

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ,
НАУКИ И КАДРОВОЙ ПОЛИТИКИ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
ОРДЕНОВ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

М. Н. Авраменко

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ

КУРС ЛЕКЦИЙ

*Рекомендовано учебно-методическим объединением
по образованию в области сельского хозяйства
в качестве учебно-методического пособия
для студентов учреждений, обеспечивающих получение
высшего образования I ступени по специальности
1-74 02 02 Селекция и семеноводство*

Горки
БГСХА
2024

УДК 575(075.8)

ББК 28.02я73

A21

*Рекомендовано методической комиссией
агротехнологического факультета 28.02.2023 (протокол № 6)
и Научно-методическим советом БГСХА 28.02.2023 (протокол № 6)*

Автор:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *М. Н. Авраменко*

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Е. В. Стрелкова*;

директор ГСХУ «Горецкая сортоиспытательная станция»

А. В. Двойнишников

Авраменко, М. Н.

A21 Эволюционная теория. Курс лекций : учебно-методическое
пособие / М. Н. Авраменко. – Горки : БГСХА, 2024. – 99 с. : ил.
ISBN 978-985-882-448-8.

Изложен курс лекций по эволюционной теории в соответствии с учебной программой.

Для студентов учреждений, обеспечивающих получение высшего образования I ступени по специальности 1-74 02 02 Селекция и семеноводство.

УДК 575(075.8)

ББК 28.02я73

ISBN 978-985-882-448-8

© УО «Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия», 2024

...Если же будем мы знать, что ничто не способно возникнуть
Из ничего, то тогда мы гораздо яснее увидим
Наших заданий предмет: и откуда являются вещи,
И каким образом все происходит без помощи свыше.
Если бы из ничего в самом деле являлись вещи,
Всяких пород существа безо всяких семян бы рождались;
Так, например, из морей возникали бы люди, из суши –
Рыб чешуйчатых род и пернатые, с неба срывался б
Крупный и мелкий скот и породы бы диких животных
Разных, неведомо как, появлялись в полях и пустынях.
И на деревьях плоды не имели бы стойкого вида,
Но изменялись бы все произвольно на дереве каждом.
Ведь, коль бы тел родовых у отдельных вещей не имелось,
Определенную мать эти вещи имели бы разве?
Но, так как все из семян создается определенных
И возникают на свет и рождаются все вещи оттуда,
Где и материя есть и тела изначальные каждой,
То потому и нельзя, чтобы все из всего нарождалось,
Ибо отдельным вещам особые силы присущи.
Кроме того, почему распускается роза весною,
Летом же зреют хлеба, виноградные осенью гроздьи,
Иначе, как потому, что, когда в свое время сольются
Определенных вещей семена, возникают создания
Благоприятной порой, когда безопасно выводит
Нежные вещи на свет земли животворная сила?
Иначе, из ничего возникая, внезапно бы вещи
Неподходящей порой в неизвестные сроки являлись,
Ибо тогда б никаких не имелось начал первородных,
Что от стеченья могли б удержаться в ненужное время,
Да и развитие вещей для соития семени в сроке
(Если бы из ничего возникали они) не нуждалось.
В юношей сразу тогда б превращались грудные младенцы,
Из-под земли бы внезапно деревья выскакивать стали,
Но очевидно, что так никогда не бывает, и вещи
Все постепенно растут из известных семян, как и должно,
Род свой при этом всегда сохраняя. Ты видишь отсюда,
Что из материи все вырастает своей и живет ей.
Также заметь: без дождей ежегодных в известную пору
Радостных почва плодов приносить никогда не могла бы,
Да и порода живых созданий, корму лишившись,
Род умножать свой и жизнь обеспечить была бы не в силах,
Можно скорее признать, что имеется множество общих
Тел у различных вещей, – как в словах одинаковых знаков, –
Чем, что возможно вещам без первичных начал зарождаться,
И, наконец, почему не была в состоянии природа
Сделать такими людей, чтобы вброд проходили по морю
Или руками могли расторгнуть великие горы
И поколения людей превзойти продолжительной жизнью,
Иначе, как потому, что всему, что способно родиться,

