

Министерство образования Республики Беларусь
УО «Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина»

И.Ф. Рассашко, В.Е. Гайдук

Тексты лекций по предмету

«ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ»

Гомель 2010

УДК 575.8 (075.8)

ББК 28.02 я 73

Р 244

Рецензенты:

Блоцкая Е.С., зав. кафедрой анатомии и физиологии человека и животных УО «БрГУ им. А.С. Пушкина», кандидат биологических наук, доцент.

Ковалева О.В., зав. кафедрой экологии УО «ГГУ им. Ф. Скорины», кандидат биологических наук, доцент

Рассашко И.Ф., к.б.н., доцент, Гайдук В.Е., д.б.н., профессор

Р244 Теория эволюции

ISBN

В тексты лекций включены темы по важнейшим разделам эволюционной теории. В них освещается история развития эволюционных идей, приводятся предпосылки формирования и ключевые положения теории Ч. Дарвина, основные постулаты синтетической теории эволюции. В разделе «Микроэволюция» рассматривается элементарный эволюционный материал, элементарная единица эволюции, факторы эволюции. В теме, посвященной проблеме вида и видообразования, излагается история развития представлений о виде, приводятся различные подходы к проблеме вида, рассматриваются основные положения биологической и морфологической концепций вида; обсуждаются критерии, используемые при выделении видов; приводятся структурные единицы вида. Имеется материал по макроэволюции, отражающий направления, правила и закономерности, результаты эволюции.

Тексты лекций предназначены для студентов биологического факультета специальности Биология (научно-педагогическая деятельность).

УДК 575.8 (075.8)

ББК 28.02 я 73

© И.Ф. Рассашко, В.Е. Гайдук 2010

ISBN

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
Раздел 1 Теория эволюции как наука, ее место в системе биологических наук....	6
Лекция 1 Предмет, цели и задачи, значение эволюционной теории.....	6
Лекция 2 Доказательства и методы изучения эволюции.....	10
Раздел 2 История развития эволюционных идей.....	18
Лекция 3 Представления о развитии живой природы в додарвинский период. Учение Ж.-Б. Ламарка.....	18
Лекция 4 Предпосылки формирования и основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина.....	25
Лекция 5 Основные положения теории Ч. Дарвина (продолжение темы).....	31
Лекция 6 Развитие эволюционного учения в последарвиновский период (вторая половина XIX века)	38
Лекция 7 Основные постулаты синтетической теории эволюции.....	45
Раздел 3 Микроэволюция.....	55
Лекция 8 Генетическая изменчивость – элементарный эволюционный материал	55
Лекция 9 Популяция как элементарная эволюционная единица.....	63
Лекция 10 Элементарные факторы эволюции.....	72
Лекция 11 Естественный отбор – движущая и направляющая сила эволюции	80
Лекция 12 Органическая целесообразность и возникновение адаптаций как важные результаты отбора.....	94
Лекция 13 Вид – основной этап эволюционного процесса.....	101
Лекция 14 Видообразование – результат микроэволюции.....	111
Раздел 4 Проблемы макроэволюции.....	115
Лекция 15 Эволюция онтогенеза, соотношение онто- и филогенеза. Эволюция органов и функций	115
Лекция 16 Эволюция филогенетических групп. Формы филогенеза.....	131
Лекция 17 Главные направления эволюции	133
Лекция 18 Эволюционный прогресс.....	138
Лекция 19 Правила эволюции филогенетических групп	147
Лекция 20 Основные черты и этапы в развитии органического мира.....	154
Лекция 21 Антропогенез.....	161
Литература.....	169

ВВЕДЕНИЕ

Теория эволюции является одной из важнейших биологических теорий, объясняющей 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. Она обобщает данные многих биологических 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 развития органической природы, методологическая основа всех специальных биологических дисциплин.

Учение об эволюции с позиции отмеченного должно дать студентам знания, прежде всего, об общих закономерностях исторического развития живой природы, механизмах и направлениях изменчивости живой материи, о принципах организации единиц живого.

Целью преподавания теории эволюции является формирование у студентов четкого представления о факторах, движущих силах и закономерностях эволюционного процесса, материалистического мировоззрения, понимания связи теории эволюции с избранной ими специальной области биологии. Задачи дисциплины 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.

Теория эволюции связана с дисциплинами: генетика, зоология, экология, биотехнология, др.

В подготовке настоящего издания большую роль сыграли конструктивные предложения, сделанные В.С. Анохиной, к.б.н., доцентом БГУ и рецензентом Е.С. Блоцкой, к.б.н., доцентом, заведующей кафедрой анатомии человека и животных БрГУ им. А.С. Пушкина. Авторы выражают им глубокую признательность.

РАЗДЕЛ 1 ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ КАК НАУКА, ЕЕ МЕСТО В СИСТЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ЛЕКЦИЯ 1 ПРЕДМЕТ, ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ. ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

- 1 Понятие об эволюции, предмет, цели и задачи эволюционной теории.
- 2 Связь эволюционной теории с другими науками.
- 3 Значение эволюционной теории.
- 4 Воздействие человека на эволюционный процесс.

1 Понятие об эволюции, предмет, цели и задачи эволюционной теории.

Наиболее распространенное определение эволюции следующее: эволюцией называется процесс исторического развития живой природы. Имеются также более развернутые определения данного понятия, как в учебнике А.В.Яблокова и А.Г. Юсуфова «Эволюционное учение (дарвинизм)» (1989): «Биологическая эволюция - необратимое и, в известной степени, направленное историческое развитие живой природы, которое сопровождается изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями экосистем, биогеоценозов и биосферы в целом». Эволюционные изменения, первоначально возникнув как отклонения в генетическом аппарате отдельных особей, захватывают все уровни организации биологических систем.

Эволюционная теория как дисциплина изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни. Крупные разделы эволюционной теории – история возникновения и развитие эволюционных идей, концепции микро- и макроэволюции, филогенетика. *Целью* эволюционной теории является выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом. Эволюционная теория решает *задачи*, вытекающие из необходимости познания общих закономерностей эволюции, причин и механизмов преобразования живого на всех уровнях его организации.

2 Связь эволюционной теории с другими науками. Эволюционная теория,

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. Биолог, русский ученый, академик Л.С. Берг дал пример эволюционного подхода в лингвистике. Идеи эволюции, естественного отбора используются, хотя и не всегда корректно, в социологии (социал-дарвинизм) для объяснения общественного развития. Эволюционные идеи успешно использовал Л.Н. Гумилев 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 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 Значение эволюционной теории. Эволюционная теория является теоретической базой биологии, так как она 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. Эволюционная

теория обобщает данные многих биологических наук, позволяет понять механизмы и направления изменчивости живой материи. Она имеет важное значение для практики сельского хозяйства, селекции, охраны окружающей среды. Именно теория эволюции дает возможность понять оптимальную стратегию взаимоотношения человека и окружающей живой природы, позволяет ставить вопрос о разработке принципов управляемой эволюции.

В общем, эволюционная теория 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, «...в биологии все наполняется смыслом лишь тогда, когда истолковывается с эволюционной точки зрения».

Таким образом, эволюция жизни на Земле – неоспоримый факт. Причины эволюции живого, движущие силы и закономерности этой эволюции, рассмотрение и анализ этих положений составляет основное содержание современной теории эволюции.

4 Воздействие человека на эволюционный процесс. Человек воздействует на эволюционный процесс разными способами. 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. Создаваемые человеком породы и сорта не всегда способны к размножению. Дикая банкиевская 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, нет предела деятельности этой силы, медленно и прекрасно приспособливающей каждую форму к самым сложным жизненным отношениям. В могучую силу отбора поверили лишь тогда, когда человек сам 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.

Вопросы для закрепления материала.

1. Что изучает эволюционная теория как дисциплина?
2. Определение эволюции как явления живой природы.
3. С какими науками связана эволюционная теория?
4. Какое значение имеет эволюционная теория?

ЛЕКЦИЯ 2 ДОКАЗАТЕЛЬСТВА И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Значение данных палеонтологии для обоснования принципа эволюции.
- 2 Значение данных биогеографии для обоснования принципа эволюции.
- 3 Значение данных морфологии для обоснования принципа эволюции.
- 4 Значение данных эмбриологии для обоснования принципа эволюции.

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, биохимии, молекулярной биологии.

- 1 Значение данных 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 *Lysaeonops*, 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 филогенеза. 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 пучков, или вееров, 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.

2 Значение данных 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 бывшего единства сохраняются в современной фауне. Таковы игуаны Южной Америки и Мадагаскара, многочисленные сомовые и харациновидные 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. 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 дальше 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 стекающимися реками. Из-за проникновения в водоем морской воды при понижении суши отдельные реки были изолированы, и на протяжении последующей самостоятельной эволюции группы изолированных сигов преобра-

зовались 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.

3 Значение данных морфологии для обоснования принципа эволюции.

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, почеч-

ные чешуи представляют собой видоизменения листовой пластинки и являются гомологичными образованиями. Гомологичные органы и структуры показывают на родство, единство происхождения соответствующих организмов. 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 процессе филогенеза, такие органы или структуры называются *рудиментарными*. У представителей китообразных на месте задних пояссов 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 организма зародыша с организмом матери (плацентарные). Морфологические методы изучения эволюции основаны на положении – «чем ближе родство, тем больше сходство».

4 Значение данных эмбриологии для обоснования принципа эволюции.

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

В первой половине XIX в. выдающийся эмбриолог К. Бэр 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 сравниваемом 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. 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 кишечнополостных (например, гидры). У всех позвоночных животных на определенной стадии развития существует хорда, вероятно, у предков позвоночных хорда существовала всю жизнь. В процессе эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, не-

обходимых для распада мочевой кислоты (конечного продукта обмена пуринов). Концепция рекапитуляции помогает восстановить ход эволюционного развития многих групп и органов.

Таким образом, об эволюционном развитии органического мира свидетельствуют многие факты, накопленные разными науками о природе. Палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и другие методы исследования, используемые в совокупности, дают возможность проследить развитие жизни как планетарного явления.

Вопросы для закрепления материала.

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. Методы биогеографии.
5. Морфологические методы.
6. Эмбриологические методы.
7. Методы систематики и экологии.
8. Генетические методы и методы молекулярной биологии.
9. Другие методы изучения эволюции.

РАЗДЕЛ 2 ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ

ЛЕКЦИЯ 3 ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РАЗВИТИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД

- 1 Представления о развитии органического мира в древности.
- 2 Биологические представления в период Средневековья и эпоху Возрождения.
- 3 Развитие эволюционных взглядов в XVIII в. Учение Ж.-Б. Ламарка.
- 4 Развитие эволюционных взглядов в первой половине XIX в.

1 Представления о развитии органического мира в древности. 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 изменении. Идеи Гераклита положили начало диалектическому пониманию природы. Взгляды античных философов – материалистов распространялись довольно широко, разрабатывались многими. Одним из выдающихся мыслителей древности является Аристотель. 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 организации. 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.

лопедией естествознания.

2 Биологические представления в период Средневековья 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, 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, 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. получила в свое распоряжение новое орудие познания природы – микроскоп, изобретение которого безгранично раздвинуло сферу исследования явлений и законов природы.

3 Развитие эволюционных взглядов в XVIII и в первой половине XIX веков. В XVIII и в первой половине XIX веков наблюдается дальнейшее развитие биологии и эволюционных идей в ней (К.Ф. Вольф, К. Линней, Ж. Бюффон, Э.Ж. Сент-Илер, Ж. Кювье, Ж.Б. Ламарк, Т. Шванн, К. Бэр, П.Ф. Горянинов, 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 относительно 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.

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

Учение Ж. Б. Ламарка. *Философские взгляды Ж.Б. Ламарка.* По философским убеждениям 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 изменчивости 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 присутствию живой природе постоянному стремлению к усложнению и совершенствованию организации, стремлению природы к прогрессу. Стремление к прогрессу не определяется 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. Второй принцип, положенный 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 направле-

нии (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 правильный 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.

5 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 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 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 естественнонаучных 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 появля-

ется первая после Ж.Б. Ламарка попытка создать целостное учение о развитии органического мира. К.Ф. Рулье дал глубокую разработку проблемы соотношения организмов с 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.

Вопросы для закрепления материала.

1. Какие представления о развитии живой природы были в древности и Средневековье?
2. Характерные черты развития биологии в эпоху Возрождения.
3. Перечислите наиболее крупные достижения в биологии в 18-м и первой половине 19-го веков.
4. Основные положения эволюционной концепции Ж.Б. Ламарка, ее оценка.

ЛЕКЦИЯ 4 ПРЕДПОСЫЛКИ ФОРМИРОВАНИЯ И ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ Ч. ДАРВИНА

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

4. Искусственный отбор и его формы.

1 Общенаучные, социальные, биологические предпосылки. 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 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. А.Н. Бекетов в работе «Гармония в природе» 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 сте-

пени 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.

2 Участие Ч. Дарвина в кругосветном путешествии на корабле «Бигль».

