы микроэволюции приводят в конечном итоге к видообразованию.

Миоцен (англ. *Miocene*) – первая геологическая эпоха неогенового периода. Начался 23,03 млн. лет назад и закончился 5,33 млн. лет назад. Эпохе миоцена предшествует эпоха олигоцена, а последовательницей является эпоха плиоцена. Автор термина – шотландский учёный Ч. Лайель, в изобретении термина ему также помогал его друг У. Уэвелл.

Митохондриальный геном – кольцевая двунитевая молекула ДНК, входящая в состав митохондрий (размер мтДНК у животных обычно около 16 тыс. пар оснований, а в различных группах растений и микроорганизмов эта величина существенно больше и высокоизменчива); М.Г. включает гены тРНК и рРНК, некоторых ферментов (субъединицы АТФазы, цитохромоксидазы и др.), в нем имеются некоторые отклонения от универсального триплетного кода (например, триплет УГА, являющийся стоп-кодоном в ядерном геноме, в М.Г. животных кодирует триптофан); как правило, М.Г. наследуется по материнскому типу; анализ структуры мтДНК с использованием ре-

стриктаз широко применяется в популяционно-генетических исследованиях, а также для решения вопросов эволюции.

Модификации – изменения признаков организма (его фенотипа), вызванные факторами внешней среды и не связанные с изменениями генотипа. Модификации являются изменениями в пределах нормы реакции, которая контролируется генотипом. Основой существования модификаций является то, что фенотип – это результат взаимодействия генотипа и внешних условий, поэтому изменение внешних условий может вызвать изменения фенотипа, не затрагивая генотип. Эволюционное значение модификаций заключается в том, что они позволяют организмам выжить за счет адаптации к изменяющимся в течение их жизни факторам внешней среды. Изучение модификационной изменчивости позволило сформулировать несколько общих правил:

- 1) модификации определены – это значит, что каждый внешний фактор вызывает изменение определенных признаков в определенных направлениях;

- 2) степень изменения признака прямо пропорциональна силе или длительности действия внешнего фактора, вызвавшего модификацию;

- 3) модификации большей частью имеют приспособительное (адаптивное) значение;

- 4) нередко обратимы в течение жизни особи, т. е. постепенно исчезают после прекращения действия внешнего фактора, вызвавшего модификацию (например, загар, мышечное развитие и т. д.);

- 5) не наследуются.

Молекулярная филогенетика – способ установления родственных связей между живыми организмами на основании изучения структуры полимерных макромолекул – ДНК, РНК и белков. Результатом молекулярно-филогенетического анализа является построение филогенетического дерева живых организмов.

Молекулярные часы (англ. *molecular clock*) – метод датирования филогенетических событий (расхождений видов или других таксонов), основанный на гипотезе, согласно которой эволюционно значимые замены мономеров в нуклеиновых кислотах или аминокислот в белках происходят с практически постоянной скоростью.

Мутагенез (от лат. *mutatio* – изменение, греч. *genesis* – зарождение, развитие) – искусственное получение мутаций с помощью физических или химических мутагенов. Один из важнейших приемов экспериментальной генетики. В селекции мутагенез используют для получения перспективных мутантов, животных, растений и микроор-

ганизмов. Часто термины «мутагенез» и «мутационный процесс» отождествляются, что не оправдано, т. к. мутационный процесс – это многоэтапный процесс возникновения спонтанных или индуцированных мутаций, а мутагенез – процесс индукции мутаций.

Открытие мутационного процесса в начале XX в. было связано с изучением генетических эффектов ионизирующей радиации и положило начало исследованию причин и механизмов наследственной изменчивости. Успеху в этом направлении способствовали:

- выявление мутагенного действия рентгеновских лучей;
- обнаружение систем, позволяющих отличить мутации в хромосомах от повреждений митотического аппарата или компонентов цитоплазмы;
- разработка методов количественного учета вновь возникающих мутаций.

Мутагены – физические и химические факторы, воздействие которых на живые организмы приводит к появлению мутаций с частотой, превышающей уровень спонтанных мутаций. К физическим мутагенам относятся все виды ионизирующих излучений (гамма- и рентгеновские лучи, протоны, нейтроны и др.), ультрафиолетовое излучение, высокие и низкие температуры, к химическим – многие алкилирующие соединения, аналоги азотистых оснований нуклеиновых кислот, некоторые биополимеры (чужеродные ДНК или РНК), алкалоиды и мн. др. Мутагены, увеличивающие частоту мутаций в сотни раз (нитрозопроизводные мочевины), называются супермутагенами. Мутагены нередко являются канцерогенами и тератогенами. Созданы специальные институты и лаборатории, проверяющие на мутагенность все новые химические соединения.

Мутант – наследственно измененная в результате мутации форма организма. Мутанты могут возникать спонтанно или под воздействием мутагенов. Большинство мутантов отличается от исходных организмов (так называемых диких форм) нарушениями различных структур и функций и, как правило, имеют пониженную жизнеспособность. Гораздо реже возникают мутанты, обладающие в обычных условиях среды селективными преимуществами (в том числе при искусственном отборе – хозяйственно-ценными). Такие мутанты широко используют для выведения новых сортов растений и пород животных, а также для получения штаммов микроорганизмов – продуцентов аминокислот, витаминов, антибиотиков и других биологически активных веществ. В генетике мутанты используют для изучения закономерностей мутационного процесса, строения и функционирования

ния генетического аппарата, путей биосинтеза различных веществ и др. Мутанты играют важную роль в эволюции, т. к. представляют собой исходный материал для естественного отбора.

Мутации – внезапные, естественные (спонтанные) или вызванные искусственно (индуцированные) наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма. В зависимости от характера изменений в генетическом материале различают мутации генные (точковые), хромосомные (абберации) и геномные (изменение числа хромосом). Генные мутации, составляющие основную долю всех мутаций, вызывают самые разнообразные изменения признаков. Большинство из мутаций вредны для организма (вызывают наследственные заболевания, уродства или даже гибель носителя мутации). Очень редко возникают генные мутации, улучшающие те или иные свойства, но именно они дают основной материал для естественного и искусственного отбора, являясь необходимым условием эволюции в природе и селекции полезных форм растений, животных и микроорганизмов. Основные характеристики мутаций, отличающие их от ненаследуемых изменений (см. модификации):

1) неопределенность – один и тот же внешний фактор может вызывать изменения разных признаков в разных направлениях; разные внешние факторы могут вызывать одинаковые изменения;

2) степень изменения признака не зависит от силы или длительности действия внешнего фактора, вызвавшего изменение;

3) за редкими исключениями не имеют адаптивного значения;

4) необратимы, т. е. не исчезают в течение всей жизни особи;

5) наследуются.

Мутации различают:

1) по происхождению:

- спонтанные (возникают самопроизвольно),

- индуцированные (возникают при экспериментальном воздействии на генетический материал);

2) по проявлению в гетерозиготном состоянии:

- доминантные,

- рецессивные;

3) по направлению:

- прямые (переводят состояние дикого типа в качественно иное состояние),

- обратные (иначе – реверсии, возвращают мутантное состояние к дикому типу);

4) по уровню организации изменяемого генетического материала:

- геномные,
- хромосомные,
- генные;

5) по силе проявления аллелей:

- гиперморфные (приводят к усилению действия гена за счет увеличения количества синтезируемого под его контролем продукта),
- гипоморфные (ослабляют действие гена за счет уменьшения количества биохимического продукта, кодируемого аллелем дикого типа),
- неоморфные (кодируют синтез продукта, отличающегося от синтезируемого под контролем аллеля дикого типа, и не взаимодействуют с ним),
- аморфные (инактивируют действие гена),
- антиморфные (действуют противоположно аллелям дикого типа);

6) по влиянию на жизнеспособность и/или плодовитость особей:

- летальные (обуславливают гибель мутанта),
- полулетальные (снижают жизнеспособность, мутанты обычно не доживают до репродуктивного возраста; согласно другому подходу, полулетальные мутации обуславливают гибель половины несущих их особей),
- условно летальные (мутации не проявляются в одних – пермиссивных условиях и летальны в других – непермиссивных условиях),
- стерильные (не влияют на жизнеспособность, но резко снижают плодовитость),
- нейтральные (не влияют на жизнеспособность и плодовитость),
- повышающие жизнеспособность и плодовитость особей (жизнеспособность количественно характеризует уровень выживаемости выборки рассматриваемого фенотипического класса по сравнению с другой выборкой в идентичных условиях внешней среды; под плодовитостью подразумевается способность организмов приносить жизнеспособное потомство; часто плодовитость характеризует число потомков одной особи женского пола, родившихся на протяжении ее репродуктивного периода);

7) по характеру регистрируемого проявления:

- морфологические,
- физиологические,
- поведенческие (этологические),

- биохимические и др. (подобное деление мутаций весьма условно: любой признак имеет биохимическую основу, физиологический механизм и морфологическое выражение);

8) по локализации изменяемого генетического материала:

- цитоплазматические (митохондриальные, пластидные),

- ядерные;

9) по месту возникновения и характеру наследования:

- генеративные (возникают в клетках полового зачатка и в половых клетках и передаются по наследству; при этом мутация, появившаяся на стадии яйцеклетки или сперматозоида, останется единичной, а мутация, возникшая на ранней стадии оогенеза или сперматогенеза, размножится в количестве, пропорциональном числу прошедших клеточных делений, при этом часть зрелых половых клеток будет нести мутантный аллель, а у другой части генотип останется неизменным),

- соматические (они возникают в соматических клетках и либо приводят к появлению мозаиков/химер у организмов, размножающихся исключительно половым путем, либо наследуются у организмов, имеющих бесполое размножение. Если из мутировавшей соматической клетки растения развивается почка, а из нее – побег, то он будет нести мутантный признак и в перспективе может дать начало новому виду, а в случае селекции - новому сорту).