При зарожденьи дана материи точная доля?
Из ничего, словом, должно признать, ничто не родится,
Ибо все вещи должны иметь семена, из которых
Выйти могли бы они, и пробиться на воздух прозрачный,
И, в заключение, раз почва полей обработанных лучше
Дикой земли и дает она пахарю лучшие всходы,
То, очевидно, начала вещей обретаются в почве;
Мы же, ворочая в ней сошником плодородные глыбы
И разрыхляя земельный покров, побуждаем их к жизни.
Если же не было б их, ты бы видел, что все без работы
Нашей само по себе возникало бы лучше гораздо.

Тит Лукреций Кар. О природе вещей

1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ

1.1. Понятие эволюции. Предмет, цель и задачи эволюционной теории

Термин «эволюция» ввел в эмбриологию в 1762 г. швейцарский натуралист Ш. Боне. За долгие годы, прошедшие с того времени, термин получил другую трактовку и стал использоваться в различных сферах человеческих знаний.

Эволюция (от лат. *evolutio* – развертывание) – это процесс исторического развития живой природы.

Эволюционная теория относится к величайшим научным концепциям, оказывающим значительное влияние не только на биологию, но и на другие сферы деятельности человека.

Эволюционная теория – это синтетическая наука, использующая достижения множества различных наук. В то же время эволюционная теория является биологической дисциплиной, так как имеет свою цель, объект исследований, определенные методы исследований и обладает основными атрибутами науки, такими как проверяемость и опровергаемость. Многие положения теории эволюции доказаны путем прямых или косвенных экспериментов и наблюдений.

Эволюционное учение, или теория эволюции, объясняет причины, движущие силы, механизмы и общие закономерности изменений биологических систем (организмов) в ходе их исторического развития.

Главным предметом эволюционного учения как науки является биологическая эволюция.

Биологическая эволюция процесс необратимый и направленный на историческое развитие живой природы, сопровождающийся изменени-

ем генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями экосистем, биогеоценозов и биосферы в целом.

Цель эволюционной теории – выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом.

Задачи эволюционной теории:

1. Изучить проблемы происхождения жизни на Земле.
2. Выявить причины эволюции, определяющие закономерности исторического развития живой материи.
3. Изучить процесс развития царств живой природы.
4. Изучить происхождение и эволюцию человека.
5. Прогнозировать эволюционные, микроэволюционные процессы и разрабатывать способы научного управления микроэволюционными процессами.

1.2. Связь эволюционной теории с другими науками и методы изучения эволюции

Эволюционная теория связана с биологией и является ее теоретической основой. Эволюционная теория обобщает результаты частных биологических наук. Многообразие растительного и животного мира, сходства и различия между отдельными группами животных и растительных организмов, характер распределения, поведение, адаптация и взаимодействия – всему этому эволюционная теория придает определенный смысл и является организующим принципом.

Эволюционная теория тесно связана с селекцией и генетикой. В селекционной практике в соответствии с эволюционной теорией актуальной является проблема приспособленности сорта к условиям окружающей среды. С генетической точки зрения селекция растений и процессы эволюции как природных, так и культурных форм имеют между собой много общего. Для этих процессов необходимы наследственная изменчивость и отбор, а для того, чтобы возникающие формы растений сохранили свои признаки, необходима изоляция.

Движущей силой эволюции является естественный отбор, а также наследственность и изменчивость.

Эволюционная теория связана с химией. Изучение неравновесных химических систем показало возможность их самоорганизации и усложнения, возможность развития на этой основе сложных органических соединений и возникновения таким путем жизни.

Эволюционная теория имеет непосредственное отношение и к экологии в ее широком понимании. Можно говорить, что экология – это эволюция, воплощенная в современной действительности.