Большое значение в создании теории сыграло важное событие в жизни Ч. Дарвина – участие его в качестве натуралиста в кругосветном путешествии на корабле «Бигль». 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, 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, черепах, ящериц увидел как бы сам процесс эволюции в действии. Ч. Дарвин возвращается из кругосветного путешествия убежденным эволюционистом и ставит задачи – объяснить причины и способы преобразования видов, установить механизм формирования приспособленности (органической целесообразности) организмов. Для разрешения задач он прежде всего обращается к результатам, достигнутым человечеством в процессе введения в культуру и дальнейшего преобразования сортов возделываемых растений и пород домашних животных. Глубоко изучив проблему окультуривания диких животных и культурных растений, Ч. Дарвин заложил основы учения о доместификации (одомашнивание).

3 Изменчивость и ее формы.

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 волосяного покрова под влиянием климата. Определенная изменчивость является массовой, захватывает все поколение. *Неопределенная, 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.

4 Искусственный отбор и его формы. 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 промышленности, 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 разнооб-

разны 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 подмечено, 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 благоприятствующие: 1) значительную степень изменчивости (чем шире изменчивость, тем больше вероятность создания новых форм); 2) количество особей (чем больше особей, тем шире проявляется изменчи-

вость, 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 клоны 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 в результате тщательного рассмотрения проблемы окультуривания 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 приведение доказательства существования в природе направляющего фактора, действующего аналогично отбору, практикуемого человеком.

ЛЕКЦИЯ 5 ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ТЕОРИИ Ч. ДАРВИНА (продолжение темы)

Факторы и движущие силы эволюции:

- 1 Доказательства изменчивости видов в природе.
- 2 Прогрессия размножения, борьба за существование.
- 3 Естественный отбор, его предпосылки и следствия (результаты действия).
- 4 Оценка теории Ч. Дарвина.

1 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. Уолша «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 разли-

чий 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.

2 Прогрессия размножения, борьба за существование. 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 вывод, 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 молодежи. Большая часть потомства гибнет и до взрослого состояния выживает лишь незначительная часть. Взрослых особей всегда меньше, чем юных. Выжива-

нию 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.

3 Естественный отбор, его предпосылки и следствия (результаты действия). Из приведенного выше материала видно, что когда отдельные особи различаются по своим качествам и оказываются в данной обстановке 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 – таксономического 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 раз-

личий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса – действие естественного отбора.

4 Оценка теории Ч. Дарвина. Теория Ч. Дарвина является одной из выдающихся естественнонаучных 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 совершенствования организации, факты поразительного приспособления организмов к условиям существования, исключительное многообразие органических форм. Эта теория приобрела характер общебиологической концепции.

Вопросы для закрепления материала.

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. Какие факторы эволюции выделил Ч. Дарвин?
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?
15. Основные работы Ч. Дарвина по теории эволюции.

ЛЕКЦИЯ 6 РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ В ПОСЛЕДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД (ВТОРАЯ ПОЛОВИНА XIX ВЕКА)

- 1 Развитие эволюционной морфологии, эмбриологии, палеонтологии, др. наук.
- 2 Критические выступления против теории Ч. Дарвина.

1 Развитие эволюционной морфологии, эмбриологии, палеонтологии, др. наук. 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 большинстве отраслей биологии, а эволюционный подход – основой и методологией специальных дисциплин. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем метод «тройного параллелизма» – сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палео-

нтологии. 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 кишечноротовых – 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 паренхимулы*) разработал И.И. Мечников, 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 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 со-

держание и существенно изменило ее по сравнению с топографической теорией зародышевых листков, предложенной ранее Х. Пандером, К. Бэрм и др. И.И. Мечников, опираясь на эволюционную теорию, 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. Учитывая природу организмов и их связь с окружающей средой, он раскрывает особенности 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 дарвиновской 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 непонятно, 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 поддер-

жано 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 Дженкинса», 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 заклю-

чается 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 которой 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.

Вопросы для закрепления материала.

1. Что дало широкое проникновение в биологию исторического метода?
2. Какие направления в биологии получили развитие после появления теории Ч. Дарвина.
3. Сравнительно-эмбриологические исследования Э. Геккеля, обоснование им биогенетического закона.

4. Значение биогенетического закона в разработке метода тройного параллелизма.
5. Применение эволюционного принципа в работах В.О. Ковалевского, значение его работ.
6. Сравнительно-эмбриологические исследования А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова, их значение.
7. Применение эволюционного принципа в работах И.М. Сеченова и К.А. Тимирязева.
8. С чем связано появление антидарвинистских течений в биологии?
9. Разновидности антидарвинизма в конце 19-го и начале 20-го годов.

ЛЕКЦИЯ 7 ОСНОВНЫЕ ПОСТУЛАТЫ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Основные этапы развития эволюционной теории – дарвинизма.
- 2 Формирование и основные постулаты синтетической теории эволюции.

1 Основные этапы развития эволюционной теории – дарвинизма. В развитии эволюционной теории выделяют пять основных этапов. Первый этап – 1859-1900 гг. увенчался крушением концепции постоянства видов (см. лекции 3 и 13). Креационизм потерял значение доминирующего в биологии мировоззрения. Второй этап – 1901- 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 знаме-

нателен. 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.

2 Формирование и основные постулаты синтетической теории эволюции.

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 закономерностей распределения хромосом при клеточном делении. Основываясь на этих фактах, А. Вейсман выдвигает *принцип невозможности передачи по наследству приобретенных 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 общебиологическое 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 большинство 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 30-х – 40-х г.г. происходит накопление новых биологических данных, способствовавших укреплению дарвинизма. К 30-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». Генетические 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.).

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. Завадский, 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 онтоге-

неза 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 распадения 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 пере-

воде 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 внутригрупповых, 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 (Н.Н. Воронцов, 1999):

- 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 удается 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 направ-

лении 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 учение о естественном отборе как главном движущем и интегрирующем факторе эволюции.

Вопросы для закрепления материала.

1. Какие основные пять этапов в развитии дарвинизма можно выделить?
2. Что представляет собой синтетическая теория эволюции?
3. Основные постулаты синтетической теории эволюции.
4. В чем заключаются основные черты современного этапа развития дарвинизма?
5. Можно ли сказать, что дарвинизм «устарел» во второй половине 20-го века?

РАЗДЕЛ 3 МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

ЛЕКЦИЯ 8 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ – ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ

- 1 Основные понятия и типы изменчивости.
- 2 Характеристика наследственной изменчивости (мутации и рекомбинации).
- 3 Роль среды в проявлении изменчивости.
- 4 Роль ненаследственных изменений в эволюции.

1 Основные понятия и типы изменчивости. 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 (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989) 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 (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

2 Характеристика наследственной изменчивости (мутации и рекомбинации). 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 удастся 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 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. По своему проявлению мутации могут быть полезными и вредными (нейтральность мутаций не доказана), 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 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 должна быть невелика.

Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается числом гамет одного поколения, несущих определенную мутацию по отношению к общему числу гамет. Частота мутаций для разных генов неодинакова и колеблется от 10^{-4} до 10^{-9} , в среднем частота мутаций составляет 10^{-7} . Общая частота мутаций, складывающаяся из частот мутаций отдельных генов, колеблется у разных орга-

низмов от нескольких процентов до 25% 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.

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.

3 Роль среды в проявлении изменчивости. Приспособление организма к известным условиям внешней среды означает, что эти условия становятся необхо-

димыми 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.

4 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. Ненаследственных 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 приобре-

тают 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 морфозами. У водяной гречихи при развитии во влажном воздухе образуются 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 (И.И. Шмальгаузен, 1969).

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.

Вопросы для закрепления материала.

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?

ЛЕКЦИЯ 9 ПОПУЛЯЦИЯ КАК ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЕДИНИЦА

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

1 Определение понятия популяция. Типы популяций. 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 *микрорпопуляции*. Группы особей вида, являющиеся менее близкородственными, чем семьи, объединениями, связанные единством территории и тесным экологическим взаимодействием, представляют собой микрорпопуляции. Примером могут служить колония мышевидных грызунов, стадо оленей. Микрорпопуляции 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 (А.С. Северцов, 1987).

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, зайцарусака, элодеи канадской. Однако при чрезмерном развитии популяции ухудшаются условия существования, что вызывается ее переуплотнением. 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.

2 Генетические и морфофизиологические особенности популяции. 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 при-

знакам. Особенно успешным такой подход бывает при использовании признаков – маркеров генотипического состава популяции. Примерами их могут служить зубренная 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 использования традиционных способов сравнения популяций по размерам, массе, пропорциям тела особей.

Каждая популяция обладает конкретной совокупностью генетической информации – это генофонд популяции. Она также обладает определенным фенофондом (совокупность фенотипов популяций вида). Признаки и свойства той или иной совокупности – фены детерминированы определенными генами и отражают характер внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости. О генофонде популяции можно судить по ее фенофонду. Зная фенофонд популяции и вида, можно построить феногеографическую 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, 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 потомстве 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 сосущество-

вании 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 внутривнутрипопуляционном 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 местообитания популяции. Появление внутривнутрипопуляционного 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 внутривнутрипопуляционного 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 популяции приобретают широкие возможности для освое-

ния 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 генетическая пластичность обеспечивается за счет скрытой генетической изменчивости. Пластичность популяции находится в прямой зависимости от ее 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.

3 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, связан-

ных 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.

Вопросы для закрепления материала.

1. Что такое популяция?

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

ЛЕКЦИЯ 10 ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Характеристика мутационного процесса. Генетическая комбинаторика.
- 2 Характеристика изоляции как элементарного фактора эволюции, ее значение.
- 3 Популяционные волны, поток и дрейф генов и их роль в эволюции.
- 4 Взаимодействие мутационного процесса, популяционных волн и изоляции.

1 Характеристика мутационного процесса. 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 механизмом 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 ($10^{-4} - 10^{-9}$), по каждому отдельному гену давление мутационного процесса невелико. Но в связи с большим числом генов и хромосом общая частота всех возникающих мутаций достаточно высока. Следовательно, мутационный процесс оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции и в сочетании с генетической комбинаторикой оказы-

вает 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 генотипов 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 эволюции. 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 накапливаться вследствие увеличения числа скрещиваний между особями этих групп. В дальнейшем на их основе могут образоваться новые подвиды.

Существуют две формы изоляции – пространственная и биологическая изоляции, причины их возникновения разные. *Пространственная (территориально-механическая)* изоляция может существовать в разных формах: она возникает при появлении труднопреодолимых барьеров – дрейфа материков, наличии 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 вырубке 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 новым 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 исключаящих 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, статичность 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 эволюции. В природных условиях постоянно происходят периодические 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, нередки случаи резкого сокращения численности популяции, связанные с пожарами, наводнениями, длительными засухами, извержениями вулканов. 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 устранять 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» (несколь-

ко

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, и их гены включаются в генофонд этой популяции. Поток генов рассматривается в качестве важного источника генетической изменчивости популяций. В данном случае происходит рекомбинация генов 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 (А.Б. Георгиевский, 1985).

4 Взаимодействие мутационного процесса, популяционных волн и изоляции. 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 давле-

ние мутационного процесса. Теоретические расчеты показывают, что в популяциях малой величины популяционные волны могут как бы подставлять 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 стохастизма сводится к тому, что численность популяции определяется случайно распределенными во времени и пространстве факторами). Общим для них является и ненаправленность, неопределенность.

Вопросы для закрепления

1. Какие выделяют элементарные эволюционные факторы?
2. Важнейшие свойства мутационного процесса, как элементарного фактора эволюции?
3. Значение мутационного процесса?
4. Популяционные волны, определение, классификация.
5. Эволюционное значение популяционных волн.
6. Изоляция, определение, классификация явлений изоляции.
7. Значение изоляции в эволюции.
8. Что такое дрейф генов и его роль в эволюции?
9. Миграция и ее роль в эволюции.
10. Что является общим для элементарных эволюционных факторов?

ЛЕКЦИЯ 11 ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – ДВИЖУЩАЯ И НАПРАВЛЯЮЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ

- 1 Предпосылки действия естественного отбора.
- 2 Естественный 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, которые рассмотрены выше. 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 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 внутригрупповую, межсемейную и межгрупповую формы борьбы за существование. Борьба за существование связана с гибелью (элиминацией) особей. Различают такие типы элиминации как общую, индивидуальную, прямую и косвенную, семейную и групповую. Выделение указанных категорий показывает на чрезвычайную сложность проявления борьбы за существование.

2 Естественный 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 эволюционно-

го 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* (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

Естественный отбор как движущий фактор эволюции имеет вероятностный закономерный характер; формируя признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью, он обладает накапливающим и интегрирующим 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 (А.С. Северцов, 1987, 2005).

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 уклонений в признаках и свойствах (накоплении и усилении в ряду поколений случайных уклонений 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 генотипа, 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 рожденных особей с определенным призна-

ком 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 – 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 – 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 влияют 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 возмож-

ная 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 (рисунок 2). 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) крыс и насекомых к ядохимикатам, а микроорганизмов – к антибиотикам.

Признание за естественным отбором ведущей роли в эволюции не принижает

значения остальных факторов эволюционного процесса. Все элементарные эволюционные факторы взаимосвязаны под контролем отбора, все они воздействуют на элементарный эволюционный материал, изменяя элементарную эволюционную единицу.

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. Шмальгаузенем. *Стабилизирующий отбор* - форма естественного отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости, реализации в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства. 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 уклонения от приспособительной нормы. Стабилизирующий отбор способствует сохранению устойчивости в живой природе.