Мутации генные (точковые) – изменения числа и/или последовательности нуклеотидов в структуре ДНК (вставки, выпадения, перемещения, замещения нуклеотидов) в пределах отдельных генов, приводящие к изменению количества или качества соответствующих белковых продуктов. Замены оснований приводят к появлению трех типов мутантных кодонов: с измененным смыслом (миссенс-мутации), с неизмененным смыслом (нейтральные мутации) и бессмысленных, или терминирующих, кодонов (нонсенс-мутации). В результате *миссенс*-мутации в кодируемом данным геном полипептиде одна аминокислота замещается на другую, поэтому фенотипическое проявление мутации зависит от функциональной значимости затронутого домена. Так, замены аминокислот в активных центрах белков могут сопровождаться полной потерей их функциональной активности. К примеру, миссенс-мутация в 553-м кодоне гена FAS, приводящая к замене лейцина на пролин, делает продукт этого гена неспособным комплектировать функциональный дефект в клетках больных анемией Фанкони. В результате *нонсенс*-мутации кодон, определяющий какую-либо аминокислоту, превращается в один из стоп-кодонов, не

транслирующихся на рибосомах (UAA, UAG, UGA). Появление такого кодона не в конце структурного гена, а внутри него приводит к преждевременной терминации трансляции и обрыву полипептидной цепи. Нонсенс-мутации обладают наибольшим повреждающим действием, т. к. образующиеся при преждевременной терминации трансляции белки не способны к модификации, часто не защищены от действия протеолитических ферментов и быстро деградируют. *Вставки, перемещения или выпадения отдельных оснований* или их коротких последовательностей в пределах гена вызывают сдвиг рамки считывания (*фреймшифт*-мутации). При возникновении мутаций со сдвигом рамки считывания меняются все триплеты ниже сайта дупликации или делеции по ходу считывания, при этом повышается вероятность возникновения стоп-кодонов и, соответственно, терминации трансляции. С точки зрения структурно-функциональной организации генов, происходящие внутри них замены, вставки, выпадения, перемещения нуклеотидов можно объединить в следующие группы:

1) мутации в регуляторных областях генов:

- мутации в промоторной части снижают уровень синтеза белкового продукта;
- мутации в сайте полиаденилирования снижают уровень транскрипции; таким образом, мутации в регуляторных нетранслируемых областях генов вызывают количественные изменения соответствующих продуктов и проявляются фенотипически (клинически) в зависимости от порогового уровня белков, при котором их функция еще сохраняется;

2) мутации в кодирующих областях генов:

- мутации в экзонах могут приводить к преждевременному окончанию белкового синтеза: в результате мутаций внутри экзона гена гемоглобина белковая цепь оказывается укороченной и не обладает активностью;
- мутации в интронах способны генерировать новые сайты сплайсинга, которые, конкурируя с нормальными (исходными), в итоге заменяют их;
- мутации в сайтах сплайсинга (на стыках экзонов и интронов) нарушают процессинг первичного РНК-транскрипта и приводят к трансляции бессмысленных белков: удлиненного при неправильном вырезании интронов либо укороченного при вырезании экзонов. Замены нуклеотидов в кодирующих областях генов, не сопровождающиеся заменами аминокислот в силу вырожденности генетического кода, приводят к нейтральным мутациям, не оказывающим заметного

влияния ни на функцию соответствующего белка, ни на его структуру.

Мутации геномные. К этому классу мутаций относятся изменения кариотипа, выражающиеся в уменьшении или увеличении числа хромосомных наборов либо числа отдельных хромосом. Существует несколько типов геномных мутаций:

1. *Гаплоидия* – уменьшение числа хромосом в кариотипе вдвое. Соматические клетки гаплоидного организма содержат одинарный (гаплоидный) набор хромосом (n). Фенотип гаплоидов имеет следующие особенности:

- у них проявляются рецессивные гены;
- гаплоидные организмы мельче диплоидных, поскольку их клетки вследствие уменьшения дозы генов имеют меньший размер;
- гаплоиды почти бесплодны, поскольку хромосомы не имеют гомологов и в процессе мейоза образуются несбалансированные гаметы. В редких случаях могут сформироваться гаметы с нередуцированным гаплоидным набором хромосом. У растений слияние таких гамет в процессе самоопыления или при искусственной полиплоидизации дает диплоидную гомозиготу по всем генам, что весьма ценно для решения определенных селекционных задач. Естественная гаплоидия встречается в жизненном цикле низших грибов, бактерий и одноклеточных водорослей. У некоторых видов членистоногих и насекомых гаплоидными являются самцы, развивающиеся из неоплодотворенных клеток. Экспериментально гаплоидные формы были получены у пшеницы, кукурузы и других растений при опылении их либо пылью отдаленного вида, либо пылью, хромосомный аппарат которой был инактивирован облучением (оба способа стимулировали партеногенетическое развитие яйцеклетки). У человека гаплоидный набор хромосом содержится в норме только в гаметах.

2. *Полиплоидия* – кратное увеличение числа хромосомных наборов в клетке. Обычно соматические клетки содержат диплоидный набор хромосом ($2n$), но иногда возникают триплоидные ($3n$), тетраплоидные ($4n$) и т. д. клетки и даже целые организмы. Полиплоиды с повторенным несколько раз одним и тем же набором хромосом называют аутополиплоидами, а полученные от скрещивания организмов, принадлежащих к различным видам – аллополиплоидами. Роль полиплоидии исключительно велика в происхождении культурных растений и их селекции. Полиплоидными являются все или большинство культивируемых сортов пшеницы, овса, риса, свеклы, картофеля, сливы, яблони, апельсина и мн. др. Аутополиплоидные мутанты растений

обычно крупнее исходной формы. Тетраплоиды, как правило, имеют большую вегетативную массу. Однако у них может резко уменьшиться плодовитость из-за нерасхождения поливалентов в мейозе. Триплоиды – крупные и мощные растения, но полностью или почти полностью стерильные, поскольку их гаметы содержат неполный набор хромосом. Аутополиплоидные виды размножаются вегетативным способом, поскольку плоды таких растений не содержат семян. У животных аутополиплоиды известны в основном среди гермафродитов (например, земляных червей) и у видов с партеногенетическими самками – дающими жизнеспособное потомство без оплодотворения (некоторые насекомые, ракообразные, рыбы). Такое весьма ограниченное значение полиплоидии в животном мире обусловлено тем, что она нарушает баланс между аутосомами и половыми хромосомами. И немногие аллополиплоидные формы, полученные человеком, как правило, бесплодны. Полиплоидия может возникнуть в результате: 1) нарушения расхождения хромосом в митозе; 2) слияния клеток соматических тканей либо их ядер; 3) нарушений мейоза, приводящих к образованию гамет с нередуцированным числом хромосом.

3. *Анеуплоидия* (анеусомия) – не кратное гаплоидному набору изменение числа хромосом в клетках организма за счет потери или добавления отдельных хромосом. Нуллисомия – отсутствие обоих гомологов какой-либо одной (или, весьма редко, большего числа) пар хромосом; общее число хромосом в такой клетке равно $(2n - 2)$. Нуллисомия характерна для некоторых сортов мягкой пшеницы, полученных в результате скрещивания между собой моносомных растений. Основным механизмом возникновения нуллисомии – потеря в процессе мейоза хромосомы, не имеющей партнера. Случаев нуллисомии у человека не описано.

Моносомия – утрата одного из гомологов по одной или большему числу пар хромосом, число хромосом равно $(2n - 1)$. Наиболее известная моносомия у человека носит название синдрома Шерешевского-Тернера: женщины с кариотипом $45, X0$ имеют только одну половую X-хромосому.

Полисомия – избыточное число гомологичных хромосом на одну, реже – на большее число хромосом в наборе. Наличие одной дополнительной гомологичной хромосомы приводит к трисомии $(2n + 1)$, двух – к тетрасомии $(2n + 2)$. Трисомные формы хорошо изучены у растений и животных. У человека (мужчины) описан синдром Клайнфельтера с трисомией по половым хромосомам $47, XXY$ и его варианты: с тетрасомией – $48, XXXY$, либо $48, XYYY$, либо $48, XXYY$; а так-

же с пентасомией - 49,XXXXY либо 49,XXXY. Как определенная нозологическая единица у женщин выделена полисомия по половым хромосомам: синдром трипло-Х, а также тетра- и пентасомия по Х-хромосоме. К числу наиболее распространенных синдромов с полными три-сомиями по отдельным аутосомам могут быть отнесены синдромы: Патау (47,+13), Эдвардса (47,+18) и Дауна (47,+21). Большая часть эмбрионов с трисомиями по хромосомам 13 и 18 погибает на ранних стадиях развития. Частота трисомиков по хромосоме 21 довольно высока и составляет 1-2 на 1000 новорожденных. Кроме того, у человека описаны синдромы полной трисомии по хромосомам 8, 9 и 22.