Эволюционная теория связана с философией, так как проблема развития является главной проблемой философии.

Л. С. Берг использовал эволюционный подход в лингвистике (лингвистика – наука, изучающая языки, как древние, так и современные).

Идеи естественного отбора были использованы и в социологии (науке об обществе). Л. Н. Гумилев эволюционные методы использовал для анализа этногенеза (наука о происхождении народа, процессе сложения этнической общности на базе различных этнических компонентов).

Методы изучения эволюции: сравнительный и генетический.

Сравнительный метод используют при изучении уже сложившихся форм организмов. Он основан на установлении сходства и различия в строении и функциях разных групп организмов.

К сравнительному методу относят:

1) биогеографический метод. Основан на анализе распространения существующих в настоящее время видов, что дает информацию о местонахождении очагов происхождения таксонов, путях их расселения, влиянии климатических условий и изоляции на развитие видов. Особое значение имеет изучение распространения реликтовых форм;

2) палеонтологические методы. Дают информацию о состоянии биосферы на различных этапах развития органического мира вплоть до современности, о последовательности смен флор и фаун. Важнейшими из этих методов являются: выявление ископаемых промежуточных форм, восстановление филогенетических рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм;

3) анатомо-морфологические методы. Позволяют на основе сравнения сходств и различий в строении организмов судить о степени их родства. Методы сравнительной анатомии, наряду с палеонтологическими, были одними из первых, позволившими поставить эволюционные представления на рельсы биологической науки;

4) эмбриологический метод. Основан на сравнении ранних этапов онтогенеза разных организмов, при этом иногда удается выявить предковые признаки, исчезающие на более поздних стадиях развития. Анализ белков и нуклеиновых кислот позволяет устанавливать сходство и различие разных организмов.

Генетический метод опирается на палеонтологические данные и на конкретном материале позволяет документально восстановить ход истории той или иной группы организмов. Введен Ч. Дарвиным.

1.3. Значение эволюционной теории

Не стоит забывать о том, что эволюция не только проходила в прошлом, но и происходит здесь и сейчас, оказывая влияние на нашу жизнь, так как естественный отбор работает всегда и никуда не исчезнет, хотя мы совершенно можем не замечать медленно совершающихся изменений. Поэтому значение теории эволюции велико и заключается в следующем:

1. Является базой биологии, так как объясняет основные особенности, закономерности и пути развития органического мира.

2. Позволяет понять причину единства и огромного многообразия мира.

3. Выявляет связи между разными формами жизни и позволяет предвидеть их развитие в будущем.

4. Обобщает данные многих биологических наук и позволяет понять механизмы и направления изменчивости живой материи.

5. Является основой для практики сельского хозяйства, селекции, охраны окружающей среды, так как дает возможность понять оптимальную стратегию взаимоотношения человека и окружающей живой природы и позволяет ставить вопрос о разработке принципов управляемой эволюции.

2. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

2.1. Зарождение идей об эволюции в древности

Идеи о развитии органического мира берут начало в работах ученых Индии, Китая, Египта, Греции. Все представления данной эпохи (VI в. до н. э. – начало новой эры) сводятся к поиску материального первоначала, из которого возник мир.

В Индии появляется «Книга жизни», описаны знания о природе, приведены утверждения о материальности мира, состоящего из пяти элементов (земля, вода, воздух, огонь, эфир). Изучено около 800 лекарственных растений.

В Китае естествознание достигает высокого уровня. Закладываются идеи об изменчивости всего живого на Земле. В этот период идет борьба атеистов против религии.

Мо Цзы (479–381 гг. до н. э.) отстаивал материалистические взгляды на природу. Хуэй Ши (350–260 гг. до н. э.) был сторонником представлений о противоположности вещей. Сюнь Цзы (298–238 гг. до н. э.) пишет об отличии человека от животных. В трактате «Чжоу Ли» предпринимаются первые попытки классификации.