Движущая форма отбора – это отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства. Такой отбор способствует закреплению новой нормы взамен старой. Механизм движущего отбора заключается в сохранении полезных уклонений 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, стабилизирующий отбор определяет их стабильность. Естественный отбор не только создает, но и поддерживает многообразие форм живой природы.

Дизруптивной называется форма отбора, благоприятствующая более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм. Дизруптивный отбор осуществляется на основе выживания и размножения более адаптивных крайних уклонений при элиминации средних вариантов. Эту форму отбора вызывают длительно и разнонаправленно изменяющиеся условия среды. Следствием дизруптивного отбора является дарвиновская дивергенция. При действии дизруптивного отбора происходит распадение популяции на части. Общий результат дизруптивного отбора - формирования 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 направлял эволюцию млекопитающих и привел к возникнове-

нию большого числа отрядов. Схемы, отражающие действие рассмотренных форм отбора, приведены на рисунке 3.

Следует отметить, что кроме указанных выше, выделяют такие формы естественного отбора, как центростремительный и центробежный. И.И. Шмальгаузен (1969) писал, что центростремительный 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 данных условиях, отбор будет подхватывать любые отклонения от нормы, то есть направление его будет центробежным. Превысившая норма будет элиминирована, а изменчивость резко возрастет.

Дж. Симпсоном выделены формы отбора, возникающие в результате взаимодействия центростремительного и центробежного отбора. 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 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 (А.С. Северцов, 1987, 2006).

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 зрело-

сти, небольшое число потомков. И в первом (r-стратегия и соответственно r-отбор), и во втором случае (K-стратегия и соответственно K-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 средство защиты в ходе борьбы за существование, подхваченные половым отбором, у самцов разных видов животных развились рога, клыки и другое (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

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 связаны 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, создании аппарата индивидуального развития и др. (И.И. Шмальгаузен, 1969).

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 приро-

ды. Теория естественного отбора является одним из основных теоретических обобщений биологии, она объясняет механизм эволюции.

Вопросы для закрепления.

1. Предпосылки естественного отбора.
2. Что такое борьба за существование, ее формы?
3. Что служит объективным мерилем борьбы за существование?
4. Определение понятия «естественный отбор».
5. Что является объектом и сферой действия отбора?
6. Эффективность и скорость действия отбора.
7. Что такое коэффициент отбора?
8. Что такое адаптивная ценность генотипа, что она характеризует?
9. Основные формы естественного отбора.
10. Сходство и различия в действии искусственного и естественного отбора.
11. Что определяет ведущую роль естественного отбора в эволюции?
12. Доказательства действия естественного отбора.

ЛЕКЦИЯ 12 ОРГАНИЧЕСКАЯ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТЬ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ АДАПТАЦИЙ КАК ВАЖНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ОТБОРА

- 1 Развитие представлений об органической целесообразности.
- 2 Понятие об адаптациях, механизм возникновения, классификация адаптаций.

1 Развитие представлений об органической целесообразности. Вся живая природа проникнута целесообразностью и в этом ее отличие от неживой природы. Целесообразность строения и функций различных организмов выражается в их приспособленности к физическим условиям внешней среды, в соотношениях с биотическими факторами и во взаимной приспособленности организмов, в реакциях организмов, их инстинктах и поведении, в борьбе с вредными влияниями (болезнями, паразитами, повреждениями), в способности к индивидуальному приспособлению.

Все организмы, населяющие Землю, приспособлены к условиям, в которых они существуют. Микроорганизмы могут жить в кипящих вулканических источниках, растворе серной кислоты, нефти и т.д. Есть водоросли и насекомые, встречающиеся на снегу и поверхности ледников. Приспособленность к физическим условиям среды выражается нередко уже в общей форме тела. Планктонные организмы, обладающие слабыми средствами активного передвижения, поддерживаются взвешенными в воде благодаря различным приспособлениям: это или гидростатические аппараты в виде воздушных камер, капелек жира, или всевозможные выросты, увеличивающие сопротивление воды при оседании и делающие возможным «парение» в воде. Прибрежные рыбы, живущие около рифов, имеют высокое тело, способное к быстрым поворотам. Медленно плавающие нектонные рыбы имеют веретеновидную форму тела. Высшего совершенства в реактивной навигации достигли кальмары. У них тело длинное, цилиндрическое, предельно обтекаемое, спереди и сзади заостренное. Резко выбрасывая из мантийной полости воду, они, словно ракета, движутся вперед. Крот также хорошо приспособлен к жизни под землей, как стриж и ласточка к быстрому полету. Сильные ноги, чуткие уши и острое обоняние оленя позволяют спастись от тигра, но и строение тела тигра, вся его организация дают ему возможность схватить неосторожного, или менее чуткого, или менее быстрого оленя. У тигра замечательное зрение, но слабое обоняние, поэтому он внимателен к обонянию жертвы – подбирается к ней против ветра, а когда находится в засаде, то располагается по ветру. Целесообразно также строение паразитов, прикрепляющихся либо к шерсти тигра, либо за стенку его кишечника.

Существуют различные пассивные средства защиты организмов от хищников. Это разнообразные выросты в виде твердых панцирей (жуки, черепахи, броненосцы), шипов, колючек (некоторые растения, насекомые). Большое значение в пассивной защите имеет покровительственная окраска и мимикрия. Первая камуфлирует организм, позволяя ему сливаться с фоном окружающей обстановки. Вторая

маскирует организм под другой вид, более опасный или ядовитый, тем самым, отпугивая потенциального хищника.

Кроме этого поражает целесообразность строения сложных органов, например глаза млекопитающих. Она выражается во внутренней приспособленности частей: роговицы, хрусталика, зрачка, сетчатки, которые только совместно, при строго определенных условиях, отвечают своему предназначению.

В общем, данные, свидетельствующие о приспособленности живых организмов, а также целесообразности их организации и поведения многочисленны.

Факты целесообразности строения и реакций растений и животных и всеобщая «гармония» их соотношений издавна обращали на себя внимание человека. По теологическим представлениям, всеобщая гармония природы, как и целесообразность организации живых существ, объясняются волей «Творца». Согласно таким взглядам, каждый организм занимает свое определенное место в гармонии природы, и в этом состоит цель его сотворения. Телеологические взгляды имели ученые в Древней Греции. Телеология в применении к миру организмов получила свое выражение у Аристотеля. По Аристотелю, хотя он признает некоторую постепенность в развитии природы, ничто не происходит случайно, все подчинено известной цели. Организмы развиваются в силу вложенного в них стремления к известной цели. Представления Аристотеля имели большое влияние на формирование философских воззрений у ученых, в том числе в более позднее время. По мнению Ж. Кювье, «всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели». Телеологично учение предшественника Ч. Дарвина Ж.Б. Ламарка. Признание внутренней цели, к которой стремятся организмы, является сущностью воззрений Ламарка. Он верит в создание особого «естественного порядка», известной «гармонии природы». Во всех течениях ламаркизма заключается признание изначального характера целесообразности реакций (И.И. Шмальгаузен, 1969). Материалистическая, но при этом механистическая,

оценка целесообразности органических форм ведет свое начало также от древних греков, от римлян (Эмпедокл, Демокрит, Лукреций Кар, др.). Элементы материалистического анализа проблемы целесообразности есть у французских философов-материалистов XVIII в. (Ж. Ламетри, Д. Дидро), у некоторых натуралистов (Ж. Бюффон). Однако и они рассматривают формы статически, а не в процессе развития. Только Ч. Дарвину принадлежит заслуга разрешения проблемы на основе строго научного исследования и в связи с общей проблемой эволюции органического мира. По представлениям Ч. Дарвина, целесообразность строения и функций организма выражается в его приспособленности к определенным жизненным условиям, факторам внешней среды. В соответствии с этим, органическая целесообразность – это приспособленность организмов к окружающему комплексу абиотических и биотических условий. Она является результатом, следствием естественного отбора. В настоящее время большинство биологов рассматривает целесообразность в дарвиновском смысле. По современным представлениям, под органической целесообразностью понимают всю совокупность индивидуальных и общевидовых приспособлений, которые обеспечивают выживаемость особи и вида в целом.

2 Понятие об адаптациях, механизм возникновения, классификация адаптаций. Выживаемость вида как целого может достигаться формированием и совершенствованием общевидовых и индивидуальных адаптаций (приспособлений). *Адаптации* – это комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей особи, популяции или вида, обеспечивающий успех в конкуренции с особями, популяциями, другими видами и устойчивость их к воздействию факторов абиотической среды. Как отмечал Ч. Дарвин, совершенство всякого приспособления определяется внешней средой, поэтому оно всегда конкретно, относительно, имеет временный характер. Приспособление к одним условиям перестает быть таковым в других условиях. Например, всякая покровительственная окраска не имеет никакого значения вне этой среды. Самая совершенная окраска и рисунок ба-

бочки под цвет коры деревьев не дает ей никакой защиты в траве или листве деревьев. Формирование приспособлений и их относительный характер получают объяснение только с позиции теории Ч. Дарвина. Приспособления (адаптации) у организмов к определенным условиям обитания возникают в процессе эволюции в результате естественного отбора и борьбы за существование. Благодаря механизму действия отбора, когда имеет место сохранение, накопление и усиление в ряду поколений мелких индивидуальных полезных наследственных уклонений, происходит преобразование старых и формирование новых приспособлений. Их возникновение является одним из важных результатов естественного отбора. Историческое развитие видов органически связано с формированием определенного комплекса адаптаций. Сама эволюция является по существу непрерывным процессом образования адаптаций, происходящим по следующей схеме: интенсивность размножения – борьба за существование – избирательная гибель – естественный отбор – приспособленность.

Согласно данным Н.В. Тимофеева-Ресовского и других (1969 г.) при классификации адаптаций выделяют несколько принципов и соответствующих им групп адаптаций. Адаптации классифицируют по происхождению, по принадлежности к разной среде, по эволюционному масштабу, по характеру возникающих изменений, по длительности сохранения в онтогенезе. *По происхождению* выделяют адаптации, возникающие преадаптивным, комбинативным и постадаптивным путями. *По принадлежности к разной среде* различают генотипические (онтогенетические), популяционно-видовые, биоценотические адаптации. *По эволюционному масштабу* адаптации подразделяются на специализированные и общие. *По характеру возникающих изменений* адаптации бывают упрощающие строение системы, усложняющие строение, сохраняющие строение систем и уровень сложности. *По длительности сохранения в онтогенезе* есть кратковременные, повторяющиеся и постоянные адаптации.

Адаптация затрагивает разные стороны жизненных процессов организмов и поэтому, кроме отмеченных, выделяют еще такие типы адаптаций как морфологические, физиологические, биохимические, поведенческие. *Морфологические адаптации* связаны с изменением строения тела. Например, у теплокровных животных при продвижении на север отмечается увеличение средних размеров тела (правило Бергмана), что уменьшает относительную поверхность и теплоотдачу. У растений в северных широтах и высокогорных районах есть стелющиеся и подушковидные формы, меньше повреждаемые сильными ветрами и лучше согреваемые солнцем. Наглядна такая морфологическая адаптация как защитная окраска, скрывающая животных на фоне среды. Защитная окраска представлена двумя основными типами: покровительственной и предостерегающей. Покровительственная окраска очень важна для видов животных, не имеющих эффективных средств защиты от хищников. Благодаря ей, животные становятся менее заметными на фоне местности. На севере чаще встречается белая или светлая окраска, помогающая маскироваться на снегу (белые медведи, полярные совы, песцы, детеныши ластоногих - белики). У ряда животных появилась окраска, образованная чередованием светлых и темных полос или пятен, делающая их менее заметными в кустарниках и густых зарослях (тигры, молодые кабаны, зебры, пятнистые олени). Некоторые животные способны очень быстро менять окраску в зависимости от условий (хамелеоны, осьминоги, камбала). При *маскировке* форма тела и его окраска делают животных похожими на листья, сучки, ветви, кору или колючки растений (часто встречается у насекомых, обитающих на растениях). Защитное значение у животных имеет и *мимикрия (подражание)*. В этом случае окраска и форма тела у безобидных животных становятся похожими на таковые ядовитых организмов. Например, некоторые неядовитые змеи похожи на ядовитых. Цикады и сверчки напоминают крупных муравьев. При предостерегающей или угрожающей окраске у животных, представляющих опасность для других, имеются яркие окраски, ядовитые или пахучие железы. Столкнувшись с ними, животные-хищники в дальней-

шем не нападают на такие организмы (осы, шмели божьи коровки, колорадские жуки). *Физиологические адаптации* связаны с перестройкой обмена веществ у организмов. Примером является появление теплокровности и терморегуляции у птиц и млекопитающих. В более простых случаях – это приспособление к определенным формам пищи, солевому составу среды, высоким или низким температурам, влажности или сухости воздуха и почвы. *Биохимические адаптации* связаны с образованием определенных веществ, облегчающих защиту от врагов или нападение на другие организмы. Сюда можно отнести яды змей, скорпионов, пауков, облегчающие им охоту; антибиотики грибов и бактерий, защищающие их от конкурентов; токсины растений, предохраняющие их от выедания; пахучие вещества клопов и некоторых других насекомых, отпугивающие врагов. К биохимическим адаптациям относится и особая структура белков, липидов у организмов, устойчивым к высоким и низким температурам (теплолюбивых и холодолюбивых), позволяющая им существовать в горячих источниках, вулканических почвах или в условиях вечной мерзлоты. *Поведенческие адаптации* связаны с изменением поведения в тех или иных условиях. Например, забота о потомстве приводит к лучшему выживанию молодых животных и повышает устойчивость их популяций. В брачные периоды многие животные образуют отдельные семьи, а зимой объединяются в стаи, что облегчает им пропитание или защиту (волки, многие виды птиц).