Мутации хромосомные (хромосомные aberrации или перестройки) – изменение структуры хромосом: уменьшение или увеличение их размеров или изменение положения их частей. Существует несколько типов хромосомных aberrаций:

1. *Делеции* – утрата участка хромосомы с образованием центрического (содержащего центромеру) и ацентрического (бесцентромерного) фрагментов. Делеции – результат разрыва хромосом. Организмы, гетерозиготные по делеции, гемизиготны (т. е. имеют только одну дозу генов) по утраченным локусам, поэтому все рецессивные гены соответствующих локусов в интактном гомологе проявляются фенотипически. Протяженные делеции обычно летальны в гомозиготном состоянии, а также в гемизиготном, если делеция произошла в Х-хромосоме. Мелкие делеции, как правило, не вызывают столь серьезных нарушений генного баланса и могут сохраняться в гомозиготном состоянии. Часто делеции сопровождаются понижением жизнеспособности и плодовитости несущих их особей. Иногда фенотипический эффект мелких делеций имитирует генную мутацию.

2. *Дупликации* – локальное удвоение (повторение) определенного участка хромосомы (известны также случаи многократных повторений, или мультипликаций, какого-либо участка). Дуплицированный участок может быть расположен в исходной хромосоме: либо непосредственно примыкая к исходному участку (тандемная дупликация), либо в том же плече, но на некотором расстоянии от исходного участка, либо в другом плече исходной хромосомы. Кроме того, дуплицированный участок может быть локализован в негомологичной хромосоме, т. е. в другой группе сцепления. В случае дупликации двух идентичных генов, сходных по характеру действия и оказавшихся в разных группах сцепления, при скрещивании будет наблюдаться характерное для дигибридного расщепления полимерных генов отно-

шение 15:1. Одной из причин дупликаций является неравный кроссинговер, имеющий место в том случае, если на некотором участке хромосомы гомологичные локусы при конъюгации в профазе I мейоза сдвигаются друг относительно друга. Дупликации служат источником дополнительных участков генетического материала, функция которых может быть изменена в результате мутаций и последующего отбора. За счет тандемных дупликаций относительно коротких нуклеотидных последовательностей может происходить удвоение генов. И. А. Рапопорту удалось добиться умножения одного из локусов (мутация Bar у дрозофилы) в X-хромосоме до 8 раз. К наиболее хорошо изученным у человека дупликациям относятся синдромы частичных трисомий по хромосомам 4, 7, 9, 12 и 14.

3. *Инверсии* – перестройки, суть которых – поворот на 180° участка, образовавшегося в результате двух разрывов, с соответствующим изменением расположения генов. Данный тип перестроек наиболее часто встречается в природных популяциях. Группа генов, локализованных в инвертированном участке, передается из поколения в поколение как единый блок, не разрываемый кроссинговером. Особенно много данных о распространении инверсий в популяциях мух, комаров и мошек. Наличие инверсий у них легко устанавливается при микроскопическом исследовании политенных хромосом слюнных желез. Н. П. Дубинин с соавторами в 30-40-х гг. XX в. сформулировали механизмы эволюционного преобразования генетического материала в результате этого широко распространенного типа хромосомных мутаций. Экспериментально полученные инверсии используются как «запиратели» кроссинговера. Инверсии в хромосомах человека приводят к нарушению гаметогенеза.

4. *Транслокации* – перемещения участков хромосомы в новое положение в ее пределах или обмен участками между разными хромосомами. Различают транслокации:

- симметричные (реципрокные) – соединение центрического фрагмента одной хромосомы с ацентрическим фрагментом другой, т. е. взаимный обмен участками между двумя негомологичными хромосомами (именно реципрокную транслокацию клиницисты часто обнаруживают в семьях, где встречается более одной хромосомной аномалии);

- асимметричные – соединения центрических или ацентрических фрагментов, в результате которых образуются дицентрики, трицентрики и др.;

- робертсоновские – слияние негомологичных акроцентрических хромосом в области их центромер с образованием одной метацентрической хромосомы. Транслокации этого типа названы по имени В. Робертсона, предложившего гипотезу о слиянии хромосом для объяснения уменьшения их числа в хромосомном наборе.

Мутационная теория утверждает, что из двух категорий изменчивости – непрерывной и прерывистой (дискретной) – только дискретная изменчивость передается по наследству. Разработана Г. Де Фризом в 1901-1903 гг. Основные положения мутационной теории: мутация возникает внезапно, без всяких переходов; мутантные формы вполне устойчивы; мутации – изменения качественные и в отличие от ненаследственных изменений (флуктуаций) не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа (моды); мутации возникают в разных направлениях и могут быть как полезными, так и вредными; выявление мутаций зависит от числа проанализированных особей; одни и те же мутации могут возникать повторно. Основной ошибкой в мутационной теории Де Фриза было утверждение, что в результате мутации без участия естественного отбора могут сразу возникать новые виды. В действительности мутационная изменчивость наряду с комбинативной создает материал для естественного отбора, который формирует виды в процессе эволюции. В дальнейшем выяснилось, что ошибка Де Фриза была связана с тем, что растение энотера, с которым он работал, представляло собой сложную полигетерозиготу, а изменения, которые Де Фриз принял за мутации, – результат расщепления этой гетерозиготы. Тем не менее реальность мутационной изменчивости была в дальнейшем доказана многочисленными исследователями и основные положения мутационной теории получили развитие и экспериментальное подтверждение (см. мутации). Сходную систему представлений о роли дискретных наследственных изменений в эволюции (теория гетерогенезиса) разработал С. И. Коржинский (1899).

Н

Неандертальцы (лат. *Homo sapiens neanderthalensis*) – древние ископаемые люди, одна из групп палеоантропов, название связано с долиной Неандерталь (Германия), где в 1856 г. были обнаружены их скелетные остатки. Неандертальцы имели небольшой рост (ок. 160 см), крупный мозг примитивного строения, мощный надглазничный валик, грубое строение скелета. Обитали около 40 тыс. лет назад в приледниковой зоне Западной Европы в начале вюрмского оледене-

ния. Жили, как правило, в пещерах, охотились на крупных животных и изготавливали орудия (мустьерская культура). Добывали и использовали огонь. Социальная организация – «первобытное человеческое стадо». По мнению большинства ученых, неандертальцы не были непосредственными предками современного человека, хотя, возможно, и приняли участие в его формировании.

Нейтрализм (концепция нейтральной эволюции) сформировалась как результат достижений молекулярной биологии (М. Кимура, 1985). Изучение макромолекул показало, что в основе их эволюции находятся изменения сочетаний подсистем – нуклеотидов (нуклеиновые кислоты) и аминокислот (белки). Эти изменения (замены, перестановки, потери или удвоения) могут быть существенными для функций клетки и организма сравнительно редко. При таких изменениях меняется генетический код, свойства белков, что в конечном счете влияет на жизнеспособность особей. Новообразования данного типа контролируются естественным отбором. Однако много чаще происходящие нуклеотидные и даже аминокислотные замены безразличны для функций белка и не влияют на жизнеспособность особей, т. е. большинство мутаций такого ранга нейтрально. В геномах обычно бывает избыточная ДНК, роль которой пока не выявлена. Известны явно «бессмысленные» триплеты. За счет избыточной ДНК и «бессмысленных» триплетов вероятность нейтральных мутаций также возрастает.

Нейтральная эволюция – предполагает, что большинство эволюционных изменений является результатом фиксации нейтральных мутаций в геноме, которые не оказывают никакого влияния на приспособленность организмов. Известным сторонником теории нейтральной эволюции являлся Мотоо Кимура.

Неогеновый период или **неоген** (англ. *Neogene*) – геологический период, второй период кайнозойской эры. Начался 23,03 млн. лет назад, закончился 2,58 млн. лет назад. Продолжался, таким образом, около 20 млн. лет. Делится на две эпохи – миоцен и плиоцен. Эти эпохи выделил в 1833 г. английский геолог Ч. Лайель, а название «неогеновая система (период)» предложил в 1853 г. австрийский геолог М. Гёрнес.

Неодарвинизм – эволюционная концепция, созданная А. Вейсманом на раннем этапе развития генетики (конец XIX – начало XX в.). В полемике с неоламаркизмом неодарвинизм обосновывает положение о том, что все особенности строения живых существ могут быть объяснены с точки зрения дарвиновской теории естественного

отбора; впервые в категоричной форме отвергает возможность наследования приобретенных признаков. Этот вывод вытекает из теоретической основы неodarвинизма – учения о зародышевой плазме и зародышевом пути, во многом предопределившем современные представления о наследственной изменчивости. В соответствии с этим учением передаются по наследству лишь изменения, происходящие в наследственных единицах половых клеток – детерминантах. Вейсман, отмечая ведущую роль естественного отбора в эволюции, ошибочно распространил идею отбора также на отдельные части особей и наследственные детерминанты (так называемый тканевый отбор и зачатковый отбор). Попытка увязать данные зарождавшейся генетики с эволюционной теорией и дополнить дарвиновское представление о естественном отборе оказалась ошибочной.

Неокатастрофизм – совокупность эволюционных концепций о внезапных вмешательствах в процессы эволюции различных факторов, приводящих к быстрым крупным преобразованиям в органическом мире. Эти концепции возрождают на эволюционной основе теорию катастроф Ж. Кювье. Родоначальником неокатастрофизма был Э.Зюсс (1864), который рассматривал эволюцию как чередование геологически продолжительных, относительно стабильных состояний таксонов с кратковременными периодами их массовых преобразований под действием резких изменений физико-географических факторов. Распространение в XX в. идей неокатастрофизма обусловлено дискуссиями о причинах таких явлений, как неполнота палеонтологической летописи, отсутствие переходных форм между крупными таксонами, резкое возрастание многообразия органического мира в посткембрийских формациях, неравномерность темпов эволюции и внезапное вымирание многих таксонов на границах геологических периодов.