Однако присутствует вера превращения всего во все (человек в червя и наоборот).

Основоположниками греческой философии являются: Фалес, Анаксимен, Анаксимандр, Гераклит, Аристотель и др.

В этот период положено начало диалектическому пониманию природы. Составлено учение о круговороте движения огня, воздуха, воды, земли и их взаимопревращениях.

Затрагиваются вопросы о происхождении всего живого из воды.

Аристотель обобщил и развил успехи естествознания, он является создателем «лестницы природы», ведущей от тел неорганических через ряд все более и более сложных органических форм к высшим ступеням организации.

Учения древнегреческих натурфилософов имели своих сторонников и в Древнем Риме. Так, например, представителем античного материализма является Лукреций Кар.

Делаются первые попытки классификации растений, построенной по сходству в существенных признаках, при этом дается система, приближенная к современной классификации. Создается первая энциклопедия естествознания.

Развитие античной науки можно свести к следующим идеям:

1. Идея естественного возникновения живых существ.
2. Идея превращения форм, не носившая исторического характера.
3. Представление о градации (иерархии) существ.
4. Представление о целостности организма, коррелятивной связи его частей и формообразовании как возникновении качественных преобразований в зародыше в процессе индивидуального (эмбрионального) развития особи.

В разные периоды того времени на первый план выступала то одна, то другая из этих идей.

2.2. Развитие биологических представлений в эпоху Средневековья и Возрождения

Для философии средневековья была характерна схоластика (основана на церковных положениях). Этот период был периодом утверждения метафизического взгляда на природу и общество.

Ибн Сина утверждал, что мир вечен, а не сотворен. Движение при-
суще материи. В мире царит естественная закономерность.

Ибн Рошд говорил, что создание мира из ничего невозможно. Источ-
ником является первичная материя, которая в процессе движения в силу
естественных законов образует все живые и неживые тела природы.

Альберт Больштедский, основываясь на трудах натурфилософов,
описывает органографию и физиологию растений, указывает, что из-
менения растительных форм происходят под влиянием внешней среды
и зависят от природы семян.

По представлениям Роджера Бэкона, живые и неживые тела по-
строены из одних и тех же материальных частиц, живые существа
находятся в тесной зависимости от окружающей среды.

Вторая половина XV в. ознаменовалась новыми географическими
открытиями, которые имели большое значение для развития науки,
литературы, искусства, техники. Открываются первые университеты
(Оксфордский, Кембриджский и др.), которые становятся источниками
распространения естественно-научных знаний и хранителями научных
коллекций.

В это время были достигнуты высокие знания в математике, астро-
номии, механике, но область естествознания была развита слабо.

Эпоха Возрождения и последующие века (XVII–XVIII вв.) характе-
ризуются большими успехами в области естествознания, но метафизи-
ческие взгляды на природу, т. е. отрицание развития, неизменность
природы, идеи целесообразности, остаются.

Расцвет эпохи Возрождения начинается с работ Фрэнсиса Бэкона,
который в своем сочинении «Новый органон» высказал предположе-
ние о возможном превращении видоизменений в новые виды.

Наука XVII в. получила в свое распоряжение новое орудие позна-
ния природы – микроскоп, изобретение которого безгранично раздви-
нуло сферу исследования явлений и законов природы.

2.3. Развитие эволюционных взглядов в XVIII – первой половине XIX в.

Дальнейшее развитие естествознания связано с созданием клеточ-
ного учения и обоснованием всеобщности микроскопической структу-
ры растений и животных (К. Ф. Вольф).

Джон Рей, описав все известные растения, ввел понятие «вид» как
самостоятельную живую форму, обусловленную постоянством целой
совокупности морфологических признаков. Он указывал на изменчи-

вость вида, т. е. из семян появляются растения, отличные от материнского вида, что дало начало идее трансформизма (превращения).

М. Мальпиги в своем труде «Анатомия растений» приводит данные о микроскопическом строении растений и их зародышевом развитии.