Обеспечение высокой приспособленности вида и соответственно его выживаемости в разных случаях существенно различается. Чем больше у вида приспособлений и чем они многообразнее, тем выше выживаемость и тем целесообразнее организация. Поэтому уровни целесообразности у разных видов различны. В целом, уровень целесообразности неизбежно отражает уровень организации. Уровень целесообразности будет тем выше, чем меньше организмы зависят от случайных и неслучайных изменений внешних условий и меньше подвержены влиянию неблагоприятных факторов.

Целесообразность необходимо рассматривать только как исторически возникающее явление при постоянном действии естественного отбора. Относительный характер целесообразности доказывает возможность дальнейшей перестройки и совершенствования имеющихся у организмов приспособлений, то есть бесконечность эволюционного процесса.

Вопросы для закрепления

1. Проблема органической целесообразности, ее методологическое значение.
2. Определение адаптации, классификация адаптаций.
3. Механизм возникновения адаптаций.
4. Относительный характер адаптаций.

ЛЕКЦИЯ 13 ВИД – ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

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

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, от-

ражающая 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. Второй этап 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 у 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 – дискретность и устойчивость. Вид оказался образованием, представляющим собой как бы 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 АН П. Паллас отме-

чал, 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 изменяемости 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 занимаются и вносят большой вклад в их разрешение Н.И. Вави-

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

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, отграничены 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 первого. 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 (nomem – 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 возникающая, 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 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 общно-

стью 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.

3 Генетико-эволюционное понятие вида, критерии и признаки вида. 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 организмов 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 дан-

ный 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 занимает 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.

Как видно, 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. Генетиче-

ское 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 надиндивидуальным 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.

4 Целостность вида и механизм ее поддержания, популяционная структура. Любой вид – это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуров-

невой 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.

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* – внутривидовая 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). По А.С. Баранову 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 динамической 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 дать следующую формулировку виду: *вид* – это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и объединенных возможностью скрещивания друг с другом, формирующих систему популяций, которые образуют общий ареал (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989).

Вопросы для закрепления материала.

1. Какова история развития понятия «вид»?
2. В чем сущность типологической, номиналистической, биологической концепций вида?
3. Доказательства реальности вида.
4. В чем различие между представлениями о виде как генетически закрытой и генетически устойчивой системах?
5. Формулировка понятия «вид».
6. Критерии вида. Почему при различении видов приходится пользоваться разными критериями?
7. Структурные единицы вида.
8. Вид как качественный этап эволюционного процесса.

ЛЕКЦИЯ 14 ВИДООБРАЗОВАНИЕ – РЕЗУЛЬТАТ МИКРОЭВОЛЮЦИИ

- 1 Понятие о видообразовании.
- 2 Основные пути и способы, примеры видообразования, принцип основателя.

1 Понятие о видообразовании. Видообразование является процессом, при котором происходят адаптивные преобразования внутри старого вида, приводящие к возникновению одного или нескольких новых видов. Как отмечено в литературе (А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов, 1989), возникновение изоляции между частями видового населения означает разделение вида. Поэтому, *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).

2 Основные пути и способы, примеры видообразования, принцип основателя. Как основные пути видообразования выделяют аллопатрическое, симпатрическое, филетическое, дивергентное, гибридогенное. *Аллопатрическое 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), расселение исходного вида (группы больших чаек, некоторых рептилий, амфибий, насекомых).

Симпатрическое 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, 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), превращается

в новый вид. Границы между отдельными видами в филетическом ряду форм провести невозможно – она всегда будет условной.

Дивергентное видообразование. Этот тип видообразования Ч. Дарвин считал самым распространенным. Примерами данного типа являются дивергенция дарвиновских вьюрков на Галапагосах, возникновение нескольких видов сиров вокруг Ирландского моря в результате разделения единой предковой формы.

Одним из путей видообразования является *гибридогенное видообразование (сингенез)*, которое является обычным у растений. В этом случае могут образовываться комплексы видов (или полувидов), связанных между собой гибридизацией – сингамеонами. В случае таких гибридных комплексов иногда бывает трудно обнаружить четкие границы между отдельными видами, хотя виды как устойчивые генетические системы выделяются вполне определенно.

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 жестко 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.

Вопросы для закрепления материала.

1. Что такое видообразование?
2. Основные пути и способы видообразования.
3. Принцип основателя, из чего вытекает его действие?

РАЗДЕЛ 4 ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ.

ЛЕКЦИЯ 15. ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА, СООТНОШЕНИЕ ОНТО - И ФИЛОГЕНЕЗА. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ

- 1 Понятие макроэволюции, сходства и различия микро - и макроэволюции.
- 2 Общие представления об онтогенезе и эволюции онтогенеза.
- 3 Биогенетический закон, рекапитуляция, учение о филэмбриогенезах.
- 4 Принципы преобразования органов и функций.

1 Понятие макроэволюции, сходства и различия микро- и макроэволюции. 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. В эпоху развития классического дарвинизма построение эволюционной теории проводилось на основании результатов, полученных в самых разнообразных разделах биологии, исследователями, работавшими с применением лишь 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 (внутривидовом) 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 в. 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 онтогенезе и 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. 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 (рисунок 4). 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, гаструлы, нейрулы. Стадию дробления, в свою очередь, можно

разделить на стадии двух, четырех, восьми и более бластомеров. В результате представление об этапности онтогенеза теряется и вырисовывается вполне плав-

ный процесс индивидуального развития. Как видно, онтогенез представляет собой упорядоченную последовательность процессов (А.С. Северцов, 1987, 2005).

Эволюционные изменения связаны не только с образованием и вымиранием видов, преобразованием органов, но и с перестройкой онтогенетического развития. Без изменения отдельных стадий в онтогенезе немислим 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 ко-

ординация 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.

Эмбрионизация, автономизация, канализация онтогенеза. Эмбрионизация, автономизация, а также рационализация являются результатами эволюции онтогенеза. *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.

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

Значение корреляций и координаций. 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. *Эргонтические 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. 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 зависимости 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 Биогенетический закон, рекапитуляция, 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 организ-

мов). 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. 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. Девиация ведет к перестройке органов, существовавших у предков. Примером девиации является формирование роговых чешуй рептилий, которые первоначально формируются, как плакоидные чешуи акулых рыб. Затем у акулых 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 4, 5.

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.

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 осо-

бями вида. Любая из функций организма количественно меняется в процессе индивидуального развития особи.

4 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 второстепенных – 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 уменьшается 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 многоклеточных 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.

Вопросы для закрепления материала.

1. Понятие макроэволюции, в чем состоит сходство и различия микро- и макроэволюции.
2. Что такое онтогенез?
3. Особенности онтогенеза в разных группах.
4. Этапы онтогенеза у растений и животных.
5. На чем основана целостность и устойчивость онтогенеза?
6. Способы (пути) усовершенствования онтогенеза.
7. Что такое автономизация онтогенеза в ходе эволюции?
8. Эмбрионизация онтогенеза в процессе эволюции, ее значение.
9. Типы корреляций и их значение.
10. В какой последовательности формируется система регуляций у растений в онтогенезе?
11. Что такое координации и как они развиваются исторически?
12. Роль корреляций и координаций в формообразовательных процессах.
13. Взаимосвязь онтогенеза и филогенеза. Биогенетический закон.
14. Что такое рекапитуляция? Привести примеры.
15. Что представляют собой филэмбриогенезы?
16. Что представляют собой анаболия, девиация, архаллаксис?
17. В чем заключается основное значение теории филэмбриогенезов?
18. Что такое мультифункциональность? Привести примеры.
19. Какие известны способы преобразования органов и их функций?
20. Взаимосвязанность преобразования систем органов в филогенезе?

ЛЕКЦИЯ 16 ЭВОЛЮЦИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП. ФОРМЫ ФИЛОГЕНЕЗА

- 1 Дивергенция, как одна из основных форм филогенеза.
- 2 Филетическая эволюция.
- 3 Конвергенция, причины и следствия, примеры.
- 4 Параллелизм, причины и следствия, примеры.

1 Дивергенция, как одна из основных форм 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. 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. 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 (микроэволюционный 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: раз 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.

2 Филетическая эволюция. *Филетическая эволюция* – преобразование популяций без дивергенции, когда наблюдается постепенность нарастания обособленности таксона. Примером служит исторический ряд изменения раковин палюдин.

3 Конвергенция, причины и следствия, примеры. Среди вторичных *форм филогенеза* выделяют *конвергенцию и параллелизм*.

Конвергенция – это возникновение сходных черт организации на изначально разной основе, то есть путь развития аналогичных приспособлений. Конвергенция означает независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. При конвергенции сходство объясняется приспособлением к сходной среде, 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 от сходства, основанного на филогенетическом родстве.

4 Параллелизм, причины и следствия, примеры. *Параллельная эволюция, параллелизм* – это возникновение сходных признаков на общей организационной основе. Параллелизм означает независимое приобретение родственными организ-

мами 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 условиях обитания. 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.

Схема дивергентного, конвергентного, параллельного развития групп и филетической эволюции представлена на рисунке 7.

Вопросы для закрепления материала

1. Что такое дивергенция, как она возникает?
2. Роль дивергенции в развитии жизни на Земле?
3. Филетическая эволюция как первичная форма филогенеза.
4. Что такое конвергенция, механизм ее возникновения? Примеры.
5. Что такое параллелизм, на какой основе возникает? Примеры.

ЛЕКЦИЯ 17 ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

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

1 Представления Ж.Б. Ламарка и Ч. Дарвина 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 вер-

тикали» (магистральный путь развития) и по «горизонтали» (возникновение многообразия в пределах одного уровня организации) был подмечен Ж.Б. Ламаркам правильно.

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.

2 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. В противоположность биологическому прогрессу биологический регресс – это понижение приспособленности потомков, ведущее к их частичному или полному вымиранию.

Биологический прогресс по А.Н. Северцову может достигаться 4-мя способами, которые также представляют собой главные направления эволюционного процесса: ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы, дегенерация.

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

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 результате возникло представление о трех главных направлениях эволюции: ароморфозе, алломорфозе (*allos* - другой) – процессе выработки частных приспособлений и специализации. В отличие от чисто морфологического подхода А.Н. Северцова подход И.И. Шмальгаузена является эколого-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. 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 среды. 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 эко-

гические 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 бабируссы; хорошо известны реконструкции гигантских насекомых, рыб, амфибий, рептилий, а также растений. Современным китам, слонам, секвойе характерны гигантские размеры. При 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 извест-

ны 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, различают несколько направлений эволюции. В конкретной эволюции всегда переплетаются ароморфозы и частные приспособления, за ароморфными преобразованиями начинается период частно-адаптивных преобразований, явления прогрессивного и регрессивного развития. Направленность эволюции рассматривается как одно из важнейших проявлений эволюционного процесса.

Вопросы для закрепления материала.

1. Представления Ж.Б. Ламарка и Ч. Дарвина о направлениях эволюции.
2. Какие направления эволюции выделял А.Н. Северцов?
3. Определение биологического прогресса, его критерии и способы достижения.
4. Что такое ароморфозы и идиоадаптации? Примеры.
5. Что такое арогенез, аллогенез, специализация?
6. Какие формы специализации выделял И.И. Шмальгаузен?

ЛЕКЦИЯ 18 ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС

1 Понятие и критерии прогрессивного развития.

- 2 Классификация явлений прогресса, их характеристика.
- 3 Неограниченный и ограниченный прогресс.
- 4 Биотехнический (физико-механический) прогресс.

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. Однако даже само существование в природе прогресса может оспариваться на том основании, что нет объективных критериев для выделения прогрессивных и менее прогрессивных форм. Но если проанализировать данные по особенностям развития органической природы на Земле, то окажется, что в каждом крупном периоде прошлой истории биосферы были группы животных, растений, которые могут быть названы «доминантными». В раннем палеозое ими являлись кишечнополостные, аннелиды, членистоногие – трилобиты, ракоскорпионы; в позднем палеозое – расцвет примитивных позвоночных (рыб, амфибий); в мезозое – расцвет высших насекомых и рептилий; в кайнозое – расцвет птиц и млекопитающих. Аналогичный ряд появления в процессе эволюции все более совершенных форм дает и развитие основных растительных организмов на Земле: папоротники, голосеменные, покрытосеменные. Вместе с тем, в эволюции имеет место вымирание отдельных групп, некогда широко распространенных и процветающих; так же, как фактом, является одновременное сейчас существование древнейших групп, устроенных сравнительно просто (одноклеточные, кишечнополостные, некоторые черви и др.) и возникших позднее и устроенных значительно более сложно (насекомые, рептилии, птицы, млекопитающие). Имеются многочисленные примеры появления все более совершенных приспособлений, определяющих все 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 энергии обладают стрекозы, филогенетически очень древняя группа, а наиболее совершенным органом обоняния обладают, вероятно, некоторые ночные бабочки. Все эти явления, объективно наблюдающиеся факты эволюционного прогресса в природе, должны найти отражение в теории прогресса.