Неоламаркизм – совокупность различных идеалистических эволюционных концепций, основанных на отдельных положениях ламаркизма. Признавая некоторые аспекты теории Дарвина, неоламаркисты отрицали творческую роль естественного отбора. В неоламаркизме выделяют 3 основных направления:

- ортоламаркизм декларирует направленность эволюции, обусловленную внутренними изначальными свойствами организмов, и в сущности представляет собой автогенетическую концепцию (Э. Коп, Г. Осборн, Л. С. Берг и др.);

- механоламаркизм объясняет эволюционные преобразования организмов их изначальной способностью целесообразно реагировать

изменениями структур и функций на изменения внешней среды (эктогенез), которые и определяют эволюцию; основан на признании так называемой адекватной соматической индукции, утверждает, что адаптивные модификации являются эволюционными новообразованиями и наследуются (Г. Спенсер, Э. Геккель и др.);

- психоламаркизм рассматривает в качестве причин эволюции сознательные волевые акты организмов (А. Вагнер, А. Паули и др.).

Неоламаркизм в любом случае подменяет научный анализ постулированием изначальных свойств организмов и не может решить важнейших проблем эволюционистики.

Норма реакции – пределы, в которых в зависимости от условий внешней среды может изменяться фенотипическое проявление отдельных генов или генотипа в целом. Примерами изменений фенотипического проявления генов могут служить модификации. Так, у китайской примулы окраска варьирует от белой (при температуре 30 °С) до розовой (при 20 °С). Изменения фенотипа в пределах обусловленной генотипом нормы реакции могут возникать в ответ на любые колебания условий среды, в которой протекает развитие организма. Наблюдаемые изменения часто глубоко меняют фенотип, но не затрагивают генотип, т. к. они обратимы: при возвращении исходных условий среды организм либо в том же поколении (загар человека, густота шерсти млекопитающих в зависимости от сезона, окраска цветков примулы), либо в следующем поколении (число стеблей у одного растения пшеницы), а иногда и в ряду поколений (так называемые длительные модификации) возвращается к первоначальному состоянию. Другим доказательством того, что изменения в пределах нормы реакции происходят без изменений генотипа, служит их наличие и в чистых линиях, т. е. в генотипически однородном материале. Более или менее широкая норма реакции вырабатывается в процессе естественного отбора; она присуща всем организмам, обеспечивая их выживание при сдвигах условий обитания. Таким образом, генотип определяет не жесткую комбинацию строго детерминированных признаков фенотипа, а именно норму реакции организма при его формировании и развитии.

О

Олигоцен (англ. *oligocene*) – третья (последняя) геологическая эпоха палеогенового периода. Начался 33,9 млн. лет назад и закончился 23,03 млн. лет назад. Продолжался, таким образом, около

11 млн. лет. Олигоцен наступил вслед за эоценом и сменился миоценом, которым начался неогеновый период.

Онтогенез – индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи). Термин «онтогенез» введен Э. Геккелем в 1866 г. В ходе онтогенеза происходит дифференцировка и интеграция частей развивающегося организма. Согласно современным представлениям, в клетке, с которой начинается онтогенез, заложена определенная программа дальнейшего развития организма в виде кода наследственной информации. В ходе онтогенеза эта программа реализуется в процессе взаимодействия между ядром и цитоплазмой в каждой клетке зародыша, между разными его клетками и между клеточными комплексами. Наследственный аппарат определяет лишь общее направление морфогенетических процессов, конкретное осуществление которых в большей или меньшей степени (но в пределах наследственно закрепленной нормы реакции) зависит от воздействия внешних условий. У разных групп организмов степень жесткости наследственной программы онтогенеза и возможности ее регуляции варьируют в широких пределах. У животных важную роль в регуляции онтогенетических процессов играют нервная и эндокринная системы. Наиболее сложен онтогенез многоклеточных животных, размножающихся половым способом. В их онтогенезе выделяют следующие основные периоды (этапы): предзародышевый (проэмбриональный), включающий развитие половых клеток и оплодотворение; зародышевый (эмбриональный) – до выхода организма из яйцевых и зародышевых оболочек; послезародышевый (постэмбриональный) – до достижения половой зрелости; взрослое состояние, включая последующее старение организма. Выделяют три типа онтогенеза животных: личиночный, яйцекладный, внутриутробный.

У растений, размножающихся половым путем, онтогенез начинается с развития оплодотворенной яйцеклетки. Характерная особенность онтогенеза растений – чередование бесполого (спорофит) и полового (гаметофит) поколений. Спорофит образуется из зиготы, гаметофит – из прорастающей споры. Обычно онтогенез растений делят на следующие этапы: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения, старости. В ходе онтогенеза растений осуществляется рост, связанный с увеличением размеров и новообразованием элементов структуры организма, и развитие, ведущее к качественным изме-

нениям этой структуры. Благодаря прикрепленному образу жизни, большинство растений приобрело специфические приспособительные реакции: период покоя, фотопериодизм, термопериодизм и др.

Оогенез (от греч. *oon* – яйцо и *genesis* – рождение) – процесс развития женских половых клеток из оогенной ткани. Оогенез проходит в яичниках в три периода: 1) размножение, когда клетки диплоидной оогенной ткани делятся путем митоза, образуя диплоидные ооциты; 2) рост ооцитов, прохождение ими клеточного цикла, в ходе которого осуществляется синтез ДНК, удвоение и построение второй хроматиды хромосом; 3) созревание ооцитов, заключающееся в их делении путем мейоза. В результате оогенеза из ооцита образуется одна гаплоидная с однохроматидными хромосомами яйцеклетка (1n1c) и три редуционных (или полярных) тельца. В дальнейшем яйцеклетка принимает участие в половом процессе, а редуционные тельца отмирают.

Опыт Миллера-Юри – известный классический эксперимент, в котором моделировались гипотетические условия раннего периода развития Земли для проверки возможности химической эволюции. Фактически это был экспериментальный тест гипотезы, высказанной ранее А. Опариным и Дж. Холдейном, о том, что условия, существовавшие на примитивной Земле, способствовали химическим реакциям, которые могли привести к синтезу органических молекул из неорганических. Опыт был проведен в 1953 г. Стэнли Миллером и Гарольдом Юри. Аппарат, спроектированный для проведения эксперимента, включал смесь газов (CH_4 , NH_3 , H_2 и CO), соответствующих представлениям о составе атмосферы ранней Земли в 1950-х, через которые пропускались электрические разряды (имитируя удары молнии). Эксперимент Миллера-Юри считается одним из важнейших опытов в исследовании происхождения жизни на Земле. Первичный анализ показал наличие в конечной смеси 5 аминокислот и других биологически важных органических соединений. Однако более точный повторный анализ, опубликованный в 2008 г., показал, что эксперимент привёл к образованию 22 аминокислот.

Орангутаны (лат. *Pongo*) – род Орангутаны, вид: обыкновенный орангутан (*Pongo pygmaeus*). Этих представителей отряда приматов относят к семейству гоминид, которое включает и человека.

II

Палеозойская эра (от греч. *palaios* – древний и *zoe* – жизнь) – эра древней жизни, ее возраст – 570 млн. лет. Подразделяется на кем-

брийский, ордовикский, силурийский, девонский, каменноугольный, пермский периоды. Растительный мир в этой эре развивался от водорослей до первых семенных растений (семенных папоротников). Животный мир – от морских бесчерепных хордовых до наземных пресмыкающихся. В силуре появились первые обитатели суши: растения псилофиты и беспозвоночные животные – паукообразные (первые животные, дышавшие атмосферным кислородом).

Палеонтологическая летопись – остатки животных и растений, а также следы их жизнедеятельности, сохранившиеся в последовательных слоях осадочных пород. Палеонтология – основной документ для восстановления истории развития отдельных групп организмов, времени появления и вымирания, темпов эволюции, филогенеза, расширения и сужения ареалов, миграций. Однако только на основе палеонтологической летописи полная картина развития органического мира не может быть воссоздана, т. к. в палеонтологической летописи отсутствует ряд звеньев (неполнота палеонтологической летописи). Обычно в ископаемом состоянии сохраняется только минерализованный скелет животных, хотя известны редкие находки отпечатков медуз и червей. От некоторых организмов, в частности от растений, сохраняются разрозненные части (отпечатки листьев, стволы, плоды, пыльца), по которым не всегда удастся воссоздать облик целого организма. Возможность сохранения остатков зависит также от образа жизни животных, их обилия и многих других причин. Остатки кистеперых рыб хорошо известны из отложений верхнего палеозоя и мезозоя; считалось, что в мелу группа вымерла. В 1938 г. у Коморских островов в Индийском океане обнаружена современная кистеперая рыба – латимерия. Таким образом, для выяснения истории тех или иных групп имеют значение не только массовые, но и единичные находки, т. к. они могут дать представление о переходных формах и т. д.

Палеогеновый период или **палеоген** (англ. *Paleogene*) – геологический период; первый период кайнозоя. Начался 66,0 млн. лет назад, закончился 23,03 млн. лет назад. Продолжался, таким образом, около 43 млн. лет.

Палеоцен (англ. *Paleocene*) – первая геологическая эпоха палеогенового периода и всей кайнозойской эры. Охватывает время от 66,0 до 56,0 млн. лет назад. За палеоценом следует эоцен.