Шарль Бонне открыл явление партеногенеза у тлей. Это установленное явление послужило основанием для формулировки теории вложения.

Преформированное индивидуальное развитие обозначали латинским термином *evolutio*. Позднее этот термин стали применять к историческому развитию организмов. Противником преформизма был К. Ф. Вольф – один из основателей эмбриологии. Он стоял на позициях эпигенеза (аккумулирует в себе историю родословных).

Среди выдающихся натуралистов XVIII в. наиболее известно имя К. Линнея – он вошел в историю науки как великий систематизатор природы. Линней разработал правила классификации и номенклатуры организмов, всю жизнь занимался поисками естественной системы растений и животных, предложил первое научное определение вида, уточнил его критерии.

Дени Дидро выступает против религиозных взглядов. Он выдвинул гипотезу эволюции организмов и считал, что внешняя среда оказывает сильное влияние на изменчивость видов.

Ж. Бюффон являлся 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. Сторонниками этих идей были А. Каверзнев и Э. Дарвин.

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.

Параллельно с трансформизмом существовало учение креационизма (учение о сотворении мира богом, характерное для религий.). В конце XVIII в. велась обостренная борьба между сторонниками креа-

ционизма и трансформизма. Главным представителем школы креационизма был Жорж Кювье, в области палеонтологии и сравнительной анатомии он отстаивал идею постоянства видов. Ж. Кювье обосновал принцип корреляции частей тела, который рассматривался им как свидетельство предустановленной гармонии природы.

К концу XVIII в. появилась идея круговорота веществ в природе, что способствовало открытию процесса фотосинтеза у растений (К. В. Шееле, Д. Пристли, Ян Ингенхауз).

В области палеонтологических исследований Ж. Кювье впервые доказал последовательную смену организмов в истории Земли. Для объяснения смен фаун он выдвинул теорию катастроф, согласно которой после каждой геологической катастрофы возникала новая фауна. Его ученики доказывали 27 таких творческих актов, заново создававших органический мир после каждой очередной катастрофы.

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

2.4. Эволюционное учение Ж.-Б. Ламарка

Ж.-Б. Ламарк родился на севере Франции и был младшим сыном в многодетной бедной дворянской семье (рис. 2.1).



Рис. 2.1. Жан-Батист Ламарк

Родители готовили его в священники, но после смерти отца он в 17 лет бросает католическую школу и идет служить в армию. По причине болезни Ламарк вынужден был оставить пост и приехать в Париж (1763). В 1772 г. он поступает на медицинский факультет, через два года после окончания института в свет выходит его 3-томный труд «Флора Франции». С помощью Бюффона он получает должность адъютанта при Академии наук.

Ботанические исследования продолжались до 50-летнего возраста. После буржуазной революции (1793) Ламарк возглавил кафедру насекомых и червей, продолжив свои исследования в области зоологии.

Ламарк впервые ввел термины «беспозвоночные» и «биология».

Неутомимая деятельность по изучению и классификации беспозвоночных животных (около 30 лет) привела к созданию 7-томного издания «Естественная история беспозвоночных». В труде «Философия зоологии» он обобщает знания по биологии и делает попытку создания первой эволюционной теории, в основу которой он положил два принципа:

1. Принцип градации. Ж.-Б. Ламарк разработал классификацию организмов, располагая их по убывающей сложности (деградации) или, наоборот, в порядке перехода от простых к сложным организмам.

2. Принцип, состоящий в утверждении изначальной целесообразности реакции любого организма на изменения внешней среды и возможности прямого приспособления.

По Ламарку приспособления растений осуществляются по следующим законам:

- 1) изменение условий среды;
- 2) адекватная морфологическая реакция растений;
- 3) наследственное закрепление новой организации.