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. Путь развития от простого к сложному, от примитивного к более совершенному обычно обозначают термином «прогресс». Но при этом остаются нераскрытыми понятия более совершенной и высокой организации. Определение уровня организации не просто. 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 ко-

нечностей и их узкой специализацией, редуkcией 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). 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 (А.С. Северцов, 1987, 2005). 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 услови-

ям 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 приобретением 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 яичные 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 возмож-

ность 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 прогрессе, считая, что нет оснований для разделения 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» (А.С. Северцов, 1990). 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 «градь» (ступени), он также рассматривал третье направление эволюции – *стасигенез*, явление эволюционной стабилизации, то есть, сохранение неизменяющихся ветвей.

3 Неограниченный и ограниченный прогресс. Среди основных форм прогрессивного развития в настоящее время наряду с биологическим выделяют ограниченный и неограниченный прогресс, теорию которого создал Дж. Хаксли. Согласно данной теории, эволюция – прогрессивный процесс, но прогресс этот в основном ограниченный, групповой. Переходя от градь к граде, каждая группа организмов (таксон) развивается прогрессивно, но, в конце концов, приходит к стасигенезу или вымиранию. Лишь одно 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 (1989), неограниченный прогресс является наиболее общей формой прогресса, магистральным путем развития жизни. 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 (групповом) 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 является совершенствование

морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего плана строения.

4 Биотехнический (физико-технический) прогресс. Биотехнический 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 критерий биотехнического прогресса – 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 ароморфозной 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 оказы-

вались 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 – «progressis», что означает движение вперед. Прогресс, являясь направлением эволюции, приводит к процветанию вида, увеличению его численности, расширению ареала.

Вопросы для закрепления материала.

1. Понятие прогресса и его критерии.
2. Классификация явлений прогресса.
3. Что такое неограниченный прогресс?
4. Групповой (ограниченный) прогресс – дать определение, привести примеры.
5. Что такое биотехнический прогресс? Привести примеры.
6. В чем заключается взаимодействие разных направлений прогресса?

ЛЕКЦИЯ 19 ПРАВИЛА ЭВОЛЮЦИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП

- 1 Необратимость эволюции (Ч. Дарвин, Л. Долло, 1893).
- 2 Прогрессирующая специализация (Ш. Депере, 1876).
- 3 Происхождение от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896).
- 4 Смена фаз адаптациогенеза (И.И. Шмальгаузен, 1939), другие правила.

1 Необратимость эволюции (Ч. Дарвин, Л. Долло, 1893) . 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 палео-

нтолога 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 (И.И. Шмальгаузен, 1969). 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 восстановлении 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 (Н.Н. Воронцов, 1984).

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 Прогрессирующая специализация (Ш. Депере, 1876). Согласно данному правилу, 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, поскольку организм определенного строения не может жить в любой среде, в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения.

3 Происхождение от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896). 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.

4 Смена фаз адаптациогенеза (И.И. Шмальгаузен, 1939), другие правила. Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых и новых адаптаций – адаптациогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию группы в новом направлении. Обычно одна из таких групп оказывается основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований. На основании таких явлений И.И. Шмальгаузен (1939) 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 аромофоза. 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 (А.Н. Северцов, 1939; И.И. Шмальгаузен, 1969) (рисунок 8).

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 степень 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 (1812). 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 гоминид.
- 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.

Вопросы для закрепления материала

1. Правило необратимости эволюции.
2. Какое существенное уточнение получило правило необратимости эволюции в настоящее время?
3. В чем заключается правило прогрессирующей специализации?
4. В чем заключается правило происхождения от неспециализированных предков?
5. Как происходит смена фаз адаптациогенеза?
6. Что такое дифференциация и интеграция частей и органов?
7. Что означает положение о том, что эволюция является процессом монофилетическим?
8. С какой скоростью происходит эволюция в разных таксонах и в разные периоды?
9. В чем заключается правило адаптивной радиации?
10. Какой характер в целом имеет эволюция и к чему она приводит?

ЛЕКЦИЯ 20 ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ И ЭТАПЫ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

- 1 Общие представления о происхождении и эволюции жизни на Земле.
- 2 Эволюция растений.
- 3 Эволюция животных.

1 Общие представления о происхождении и эволюции жизни на Земле. Вопрос о путях происхождения жизни на Земле является дискуссионным. Первым шагом на пути возникновения жизни на Земле стал небиологический (абиогенный) синтез органических молекул из неорганических, что подтверждается проведенными ранее опытами многих ученых, в первую очередь Ж. Леба (1912), С. Миллера (50-е годы 20-го века). Вторым шагом на пути возникновения жизни был процесс концентрирования органических веществ, согласно теории академика А.И. Опарина, путем образования коацерватов. Явление *коацервации* состоит в том, что высокомолекулярные вещества отделяются от раствора в виде более концентрированного раствора, который, оставаясь жидкостью, расслаивается на два несмешивающихся раствора. Более концентрированный раствор и называют *коацерватом*. Коацерваты способны к росту, дроблению, в них протекают реакции, приводящие к синтезу более сложных органических соединений, внутрь коацерватов могут поступать из раствора те или иные вещества, и этот процесс имеет обратный характер. Таким образом, на уровне коацерватов проявляются особенности, характерные для живых организмов, и коацерваты могли послужить той основой, благодаря которой химическая эволюция вышла на новый уровень биологической эволюции. Третьей, и последней, ступенью к возникновению жизни явилось появление процесса самовоспроизведения молекул. Полинуклеотиды – РНК и ДНК содержатся во всех живых системах, от самых простых до самых сложных. Возможно, первыми самовоспроизводящимися молекулами были полинуклеотиды. Только первобытные молекулы являлись значительно проще, процесс редупликации (уд-

воения) происходил у них медленнее. Однако сборка на молекуле такой же по составу и структуре другой молекулы означала возникновение нового принципа химического синтеза – матричного синтеза, столь характерного для живых систем. В истории перехода от коацерватов (или других структур) к простейшей системе, способной к самовоспроизведению, еще многое остается неясным. Но только с приобретением механизмов поддержания устойчивости и с появлением механизмов передачи наследственных свойств от поколения к поколению коацерваты могли превратиться в живые организмы. Огромный шаг вперед был сделан в тот момент, когда произошло объединение нуклеиновых кислот и полипептидов, и они стали совместно осуществлять процесс самовоспроизведения. Этот упорядоченный процесс самовоспроизведения, допускавший изменчивость, лег в основу отбора и всей органической эволюции, которая осуществлялась на протяжении длительного времени и продолжает осуществляться. Жизнь на Земле возникла примерно 3,5 - 4 млрд. лет назад абиогенным путем. В настоящее время «живое» происходит только от «живого», т.е. биогенно. Возможность повторного возникновения жизни на Земле исключена.

Древнейшими представителями жизни на Земле являются прокариоты, с ними связано происхождение эукариот. Эволюция последних сопровождалась переходом от одноклеточности к многоклеточности через возникновение колониальности. В дальнейшем имело место последовательное формирование у организмов тканей, возникновение органов и систем органов.*

2 Эволюция растений. Остатки зеленых водорослей обнаруживают в архее. В протерозое (в морях) имеются разные представители зеленых и золотистых водорослей, появляются первые прикрепленные ко дну водоросли. Крупные

*Примечание: более подробно общие представления о происхождении жизни на Земле, об эволюции живой природы имеются в учебниках; рекомендуем проработать данный материал по книге А.В. Яблокова, А. Г. Юсуфова (1989), также может быть полезной работа с учебным пособием И.Ф. Рассашко, А.В. Гаврилова, В.И. Толкачева (1999).

эволюционные события наблюдаются в палеозое: в начале палеозоя встречаются зеленые и бурые водоросли, прикрепленные ко дну, в толще воды – золотистые, диатомовые, красные водоросли и др.; в силуре имеет место выход растений на сушу, появление первых наземных растений – риниофитов (псилофитов). Начальные этапы эволюции наземных растений связаны с возникновением мохообразных, папоротникообразных и голосеменных. В меловом периоде мезозойской эры появляются покрытосеменные, они распространяются и завоевывают обширные пространства. В современную эпоху покрытосеменные достигают расцвета и являются преобладающей группой в царстве растений.

Магистральные направления в эволюции растений: переход от гаплоидности к диплоидности, выход растений на сушу, утрата связи процесса полового размножения с наличием воды, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение двойного оплодотворения, дифференциация тела на корень, стебель, лист, развитие сети проводящей системы; появление цветка, семени и плода и др. Эволюция основных групп растений представлена на рисунке 9.

3 Эволюция животных. Возникновение животных в ископаемых остатках не прослеживается. Первые останки животных находят в морских отложениях протерозоя, возраст которых превышает 1 млрд. лет. Первые многоклеточные животные представлены несколькими типами: губки, кишечнополостные, плеченогие, членистоногие. В кембрийском периоде палеозоя существовали (в морях) все основные типы животных. Облик фауны определяли многочисленные хелицеровые, губки, кораллы, иглокожие, плеченогие, разнообразные моллюски, трилобиты. После кембрия эволюция животных характеризовалась специализацией и совершенствованием основных типов. В ордовике обнаружены останки позвоночных – щитковые (сходны с современными круглоротыми). В силуре появились животные, дышащие воздухом. Первыми обитателями суши были паукообразные, напоминавшие по строению современных скорпионов. В водоемах происходило бурное развитие низших позвоночных. В девоне возникают двоякодышащие, кисте-

перые и лучеперые рыбы. Лучеперые дали начало современным костистым рыбам, а кистеперые – первичным земноводным (стегоцефалам). Последние появились в верхнем девоне; примерно в это же время возникла прогрессивная группа животных – насекомые. В каменноугольном периоде появляются первые пресмыкающиеся, что определило начало активного завоевания суши позвоночными. В пермском периоде исчезают стегоцефалы и широко распространяются рептилии. От примитивных рептилий развивается ветвь, приведшая (через терапсид) к возникновению млекопитающих. В конце палеозоя претерпевают бурное развитие разнообразные рептилии, они продолжают процветать в мезозойскую эру, осваивая воздушную среду (птерозавры), вторично возвращаясь в водную среду (ихтиозавры, плезиозавры). В триасе мезозойской эры от одной из групп рептилий возникают птицы, сочетавшие признаки рептилий и птиц. В меловом периоде продолжается специализация рептилий; в мире насекомых происходят знаменательные события - начинается активная сопряженная эволюция энтомофильных растений и насекомых-опылителей. В конце мезозоя возникают плацентарные млекопитающие. В условиях похолодания исключительные преимущества получают теплокровные животные. Кайнозойская эра – время расцвета насекомых, птиц и млекопитающих.

Магистральные направления в эволюции животных: переход от радиальной к двусторонней симметрии тела; усиление структурированности организма; развитие подвижности (в поисках пищи) и появление органов передвижения; связанное с подвижностью возникновение сократимости и образование мышечных клеток, мышечных волокон и мышечной системы; возникновение подвижного скелета; развитие центральной нервной системы; усложнение процесса онтогенеза; развитие социальности в ряде ветвей древа животных. Историческое развитие животного мира представлено на рисунке 10.

Все царства живой природы имеют общее происхождение, но дальнейшие пути развития основных стволов древа жизни различны и по направлениям, и по ре-

зультатам. По мере развития новых групп организмов происходит многократное усложнение среды жизни – биосферы. Увеличивающееся разнообразие жизни становится причиной ее дальнейшей эволюции.

Вопросы для закрепления материала.

1. Перечислите и дайте характеристику основных эр и периодов геохронологической шкалы.
2. Основные характеристики жизни.
3. Что явилось первым шагом на пути возникновения жизни на Земле?
4. В чем состоит суть теории академика А.И. Опарина? Другие гипотезы о происхождении жизни на Земле.
5. Магистральные направления в эволюции растений и животных.
6. Родословное древо растений.
7. Родословное древо животных.
8. Основные этапы в эволюции биосферы в целом.
9. Выход растений и животных на сушу, значение этого события для дальнейшей эволюции.
10. Как современной наукой об эволюции живой природы решается проблема монофилии и полифилии?
11. Какими факторами определяется направленность биологической эволюции (внутренними или внешними)?

ЛЕКЦИЯ 21 АНТРОПОГЕНЕЗ

- 1 Место человека в системе животного мира.
- 2 Биологические и социальные предпосылки эволюции человека.
- 3 Этапы эволюции человека разумного.
- 4 Расы человека и пути их формирования.

1 Место человека в системе животного мира. 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 системы, 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.

2 Биологические и социальные предпосылки (факторы) эволюции человека. Происхождение человека представляет собой крупный макроэволюционный скачок, который проходил под влиянием факторов эволюции, при этом в эволю-

ции 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, использование огня и мясная пища.

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 добывании 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 нейтроплазме (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 ор-

ганической, 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».