Панмиксия (от греч. *pan* – всё и *mixis* – смешивание) – свободное скрещивание разнополых особей с разными генотипами в популяции перекрестнооплодотворяющихся организмов. В случае панмик-

сии возможность скрещивания особей, различающихся по определенным признакам, равновероятна. Та или иная степень панмиксии характерна для подавляющего большинства видов растений и животных. Полная панмиксия возможна лишь в идеальных популяциях (бесконечно больших, где нет отбора, давления мутаций, миграций, не оказывают влияния другие факторы эволюции), в которых достигается случайное комбинирование гамет и равновесное распределение частот генотипических классов особей в соответствии с законом Харди-Вайнберга. В природных популяциях панмиксия никогда не бывает абсолютной.

Параллелизм – независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов. В результате параллелизма вторично приобретенное сходство разных групп как бы накладывается на их сходство, обусловленное общностью происхождения. Так возникает особая категория сходства органов у разных видов (гомойология). Параллелизм широко распространен в филогенезе различных групп организмов. Так, по-видимому, путем параллелизма развивались приспособления к водному образу жизни в трех линиях эволюции ластоногих (моржи, ушастые и ластоногие тюлени); у нескольких групп крылатых насекомых передние крылья преобразовались в надкрылья; у разных групп кистеперых рыб развивались признаки земноводных; у нескольких групп зверообразных пресмыкающихся (триапсид) – признаки млекопитающих. Возникновение параллелизма связано с сохранением родственными группами организмов определенной генетической общности, а также сходства процессов онтогенеза и его регуляции. В генофондах родственных видов закономерно появляются сходные, т. е. гомологичные, мутации (закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, установленный Н. И. Вавиловым). При действии на популяции родственных видов сходно направленного естественного отбора изменения этих популяций идут сходными путями, что и выражается в параллелизме (см. также конвергенция).

Партеногенез (от греч. *parthenos* – девственница, *genesis* – рождение) – способ упрощенного полового размножения, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки (происходит девственное рождение). Это явление широко распространено у беспозвоночных животных (тли, осы, пчелы, некоторые ракообразные дафнии), а также у позвоночных (пресмыкающиеся, птицы). Партеногенез можно вызвать искусственно у животных, которым он в природе не свойствен. Для этого достаточно стимулировать яйцеклетку меха-

ническими и химическими воздействиями. Партеногенез распространен и у растений, например у злаков и астровых.

Первичная атмосфера – воздушная оболочка Земли, образовавшаяся около 6 млрд. лет назад из газов, поднимавшихся от горячей планеты в результате идущих там реакций. Состояла из воды в виде водяного пара, метана, аммиака, молекулярного водорода, диоксида углерода, окиси углерода, сероводорода; свободного кислорода не было, т. к. он соединялся с металлами и другими способными к окислению элементами. В настоящее время эти же газы выделяют действующие вулканы.

Первичный океан – водная оболочка Земли, образовавшаяся в результате охлаждения планеты ниже 100 °С и начавшейся конденсации водяных паров. На Землю полились горячие ливни и образовались большие водоемы. В атмосфере происходили частые грозы, на Землю свободно проникало ультрафиолетовое излучение, вулканы извергали карбиды (соединения металла с углеродом). В результате взаимодействия карбидов с водой возникали углеводороды. В воде растворялись газы и соли, вступавшие в химические реакции. Создавались предпосылки для образования органических веществ.

Питекантропы – обезьянолюди, ископаемые люди, представители архантропов. Предшествуют неандертальцам. Абсолютный возраст – от 1,9 млн. лет до 650 тыс. лет. Череп питекантропов – с мощным надглазничным валиком, уплощенным и низким сводом, выступающим затылком и другими характерными для обезьян особенностями. По объему мозга (900 куб. см) питекантропы значительно превосходят человекообразных обезьян, но уступают современному человеку. Бедренные кости сходны с бедренными костями человека и свидетельствуют о прямохождении питекантропов. Открытие питекантропа – «промежуточного звена» между обезьяной и человеком – явилось первым доказательством симиальной гипотезы Ч. Дарвина о происхождении человека от высокоразвитых обезьян.

Планетарная стадия истории Земли – период доорганической эволюции, когда на Земле сформировались первичная атмосфера и первичный океан. Из атомов синтезировались неорганические соединения. Возраст этой стадии – от 3,5 до 6 млрд. лет.

Плейстоцен (англ. *Pleistocene*) – первая геологическая эпоха четвертичного периода, начавшаяся 2,58 млн. лет назад и закончившаяся 11,7 тыс. лет назад. Плейстоценовая эпоха сменила плиоценовую и сменилась голоценовой.

Плиоцен (англ. *Pliocene*) – геологическая эпоха неогенового пе-

риода, начавшаяся 5,33 млн. лет назад и закончившаяся 2,58 млн. лет назад. Эпохе плиоцена предшествует эпоха миоцена, а последовательницей является эпоха плейстоцена четвертичного периода. Автор термина – шотландский учёный Ч. Лайель.

Полиморфизм (от греч. *polymorphos* – многообразный) – наличие в пределах одного вида резко отличных по облику особей, не имеющих переходных форм. Если таких форм две, явление называют диморфизмом (частный случай – половой диморфизм). В генетике под полиморфизмом понимают устойчивое поддержание в популяции двух и более генотипических классов особей, имеющих четкие фенотипические отличия, что обусловлено гетерогенностью условий среды и отражает приспособительную дифференциацию генотипической структуры популяции. Поддержание полиморфизма достигается посредством различных генетических механизмов: путем облигатной гетерогаметности особей одного пола (половой диморфизм), за счет адаптивного преимущества гетерозигот (балансируемый полиморфизм) и др. За счет генетического полиморфизма популяция или вид приспосабливается к разнообразию условий среды и их колебаниям.

Полифилия – происхождение данной группы организмов от нескольких предковых групп, не связанных близким родством. Полифилия осуществляется путем конвергенции и противопоставляется монофилии, как эволюционному принципу, основанному на дивергенции. С позиций филогенетической систематики установление полифилетического происхождения данного таксона требует его разделения на соответствующее число монофилетических групп. Например, была доказана полифилия зайцеобразных и грызунов, прежде объединявшихся в один отряд, а ныне выделенных в два самостоятельных отряда. Иногда термином «полифилия» обозначают пересечение таксономической границы между предковой и дочерней группами организмов несколькими родственными филетическими линиями, эволюционировавшими параллельно (см. параллелизм), что в действительности является особым случаем монофилетической эволюции, называемой иногда парафилией.

Половой отбор – форма естественного отбора у ряда групп животных, основанная на соперничестве особей одного пола (чаще мужского) за спаривание с особями другого пола. В результате полового отбора или при его участии у многих видов животных в процессе эволюции возникли и развились вторичные половые признаки. Особи одного вида с более резко выраженными вторичными половыми признаками (например, у самцов – яркое оперение, мощные рога, клыки)

легче привлекают особей другого пола, что ведет к их преимущественному размножению. Концепция полового отбора выдвинута Ч. Дарвином (1859, 1871) в связи с объяснением фактов полового диморфизма. Борьба между самцами не ставит вопрос о выживаемости, о борьбе за условия, необходимые для жизни (пища, жизненное пространство и т. д.). «Побежденные», как правило, выживают и могут быть даже более долговечными, чем победители, а в следующем сезоне спаривания могут оказаться «победителями». Половой отбор отсутствует в большинстве типов животных и у всех растений; как фактор эволюции он действует только на высших этапах развития различных групп животных, главным образом у птиц и млекопитающих, в связи с развитием нервной системы и ее сигнальной деятельности.

Поток генов – медленный обмен генами (односторонний или двусторонний) между популяциями, обусловленный распространением гамет или расселением особей из популяции в популяцию; синоним: миграция.

Прогресс в живой природе – совершенствование и усложнение организмов в процессе эволюции. А. Н. Северцов (1925) предложил различать:

- биологический прогресс – результат успеха данной группы организмов в борьбе за существование, характеризующийся повышением численности особей данного таксона, расширением его ареала и распадением на подчиненные систематические группы;

- морфофизиологический прогресс – эволюцию организмов по пути усложнения и совершенствования их организации. По А. Н. Северцову, морфофизиологический прогресс характеризуется повышением степени дифференциации организма и интенсификацией функций, ведущими к повышению уровня общей энергии жизнедеятельности организма. Морфофизиологический прогресс – одно из нескольких возможных направлений эволюции, способствующих при соответствующем образе жизни достижению биологического прогресса. Морфофизиологический прогресс характерен в наибольшей степени для тех групп организмов, которые ведут активный образ жизни, в частности позвоночных и членистоногих. Эволюционные преобразования, ведущие к морфофизиологическому прогрессу, А. Н. Северцов назвал ароморфозами. Позднее рядом ученых были указаны другие важные критерии морфофизиологического прогресса: совершенствование интеграции живых систем (И. И. Шмальгаузен, 1938), повышение уровня их гомеостаза (Дж. Хаксли, 1942), рост объема информации и совершенствование способов ее обработки.

Протерозойская эра (от греч. *proteros* – более ранний и *zoe* – жизнь) – эра ранней жизни, ее возраст – 2,7 млрд. лет. В водоемах, помимо бактерий и синезеленых водорослей, появились первые ядерные организмы, как одно-, так и многоклеточные, представленные в основном зелеными водорослями. Вода обогащалась свободным молекулярным кислородом. Появились беспозвоночные животные (кишечнополостные черви, моллюски), затем появились хордовые (бесчерепные – ланцетники).