3 Этапы эволюции человека разумного. Этапами эволюции человека разумного являются 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, древними – неандерталец и людьми современного типа – кроманьонец.

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.

4 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. Австрало-негроидная раса ранее была распространена в Старом Свете; европеоидная – в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии; монголоидная – в Юго-Восточной, Северной, Централь-

ной 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 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 явля-

ется 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, совместная 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*.

Вопросы для закрепления материала.

1. Какие факты доказывают происхождение человека от животных?
2. Какие имеются основания для отнесения человека к типу Хордовые, классу Млекопитающие, отряду Приматы?
3. Видовые признаки Человека разумного.

4. Биологические предпосылки эволюции человека.
5. Социальные предпосылки эволюции человека.
6. Основные этапы эволюции Человека.
7. Дифференциация Человека разумного на расы. Факторы расогенеза.
8. В чем состоят доказательства единства рас?
9. Возможные пути эволюции человека в будущем.

**Примечание:* более подробно материал темы изложен в учебниках; рекомендуем проработать данный материал по книге А.В. Яблокова, А. Г. Юсуфова (1989).

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение: учебное пособие. – М.: Высш. шк., 1989.
- 2 Северцов А.С. Основы теории эволюции: Учебник. – М.: Владос, 2005.
- 3 Константинов А.В. Основы эволюционной теории. - Мн.: Вышэйшая школа.- 1979.
- 4 Йорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М., 2001.
- 5 Беляев М. М. Окраска животных и естественный отбор. – М.: Сов. наука, 1947.
- 6 Биология и современность / Под ред. А. В. Яблокова. – М.: «Просвещение», 1990.
- 7 Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: "Прогресс - традиции", 1999.
- 8 Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции. – Л.: Наука, 1976.
- 9 Георгиевский А. Б. Дарвинизм. М., 1985.
- 10 Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980.
- 11 Дарвин Ч. Происхождение видов. – М., 1987.
- 12 Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968.
- 13 Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. – Л.: Наука, 1973.
- 14 История биологии. С древнейших времен до начала XX века / Под ред. С. Р. Микулинского. М., 1972.
- 15 История биологии. С начала XX века до наших дней / Под ред. Л. Я. Бляхера. - М., 1975.
- 16 История эволюционных учений в биологии / Под ред. В. И. Полянского, Ю. И. Полянского. – М., Л.: Изд-во Наука, 1966.
- 17 Камшилов М. М. Эволюция биосферы. – М.: Наука, 1979.
- 18 Концепции вида и симпатрическое видообразование / Под ред. А. С. Северцова. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983.
- 19 Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: 1974.
- 20 Медников Б.М. Дарвинизм в XX веке. – М.: Сов. Россия, 1975.
- 21 Парамонов А.А. Дарвинизм: Учебное пособие. – М.: Просвещение, 1978.
- 22 Рассашко И.Ф., Гаврилов А. В., Толкачев В.И.. Общая биология. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 1999.
- 23 Рыбалов Л. Б. Антропология: учебное пособие для вузов.- М.: МПСИ, 2007.
- 24 Северцов А.С. Направленность эволюции. – М., 1990.
- 25 Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.
- 26 Хасанова Г. Б. Антропология: учебное пособие для вузов. – М.: КноРус, 2007.

- 27 Чебышев Н. В. Руководство к практическим занятиям по биологии. – М.: Академия, 2004.
- 28 Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
- 29 Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. – Л.: Наука, 1969.
- 30 Юсуфов А. Г., Магомедова М.А. История и методология биологии. – М., 2003.

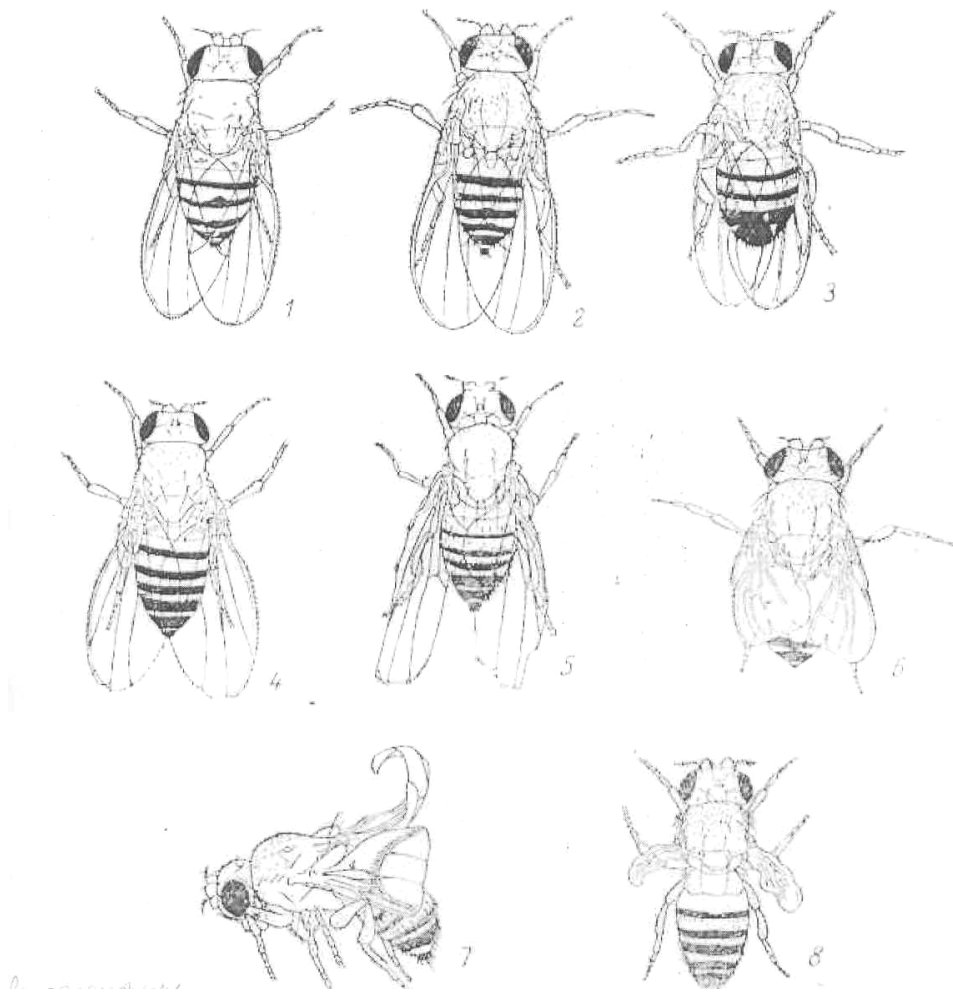


Рис.1 Мутации плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*)
(из Циммермана – по И.И. Шмальгаузену, 1969)

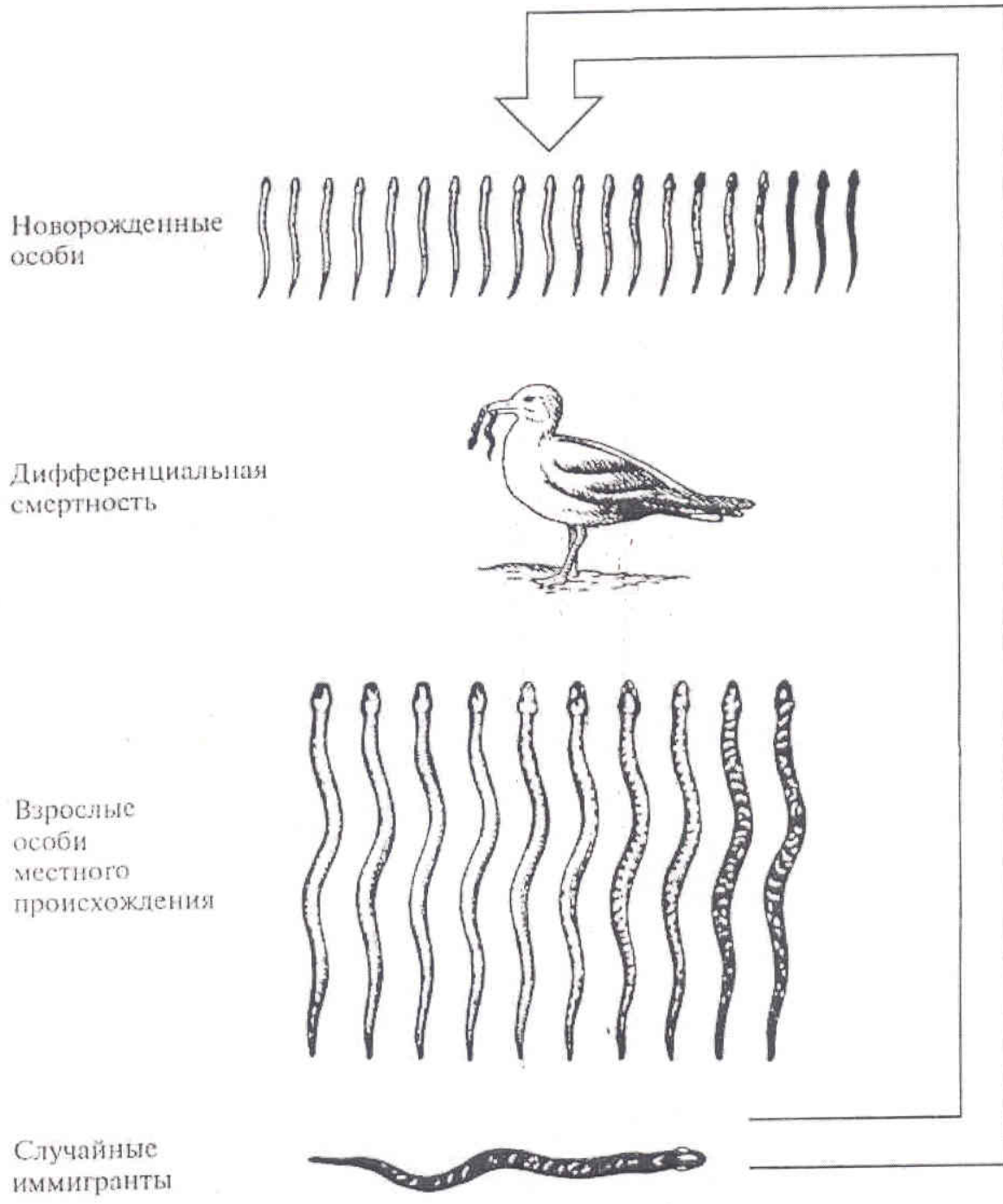


Рис.2. Естественный отбор среди ужей (*Natrix sipedon*) оз. Эри : на светлых известковых скалах островов происходит избирательная элиминация темных форм (по П. Эрлиху и Р. Холму, 1966)