Р

Размножение организмов – воспроизведение себе подобных. В процессе эволюции сначала возникло бесполое размножение и лишь позднее – половое. При бесполом размножении новое поколение образуется при участии только одной родительской особи, которая полностью передает ему свои наследственные качества и особенности через споры или части тела. Этот способ размножения встречается в природе (из животных – у простейших, кишечнополостных, червей и др., у большинства растений) и используется в народном хозяйстве: в микробиологической промышленности при размножении бактерий и дрожжей; в сельском хозяйстве при вегетативном размножении растений и в технологии культуры тканей. При половом размножении участвуют, как правило, два родителя, которые передают свою наследственную информацию через гаметы. Образующаяся при слиянии гамет зигота несет признаки обоих родителей, причем эти признаки могут быть в различных сочетаниях. Такой способ размножения дает новую комбинацию наследственных признаков, что создает благоприятные условия для естественного и искусственного отбора, и широко распространен в растительном и животном мире как в природе, так и в практике сельского хозяйства.

Расы человека (от итал. *razza* – род, племя, порода) – систематические подразделения внутри вида *Homo sapiens*. Каждая раса характеризуется совокупностью наследственно обусловленных признаков (цвет кожи, глаз, волос и т. д.). Современное человечество подразделяют на три или пять больших рас. В первом случае это экваториальная (негро-австралоидная), евразийская (европеоидная), азиатско-американская (монголоидная); внутри каждой из этих трех рас выделяют малые расы или подрасы. По второй классификации человечество состоит из пяти рас: негроидная, австралоидная, европеоидная, монголоидная, американская. Существуют и другие классификации рас человека. Расы человека начали формироваться, видимо, в

эпоху позднего палеолита, около 40-30 тыс. лет назад, в процессе заселения человеком Земли, причем тогда многие расовые признаки имели адаптивное значение и закреплялись естественным отбором; в условиях определенной географической среды. Например, у представителей экваториальной расы темная окраска кожи возникла как защита от обжигающего действия ультрафиолетовых лучей, способных вызывать соматические мутации (рак кожи); удлиненный тип пропорций тела сформировался, видимо, как способ увеличения поверхности тела по отношению к его объему, полезного для теплорегуляции в жарком климате. У европеоидов светлая кожа, пропуская ультрафиолетовые лучи, спасает их от рахита; узкий выступающий нос согревает вдыхаемый воздух, поэтому европеоиды менее восприимчивы к простудам и т. д. Приспособительны и признаки монголоидов - плоское и плосконосое лицо, складка в углу глаз (эпикантус) – адаптация к суровому, с частыми пылевыми бурями климату Центральной Азии. По всем морфологическим, физиологическим особенностям, характерным для современных людей, сходство между всеми расами велико, а различия несущественны. Лишены всякого фактического основания реакционные концепции о существовании «высших» и «низших» рас и об их происхождении от разных родов высших обезьян. Неограниченные возможности смешения (метисации) между всеми расами, полная биологическая и социально-культурная полноценность смешанных групп служат веским доказательством видового единства человечества и несостоятельности расизма. В настоящее время процесс дальнейшей дифференциации рас навсегда прекратился. Главная причина этого заключается в том, что с возникновением и развитием культуры все расовые признаки утратили свое адаптивное значение. Культурная среда, создаваемая человеком, позволяет с одинаковым успехом жить на разных континентах представителям всех рас, и они находятся вследствие этого в одной экологической нише, в которой (согласно правилу Гаузе) может существовать лишь один вид. Отсюда ясно, что расы человека никогда не приобретут видового статуса. Специфика эволюции современного человека состоит в том, что она проходит не дивергентным путем, а филетическим, т. е. приспособление человека к среде осуществляется не образованием новых разновидностей и видов, а изменением генетической структуры популяций во времени. Современная филетическая эволюция человека совершается путем приспособления человека к культурной среде, которую он сам и создает.

Регресс (от лат. *regressus* – возвращение, движение назад) в живой природе – упрощение организмов в процессе эволюции. А. Н. Северцов (1925) предложил различать:

- биологический регресс – эволюционный упадок данной группы организмов, которая не смогла приспособиться к изменениям условий внешней среды или не выдержала конкуренции с другими группами; характеризуется уменьшением числа подчиненных систематических групп, может привести к вымиранию данной группы;

- морфофизиологический регресс – общая дегенерация, или катоморфоз – упрощение организации в ходе эволюции данной группы, сопровождающееся утратой ряда функций и выполнявших их органов, один из путей достижения биологического прогресса; особенно в тех случаях, когда последний связан с развитием приспособлений к неподвижному, прикрепленному образу жизни или к эндопаразитизму.

Рекапитуляция – повторение в эмбриогенезе современных организмов признаков, имевших место у взрослых предков. Сходство зародышевых признаков высших организмов с особенностями строения взрослых представителей более низкоорганизованных групп впервые отмечено И. Меккелем (1811). Например, дихотомическое ветвление первых листьев у папоротников повторяет дихотомическое ветвление стеблей, характерное для их предков – палеозойских риниофитов. Понимание рекапитуляции как результата определенных соотношений онто- и филогенеза стало возможным лишь на основе эволюционного учения Ч. Дарвина. В концепции биогенетического закона Э. Геккеля (1866) рекапитуляция рассматривалась как непосредственный результат эволюционного формирования онтогенеза: признаки взрослых предков после изменения их организации посредством прибавления новой стадии в конце онтогенеза переходили в эмбриональное состояние и повторялись у потомков в качестве зародышевых. А. Н. Северцов (1911-1939) показал, что рекапитуляция характерна лишь для отдельных органов (а не для целых стадий развития всего организма, как полагал Геккель) при их эволюционных преобразованиях по способу анаболии – добавление новой стадии в конце морфогенеза какого-либо органа с соответствующим удлинением его онтогенетического развития.

Рекомбинация – перераспределение генетического материала родителей в потомстве, приводящее к наследственной комбинативной изменчивости живых организмов, важной при эволюционных преобразованиях. Универсальный биологический механизм, свойственный

всем живым системам – от вирусов до высших растений и животных. Для осуществления рекомбинации у эукариот существует половой процесс, у прокариот – конъюгация, трансформация и трансдукция, а у вирусов – совместная инфекция. Рекомбинация происходит в результате расхождения гомологичных хромосом в мейозе или за счет взаимодействия молекул ДНК, результатом которого является перенос участков ДНК с одной молекулы на другую (рекомбинация в узком смысле). Перенос может быть взаимным и односторонним, может наблюдаться в соматических и половых клетках, хотя в митотически делящихся клетках частота рекомбинаций ниже, чем в мейозе.

Рибонуклеиновая кислота (РНК) – чаще всего однонитчатый полинуклеотид, характеризующийся наличием в нем сахара рибозы и урацила (вместо дезоксирибозы и тимина в ДНК). Обеспечивает передачу генетической информации (информационная иРНК и транспортная тРНК), служит в качестве структурного каркаса для рибосом (рибосомная рРНК) и выполняет ферментативные функции (рибозимы). Около 90% всей клеточной РНК составляет рРНК, около 8% составляет тРНК, а на долю иРНК приходится менее 2%. У эукариот молекулы РНК, как правило, транскрибируются в виде больших молекул (предшественников про-РНК), а затем путем сплайсинга и др. посттранскрипционных модификаций преобразуются в активные (зрелые) формы, имеющие меньшие (иногда существенно) размеры. У многих вирусов вся генетическая информация вместо ДНК содержится в одно- и двунитчатых РНК.

Род Ното, Люди (лат. *Ното*) – род семейства гоминид отряда приматы. Включает вид человек разумный (*Ното sapiens*) и близкие ему вымершие виды. Предками *Ното*, являются австралопитеки.

Рудименты (рудиментарные органы) – сравнительно упрощенные, недоразвитые (по сравнению с гомологичными структурами предковых и близких форм) структуры, утратившие свое основное значение в организме в процессе эволюции. Рудименты закладываются во время зародышевого развития, но полностью не развиваются. Классические примеры рудиментарных органов: у китообразных на месте заднего пояса конечностей располагаются в толще туловищной мускулатуры от одной до трех небольших косточек, связанных в настоящее время лишь с мышцами мочеполовой системы. Эти рудименты тазовых костей подтверждают факт происхождения китов и дельфинов от наземных четвероногих предков с развитыми задними конечностями. Рудиментарные задние конечности питона также указывают на происхождение ныне безногих змей от предков с развиты-

ми конечностями. Много рудиментарных органов у человека: ушные мышцы, мелкая мускулатура, поднимающая основания волосяных фолликулов («гусиная кожа»). У диких млекопитающих поднятие волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение, у человека же эта функция кожной мускулатуры, несомненно, рудиментарна. У человека к рудиментам относятся также хвостовые позвонки, волосяной покров туловища, аппендикс и т. д. В отличие от атавизмов, рудименты встречаются почти у всех членов данной популяции и выполняют какие-либо специальные функции, важные для вида, например, аппендикс у человека является органом лимфотворения.

С

Селекция (от лат. *selectio* – выбор, отбор) – наука о методах создания сортов, гибридов растений и пород животных, штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Селекцией называют также отрасль сельскохозяйственного производства, занимающуюся выведением сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, пород животных. Теоретической основой селекции является генетика. Отбор, гибридизация с использованием гетерозиса, полиплоидия и мутагенез – основные методы селекции. В зависимости от целей проводят селекцию на качество (вкус, содержание белка в зерне, жирномолочность и т. д.), устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным климатическим условиям, урожайность у растений, плодовитость и продуктивность у животных. Результатом селекционного процесса являются: сорт растений, порода животных, штамм микроорганизмов, созданные человеком и имеющие определенные наследственные свойства. Все организмы, составляющие эту совокупность, имеют сходные, наследственно закрепленные особенности, однотипную реакцию на условия среды. Как наука селекция окончательно оформилась благодаря трудам Ч. Дарвина. Он проанализировал огромный материал по одомашниванию животных и введению в культуру растений и на этой основе создал учение об искусственном отборе. Селекция как процесс представляет собой специфическую форму эволюции, подчиняющуюся общим закономерностям. Главная отличительная особенность селекции как процесса состоит в том, что естественный отбор заменен на искусственный, проводимый человеком. Н. И. Вавилов назвал селекцию «эволюцией, направляемой волей человека». Основными разделами селекции как науки являются:

- 1) учение об исходном материале;
- 2) учение о типах и источниках наследственной изменчивости;

- 3) учение о роли среды в развитии признаков и свойств;
- 4) теория искусственного отбора.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении организмов путем симбиоза. Была выдвинута А. С. Фаминцыным в конце 60-х гг. XIX в. на основании изучения структуры лишайников. Он впервые обратил внимание на эволюционное значение симбиоза и рассматривал его в качестве особого способа эволюции организмов – как средство для построения сложных организмов из нескольких простых. К. С. Мережковский (1905, 1909) назвал этот процесс симбиозом, что означало происхождение организмов путем комбинации или соединения двух или нескольких существ, вступающих в симбиоз. Исследования хроматофоров растений, проведенные Мережковским, позволили ему предположить симбиотическое происхождение носителей пигментов в растительных клетках. Гипотеза симбиоза была развита Б. М. Козо-Полянским (1921, 1924). Современные исследователи считают, что некоторые клеточные структуры эукариот возникли не путем внутриклеточной дифференцировки, а в результате серии симбиозов. Так, возникновение митохондрий рассматривают как результат внедрения древней аэробной бактерии в анаэробный прокариотный организм, а развитие ресничек, жгутиков, центриолей, митотического веретена и хромомер хромосом – как результат симбиоза со спирохетоподобной бактерией. Появление хлоропластов связывают с превращением сине-зеленых водорослей (цианобактерий) в эндосимбионтов первичных эукариот. Таким образом, согласно этим представлениям, современная эукариотная клетка рассматривается как симбиотический организм. В целом проблема симбиоза остается спорной.

Симпатрия (от греч. *syn* – вместе и *patris* – родина) – совместное обитание в одном географическом районе разных видов или генетически различающихся внутривидовых групп организмов (биологических рас) с разными экологическими особенностями (сроки и места размножения, объекты питания, способы добывания пищи и т. п.). Например, «яровые» и «озимые» расы некоторых лососевых и осетровых рыб нерестятся в одних и тех же водоемах, но в разные сроки, что затрудняет обмен наследственной информацией между ними. Симпатрия лежит в основе симпатрического видообразования.

Симпатрическое видообразование – способ видообразования, при котором возникновение новых видов происходит в популяциях с перекрывающимися либо совпадающими ареалами.

Синтетическая теория эволюции – результат объединения дарвинизма с генетикой и экологией; сформирована в 30-50-х гг. XX в. в

трудах Ф. Г. Добржанского, Дж. Симпсона, Э. Майра, Т. Гексли и других ученых. Основные положения: 1. Эволюция не направлена (не имеет цели). Она постепенна, градуальна, поскольку осуществляется по мере накопления случайных мутаций. Мутации – материал для эволюционных процессов. 2. Приобретенные в течение жизни признаки не наследуются. 3. Единицей эволюции является популяция. 4. Эволюция носит приспособительный характер. Движущие силы эволюции – борьба за существование и естественный отбор. 5. Образование новых таксонов происходит на основе принципов монофилии и дивергенции.

Стабилизирующий отбор – одна из форм естественного отбора, благоприятствующая сохранению в популяции оптимального в данных условиях фенотипа (который становится преобладающим) и действующая против проявлений фенотипической изменчивости; наблюдается при длительном сохранении постоянных условий внешней среды. Теория стабилизирующего отбора разработана И. И. Шмальгаузен (1946). Оптимальный фенотип формируется на основе разных генотипов посредством так называемой канализации морфогенеза (К. Уоддингтон, 1957), направляющей формирование с помощью генов-модификаторов в определенные русла. Этим объясняется фенотипическая однородность популяции, включающей разнородные генотипы. При длительном действии стабилизирующего отбора фенотипы некоторых видов организмов могут оставаться практически неизменными в течение миллионов лет (так называемые персистентные формы). Генофонд же вида продолжает изменяться с возникновением новых мутаций. Таким образом, несмотря на фенотипическое сходство предков и потомков у персистентных форм, в генетическом отношении они могут существенно отличаться друг от друга. С действием стабилизирующего отбора в условиях изоляции территориально разьединенных (аллопатрических) популяций предкового вида связано возникновение сходных близкородственных видов – видов-двойников.

Стадии становления человека не являются строго последовательной цепью переходов из одной в другую. Имеются данные, что некоторые из этих стадий существовали одновременно. Это установлено для человека умелого и питекантропа, неоантропа и палеоантропа. Одновременно каждая стадия была представлена несколькими формами. Выделяемые важнейшие вехи в развитии *Homo sapiens* не связаны, как показывают антропологические и археологические данные, с изменениями физического облика человека за последние де-

сятки тысяч лет. Различия между кроманьонцами и современными людьми намного меньше, чем различия между отдельными современными этническими группами и расами. Отсутствие уловимых тенденций в изменении строения тела человека за несколько последних десятков тысяч лет косвенно показывает, что эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и направляется действием иных – социальных сил.

Т

Теория Опарина-Холдейна – советский биохимик А. И. Опарин и английский учёный Дж. Холдейном независимо друг от друга выдвинули теорию, что жизнь возникла в результате взаимодействия взвеси органических соединений («первичного бульона»), образовавшихся в бескислородных условиях на первобытной Земле. Тогда, 4 млрд. лет назад, атмосфера на Земле состояла из аммиака, паров воды и углекислого газа. Под воздействием атмосферного электричества образовались органические соединения, которые положили начало нуклеиновым кислотам и белкам, генам и клеткам.

Трансформизм (от лат. *transformare* – превращаю) – система представлений естествоиспытателей и философов XVII-XIX вв. об исторической изменяемости (трансформации) организмов, предшествовавшая эволюционному учению. Трансформизм сложился на основе воззрений ряда античных и средневековых мыслителей и философов, развивавших идею изменяемости мира. Он противостоял креационизму. Трансформисты постулировали, но не доказывали эволюционного преобразования организмов. Для объяснения его механизма они обычно допускали возможность целесообразной (приспособительной) реакции организмов на изменения внешних условий и наследование приобретенных таким образом признаков (см. также ламаркизм, эволюционное учение).

Третичный период – объединяет в себя палеогеновый период и неогеновый период, начался примерно 66 млн. лет назад: возникают основные отряды млекопитающих (хоботные, копытные). Затем идет процесс остепнения суши, появляются злаковые растения, которые становятся идеальной пищей для млекопитающих. Конец третичного периода 2,58 млн. лет назад.

У

Уровни организации жизни. Для живой природы характерно сложное, иерархическое соподчинение уровней организации ее струк-

тур. Во всем многообразии жизни можно выделить несколько разных уровней строения и изучения живого: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, онтогенетический (или организменный), популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный. Каждый из этих уровней довольно специфичен, имеет свои закономерности, свои методы исследования. Даже можно выделить науки, ведущие свои исследования на определенном уровне организации живого. Например, на молекулярном уровне живое изучают такие науки, как молекулярная биология, биоорганическая химия, биологическая термодинамика, молекулярная генетика и т. д. Хотя уровни организации живого выделяются, но они тесно связаны между собой и вытекают один из другого, что говорит о целостности живой природы. Однако если выделять не уровни изучения, а уровни организации жизни на Земле, то за основной критерий такого выделения нужно принять наличие специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений. При этом подходе достаточно выделить молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический уровни.

Ф

Филогенез (филогения) – историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп: царств, типов (отделов), классов, отрядов (порядков), семейств, родов, видов. Исследование филогенеза и его реконструкция необходимы для развития общей теории эволюции и построения естественной системы организмов. Э. Геккель предложил использовать для изучения филогенеза метод тройного параллелизма – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. В настоящее время в филогенетике все шире используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, биогеографии, физиологии и др. Графическое изображение филогенеза – родословное (или филогенетическое) древо. Основная движущая сила, определяющая адаптивный характер филогенетических преобразований организмов – естественный отбор. Любые филогенетические преобразования происходят посредством перестройки онтогенезов особей; при этом приспособительную ценность могут иметь изменения любой стадии индивидуального развития. Таким образом, филогенез представляет собой преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений.

Филогенетическое древо – специальное графическое изображение визуального представления эволюционных взаимоотношений

среди групп организмов в филогенетике.

Филограмма (фенограмма) – филогенетическое дерево, содержащее информацию о длинах ветвей; эти длины представляют изменение некой характеристики, например, число мутаций в каком-либо гене.

Х

Харди - Вайнберга правило (закон) описывает распределение частот генотипических классов в свободно скрещивающейся (менделевской) популяции при различиях по одной паре аллелей (А-а) и установлено в 1908 г. независимо друг от друга Г. Харди и В. Вайнбергом. Правило гласит: в большой полиморфной панмиктической популяции, состоящей из одинаково жизнеспособных и одинаково плодовитых особей, различные гомозиготы и гетерозиготы быстро достигают равновесных частот, зависящих от существующих в популяции частот аллелей. При частоте доминантного аллеля А, равной p , а частоте рецессивного аллеля а, равной q , $(p + q) = 1$, частоты трех генотипических классов – АА, Аа и аа – составляют: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Условия для действия закона Харди - Вайнберга исключают любые факторы, воздействующие на частоту генов, кроме процесса воспроизведения генов:

- численность такой популяции должна быть достаточно большой (стремиться к бесконечности);
- скрещивание особей внутри популяции должно происходить без ограничений (100 %-я панмиксия);
- в популяцию не должны попадать гены из других популяций (отсутствие миграции);
- должен отсутствовать мутационный процесс;
- гомо- и гетерозиготы должны иметь одинаковую жизнеспособность и плодовитость;
- должен отсутствовать отбор.