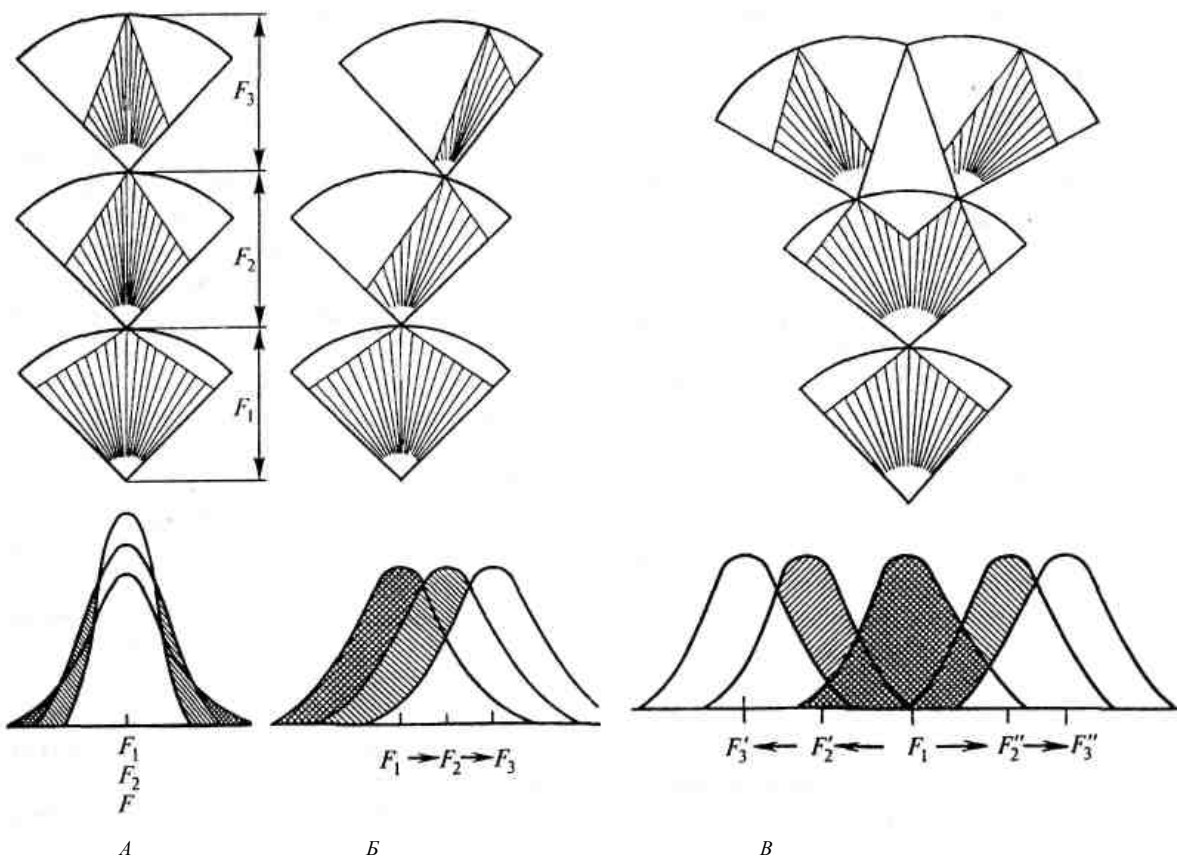
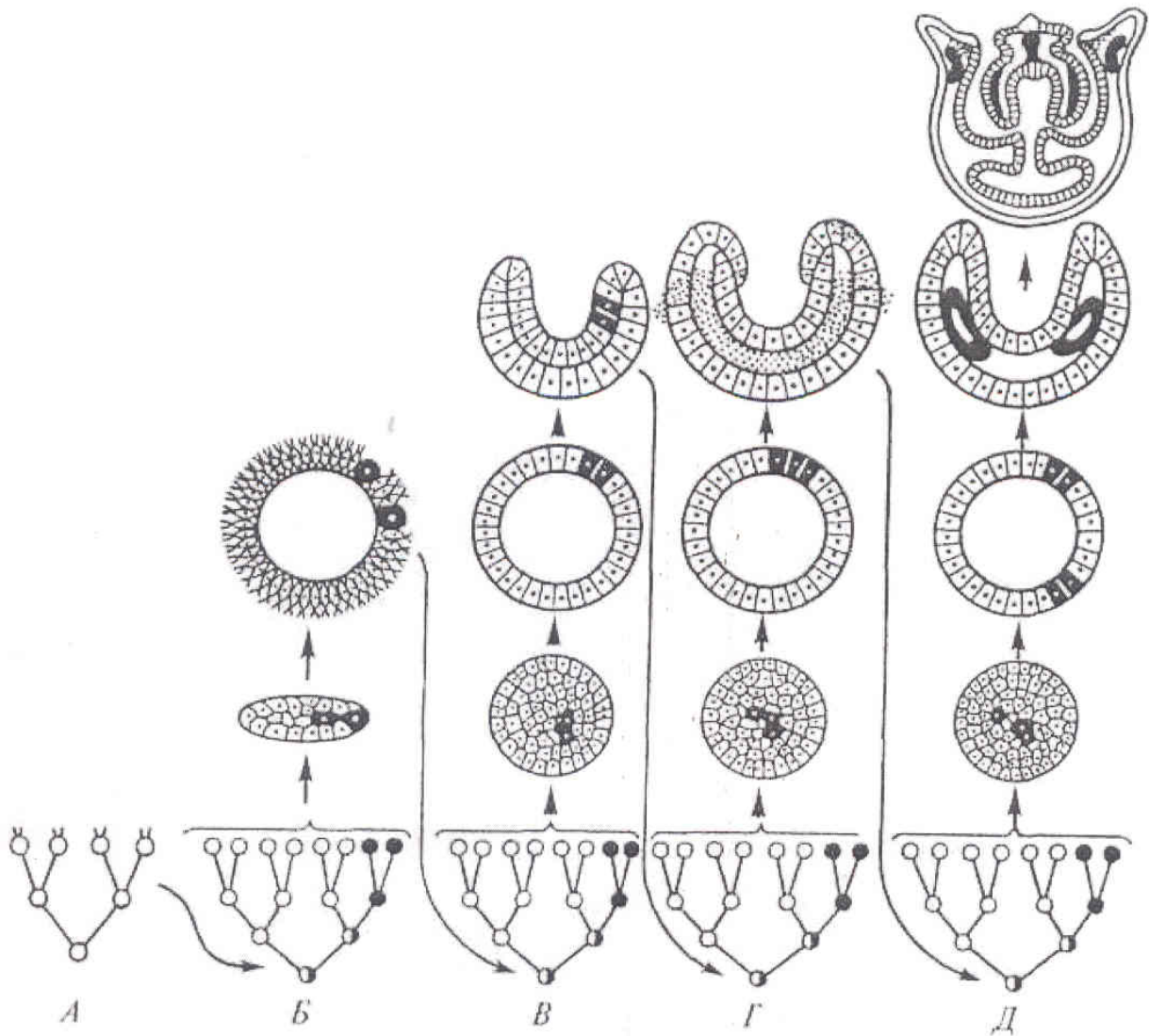


Рис. 3. Схема действия стабилизирующей (А), движущей (Б) и дизруптивной (В) форм естественного отбора

(по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977)

F — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку

Рис. 4. 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 (по А.Н. Северцову, 1935)



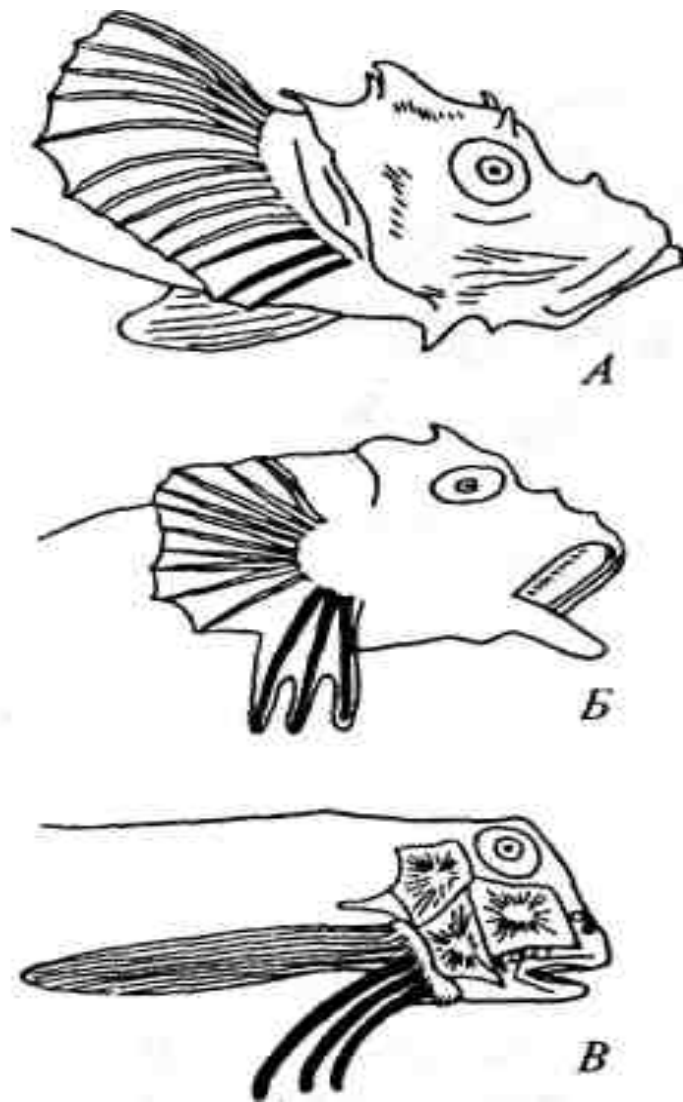


Рис. 5. Пример анаболии. Развитие грудных плавников морского петуха (*Trigla lucerna*); *A* — крупный малек с плавниками типичного для бычков строения (все лучи соединены перепонкой); *Б* — более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых лучей; *В* — взрослая рыба с тремя пальцеобразными придатками в передней части плавника (по А.Н. Северцову, 1939)

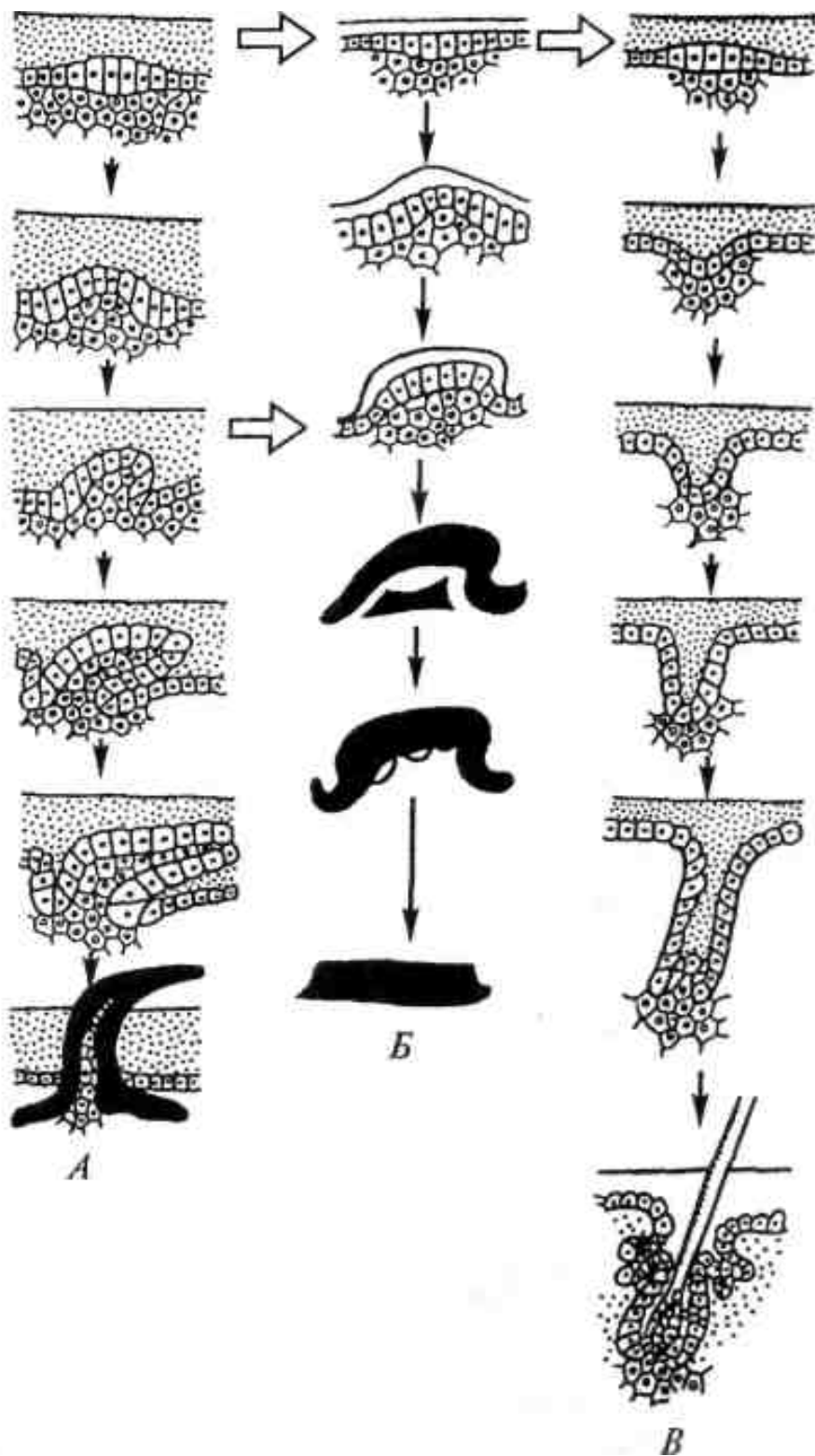


Рис. 6. Пример девиации и архаллаксиса. Развитие костных чешуи и волос: *A* — костная чешуя рыб; *B* — роговая чешуя рептилий; *B* — волос млекопитающего. Одинарные стрелки — анаболия, от *A* к *B* — девиация, от *B* к *B* — архаллаксис. При возникновении волоса группа исходных эпидермальных клеток не выпячивается, а опускается в кожу, в дальнейшем все развитие зачатка не повторяет филогенетического развития чешуи (по А.Н. Северцову, 1939)