Правило Харди - Вайнберга имеет фундаментальное значение для популяционной генетики, поскольку выражает проявление менделевских закономерностей наследования на популяционном уровне, оно характеризует состояние равновесия панмиктической популяции достаточно большого размера при относительном постоянстве внешних условий. Однако последние в природных условиях испытывают постоянные колебания. Поэтому правило Харди - Вайнберга следует рассматривать как простейшую модель, исходную для последующих популяционно-генетических построений.

Хронограмма – филограмма, длины ветвей в которой представляют эволюционное время (см. филограмма).

Ц

Ценогенез – приспособление организма к специфическим условиям эмбрионального или личиночного развития. Примеры ценогенеза: качественные новообразования – амнион, хорион, аллантоис, желточный мешок, плацента и тому подобные провизорные (временные) зародышевые органы; изменения темпов эмбрионального развития – гетерохронии и сроков появления эмбриональных закладок – гетеротопии. Современное понимание ценогенеза как чисто эмбриональных и личиночных приспособлений введено А. Н. Северцовым (1912) в его теории филэмбриогенезов. В этом смысле синонимом ценогенеза является введенный Б. С. Матвеевым термин «эмбриоадаптация».

Ч

Человекообразные обезьяны, или **гоминоиды**, или **антропоморфиды** (лат. *Hominoidea* или *Anthropomorphidae*) – надсемейство узконосых обезьян (*Catarrhini*), строение тела которых сходно с телом человека. В настоящее время в состав надсемейства входят: шимпанзе, горилла, орангутан, гиббон. Человек также входит в данный таксон; поэтому в русскоязычной литературе термин «человекообразные обезьяны» используют тогда, когда речь не касается человека напрямую, иначе же предпочтителен термин «гоминоиды».

Человек прямоходящий – (лат. *Homo erectus*), или человек выпрямленный, (устар. архантропы) – ископаемый вид людей, который рассматривают как непосредственного предка современных людей.

Четвертичный период (англ. *Quaternary*) или **антропоген** – геологический период, третий (текущий) период кайнозойской эры, современный этап истории Земли, начался 2,58 млн. лет назад, продолжается по сей день. В этот период происходит формирование ландшафтов современного типа, и все же большая часть периода приходится на ледник. Евразия и Северная Америка подвергаются оледенению 4 раза.

Ш

Шимпанзе (лат. *Pan*) – род из семейства гоминид отряда приматов. К нему относятся два вида: обыкновенный шимпанзе (*Pan troglodytes*) и карликовый шимпанзе (*Pan paniscus*), также известный под названием бонобо. Шимпанзе считаются самыми близкими род-

ственниками человека. Исходя из данных имеющихся в наличии на 2018 год, их геном отличается от человеческого на 6,4 %, то есть совпадение человеческого генома и генома шимпанзе составляет 93,6 %. Это позволяет предполагать, что эволюционные пути человека и шимпанзе разошлись всего шесть миллионов лет назад. Тем не менее, несмотря на схожесть генов, у человека и шимпанзе они проявляют разную активность в разных органах тела.

Э

Эволюционное учение (теория эволюции) – наука о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях эволюции живых организмов. Первый этап формирования эволюционного учения связан с деятельностью античных философов (Гераклит, Демокрит, Лукреций и др.), которые высказывали идеи об изменяемости мира, в том числе об исторических преобразованиях организмов, о единстве живой и неживой природы. Первую относительно удачную систему органического мира разработал шведский натуралист Карл Линней (1707-1773). За основу своей системы он принял вид и его считал элементарной единицей живой природы. Близкие виды объединялись им в роды, роды – в отряды, отряды – в классы. Для обозначения вида он использовал два латинских слова: первое – название рода, второе – видовое название (редька дикая, например). Этот принцип двойной (бинарной) номенклатуры сохранился в систематике и до настоящего времени. Недостатки системы Линнея состояли в том, что при классификации он учитывал лишь 1-2 признака (у растений – число тычинок, у животных – строение дыхательной и кровеносной систем), не отражающих подлинного родства, поэтому далекие роды оказывались в одном классе, а близкие – в разных. Виды в природе Линней считал неизменными, созданными творцом. Первую последовательную теорию эволюции живых организмов разработал французский ученый Жан-Батист Ламарк (1744-1829). В книге «Философия зоологии», вышедшей в 1809 г., Ламарк предположил, что в течение жизни каждая особь изменяется, приспосабливается к окружающей среде. Он утверждал, что разнообразие животных и растений есть результат исторического развития органического мира – эволюции, которую понимал как ступенчатое развитие, усложнение организации живых организмов от низших форм к высшим и назвал градацией. Он предложил своеобразную систему организации мира, расположив в ней родственные группы в восходящем порядке – от простых к более сложным, в виде «лестницы существ». Но Ламарк ошибочно

полагал, что изменение среды всегда вызывает у организмов полезные изменения, при этом изменения организмов, приобретённые в течение жизни в ответ на изменения условий, наследуются (см. ламаркизм). Английский ученый Ч. Дарвин (1809-1882), проанализировав огромный природный материал и данные селекционной практики, в основном труде «Происхождение видов» (1859) обосновал эволюционную теорию, вскрыл основные закономерности развития органического мира (см. дарвинизм). Он доказал, что огромное многообразие видов, населяющих Землю, приспособленных к условиям обитания, образовалось благодаря постоянно возникающим в природе разнонаправленным наследственным изменениям и естественному отбору. Способность организмов к интенсивному размножению и одновременное выживание немногих особей привели Дарвина к мысли о наличии между ними борьбы за существование, следствием которой является выживание организмов, наиболее приспособленных к конкретным условиям среды, и вымирание неприспособленных. Постепенное усложнение и повышение организации живых существ он считал результатом наследственной изменчивости и естественного отбора. Значение теории Дарвина состоит в том, что в изучение природы он ввел естественноисторический метод: установил основные движущие силы эволюции органического мира (наследственную изменчивость и естественный отбор). Эволюция разных видов идет с разной скоростью. Например, многие беспозвоночные, пресмыкающиеся почти не изменились за миллионы лет. В роде человек, по данным палеонтологов, за последние 2 миллиона лет возникло и вымерло несколько видов. С позиций современного учения важнейшими факторами эволюции являются генетическая изменчивость и естественный отбор. Совокупность этих факторов необходима и достаточна для осуществления эволюционного процесса. Отбор непосредственно воздействует на фенотипы организмов; в результате отбираются не отдельные признаки и аллели, а целые генотипы, обладающие нормой реакции. В генетическом плане эволюция сводится к направленным изменениям генофондов популяций (микроэволюция). В зависимости от характера изменений внешних условий на популяции могут действовать разные формы отбора – движущий, стабилизирующий, дизруптивный. Современное эволюционное учение обогащается данными генетики, молекулярной биологии, экологии и др.

Эволюция (от лат. *evolutio* – развертывание) – необратимый процесс исторического изменения органического мира. Из многочисленных ненаправленных мутаций как элементарного эволюционного ма-

териала естественный отбор формирует такие комбинации признаков и свойств, которые ведут к возникновению адаптаций организмов к условиям внешней среды. Первично эволюционные изменения проявляются на уровне популяций (см. микроэволюция) в виде направленного изменения их генотипического состава. Помимо мутационного процесса и естественного отбора, элементарными факторами эволюции являются колебания численности особей в популяциях (см. дрейф генов). Эволюционные преобразования популяций ведут к обособлению новых видов (видообразование), или изменению вида в целом (филетическая эволюция).

Эктогенез (от греч. *ektos* – вне, снаружи и *genesis* – происхождение) – идеалистическая концепция в эволюционном учении, представляющая процесс эволюции как непосредственный результат воздействия изменений внешних условий на организмы. Эктогенетики приписывают организмам изначальную способность целесообразно реагировать на эти воздействия. Приобретенные таким путем адаптации организмов якобы наследуются следующим поколением (так называемая адекватная соматическая индукция). При этом сторонники эктогенеза не учитывают, что изменения фенотипов организмов, возникающие в течение их жизни как реакции на изменения внешних условий (модификации), не являются новоприобретениями для данного вида. Они определяются нормой реакции их генотипов и сами по себе не наследуются. Эктогенетиками были эволюционисты додарвиновского периода. В учении Ламарка эктогенез механически объединен с противоположной идеалистической концепцией – автогенезом. Неоламаркисты принимают обычно одну из этих концепций (см. неоламаркизм).

Электрофорез – метод разделения молекул, основанный на их разной подвижности в электрическом поле.

Эоцен (англ. *Eocene*) – вторая геологическая эпоха палеогенового периода. Начался 56,0 и закончился 33,9 млн. лет назад. Продолжался, таким образом, около 22 млн. лет. Наступил за палеоценом и сменился олигоценом. Название «эоцен» предложил шотландский геолог Ч. Лайель в 1833 году. В 1855 г. из состава эоцена выделили олигоцен, а в 1874 г. – палеоцен.

Эффект основателя – генетический дрейф, обусловленный тем, что исходно популяция состоит из очень небольшого числа особей.