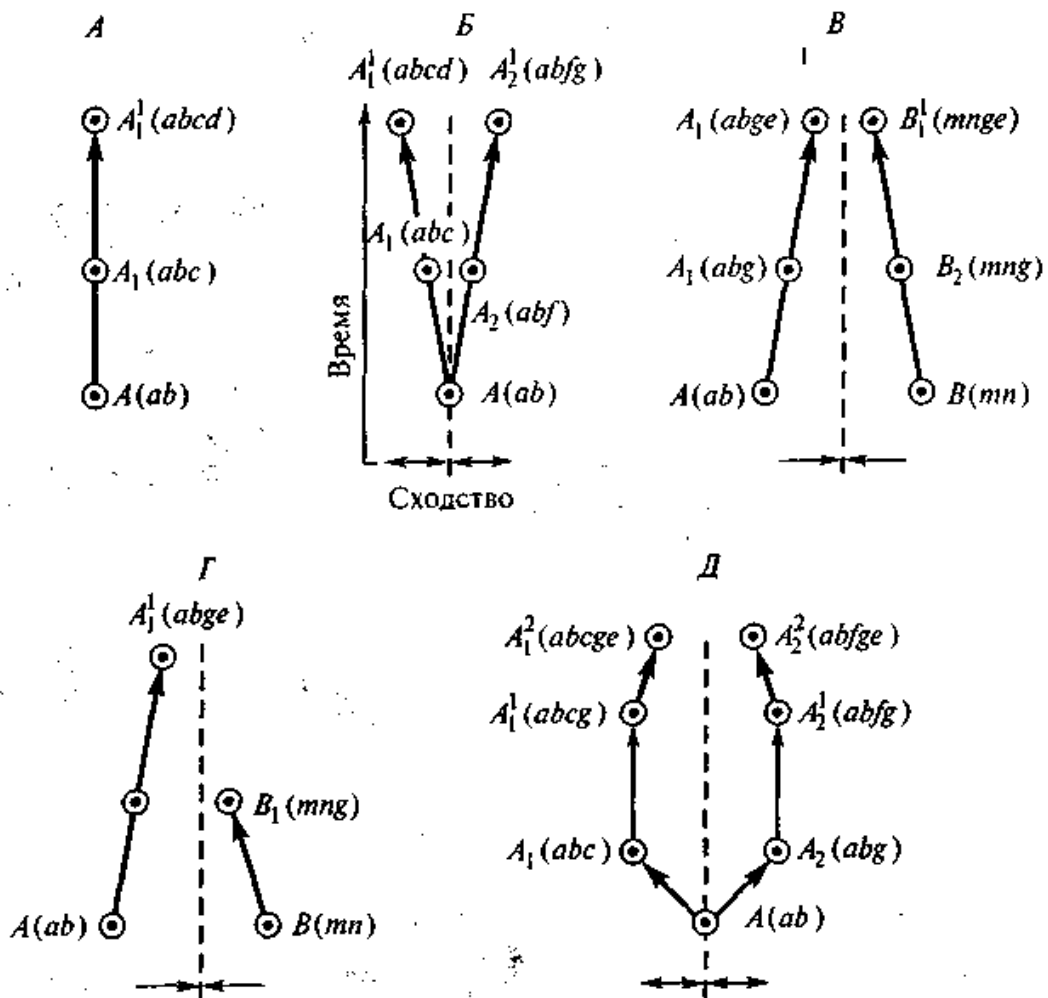


Рис. 7 Схема конвергентного (B — синхронного, Γ — асинхронного), параллельного (D), дивергентного (B') развития групп и филогенетической эволюции (A). Видно, что параллелизм может быть определен как конвергентное сходство, возникшее на основе дивергенции (ориг.)
 $a, b, c \dots mn$ — разные признаки (по А.В. Яблокову и А.Г. Юсуфову, 2006).

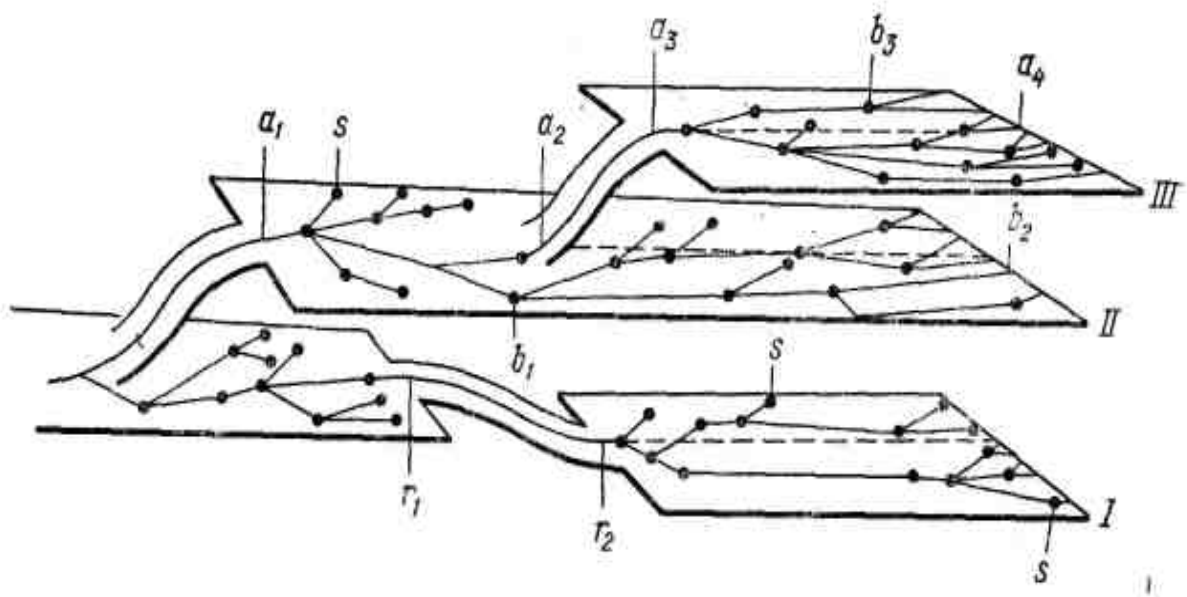


Рис. 8. Схема главных направлений биологического прогресса: ароморфозы (а) изображены в виде подъема на более высокие уровни (II, III); идиоадаптации — в виде отклонений на данном уровне (b); специализация как частный случай идиоадаптации (s); общая дегенерация как переход на нижележащий уровень (r)
(по А. Н. Северцову, 1939)

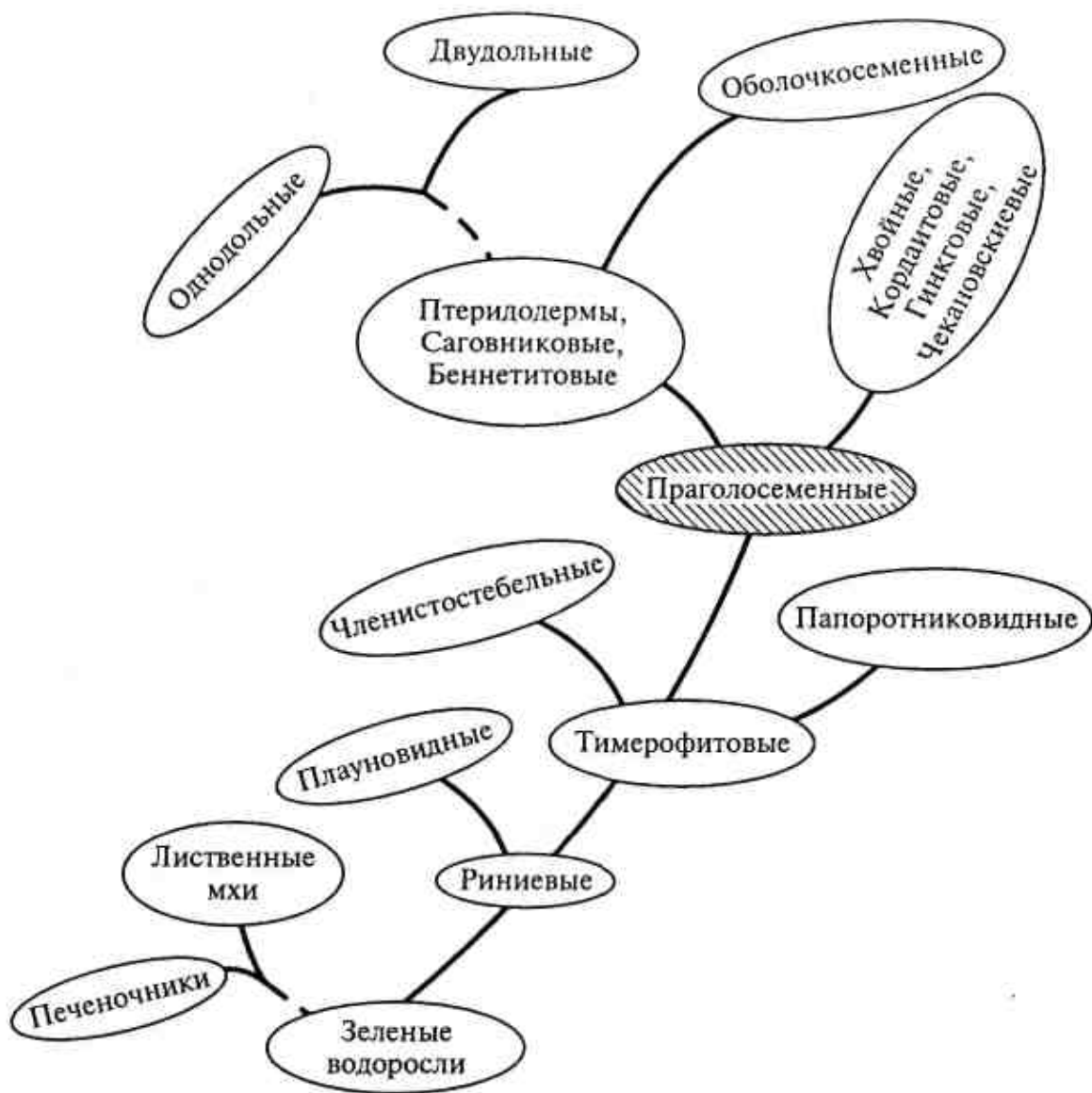


Рис. 9. Филогенез основных групп растений (ориг. рисунок С.В. Мейена)

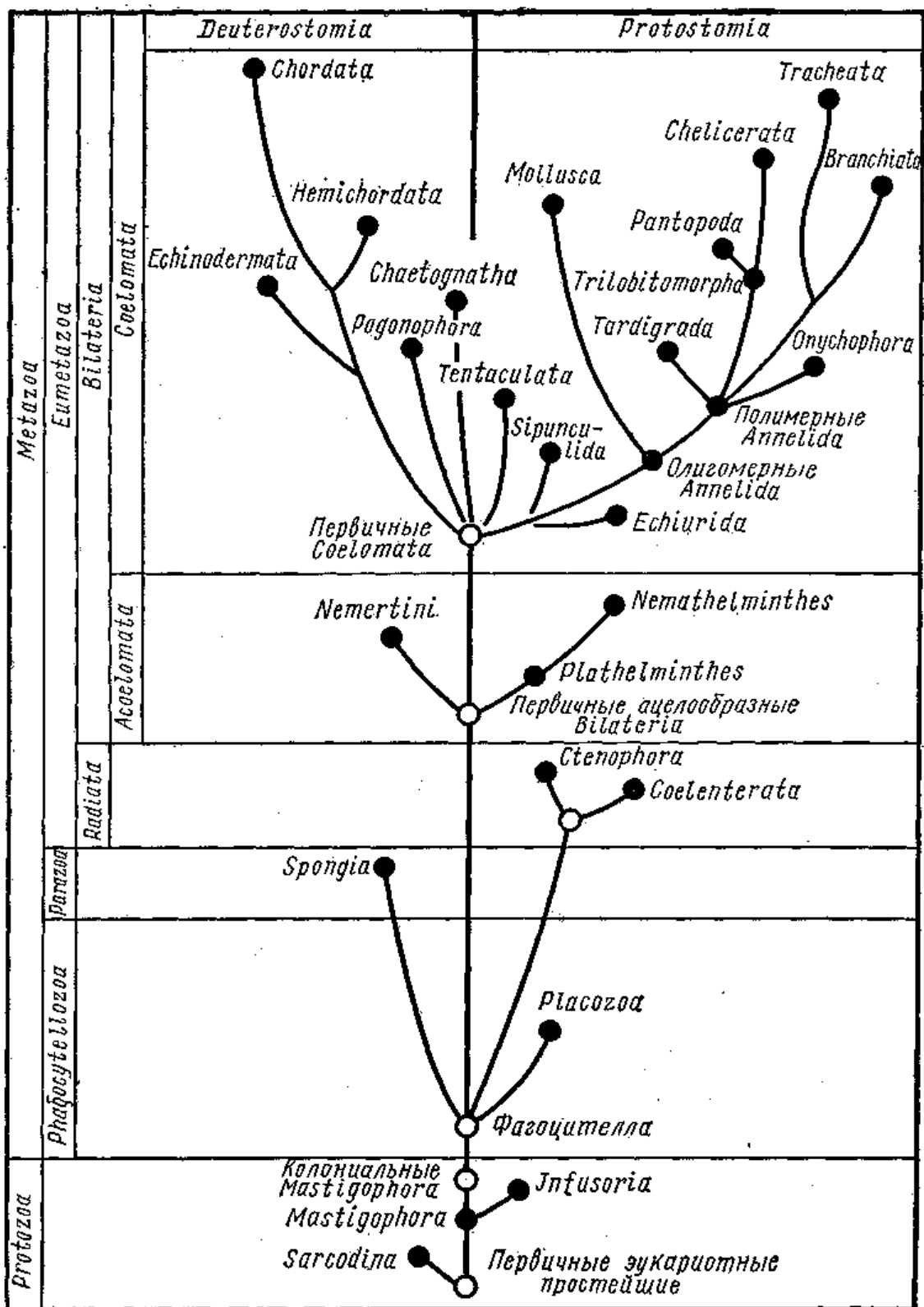


Рис.10 Схема филогении животного мира (по В.А. Догелю, 1981)



Рис. 11. Филогенетическое древо рода *Homo* и его ближайших предков. Обращает внимание типичный для всех других ветвей древа жизни пучковидный, мутовчатый характер развития отдельных ветвей, отражающий последовательно наступающие периоды адаптивной радиации (аллогенеза) (оригинальный рисунок по данным разных авторов)