Растения, относящиеся к одному виду, могут сильно изменяться в зависимости от почвенного питания, температуры, света и влажности. Когда стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) растет в воде, у него развиваются подводные линейные листья, а на суше формируются воздушные листья с широкой и стреловидной листовой пластинкой. В роде *Sagittaria* известны виды, как бы демонстрирующие филогенетическое закрепление водных и воздушных листьев в качестве постоянных видовых признаков. Так, стрелолист вальковатый (*S. teres*) растет только в воде и всегда образует узкие подводные листья, а стрелолист цепкоплодный (*S. lappula*) растет только на суше и всегда имеет листья с широкой пластинкой.

Эволюционные переходы от индивидуальных приспособительных реакций к новым видам возможны при соблюдении двух принципов:

1. Принцип адекватной изменчивости организмов – изменения растений возникают только под влиянием среды и всегда носят приспособительный характер, т. е. повышают их выживаемость.

2. Принцип наследования приобретенных признаков – все приспособительные признаки, приобретенные в течение индивидуальной жизни организма, наследуются его потомками как при половом, так и при бесполом размножении.

Оба принципа принимались Ламарком в качестве непреложных истин, не требующих доказательств.

Приспособления животных осуществляются по следующим законам:

- 1) изменение условий среды;
- 2) изменение потребностей;
- 3) выработка новых привычек;
- 4) упражнение органов в связи с новыми привычками;
- 5) усиленное развитие упражняемых органов и редукция неупражняемых;
- 6) наследственное закрепление новой организации.

Таким образом, основными положениями теории эволюции Ламарка являются следующие:

1. Усложнение организации живых существ определяется стремлением природы к прогрессу и протекает независимо от условий среды обитания. Наоборот, в постоянной и неизменной среде грация, по Ламарку, должна была бы обнаружиться в наиболее правильном, чистом виде.

2. Нарушающие грацию приспособления организмов к их среде обитания объясняются присущей животным и растениям способностью изменяться так, как нужно в данных условиях, т. е. целесообразно. Поскольку целесообразность в строении и функциях организмов – это их изначальное свойство, то каждое изменение всегда и обязательно целесообразно, а приспособления сводятся к процессу изменчивости.

3. Всякое обусловленное средой изменение включается в арсенал наследственности и служит материалом для эволюции. Ненаследственных изменений, как считал Ламарк, вообще не бывает.

Основой исторического развития живой природы Ламарк считал изменчивость, но не различал наследственную и ненаследственную изменчивость, думая, что каждое изменение организма наследуется.

Движущей силой эволюции Ламарк считал внутреннее стремление организмов к усовершенствованию (прогрессу), заложенное в них изначально, которое приводит к усложнению и поднятию на новую ступень развития. Упражнение и неупражнение органов ведет к приспособлению организмов к условиям обитания, но не повышает их уровень развития.

2.5. Классификация организмов по Ж.-Б. Ламарку

Организм, по мнению Ламарка, постоянно стремится к усложнению и совершенствованию организации. Он дает новое и принципиальное изменение в лестнице существ.

Классифицируя свой градационный ряд, Ламарк выделил 6 ступеней и 14 классов.

Ступень 1:

Класс 1. Инфузории (не имеют нервов, сосудов, пищеварительного тракта).

Класс 2. Полипы (имеют пищеварительный канал с одним ртом).

Ступень 2:

Классы 3–4. Лучистые и черви (имеются органы пищеварения, нет глаз, ног, сосудов, продолговатого мозга).

Ступень 3:

Классы 5–6. Насекомые и паукообразные (имеются членистые ноги, глаза, нервы, сходящиеся к продолговатому мозгу, зачатки дыхательных путей и кровеносных сосудов).

Ступень 4:

Классы 7–10. Ракообразные, кольчецы, усоногие и моллюски (имеются дыхательные пути, развиты кровеносная система (артерии и вены), жабры, узловатый мозг, у моллюсков нервы сходятся в головном мозгу).

Ступень 5:

Классы 11–12. Рыбы и рептилии (имеются позвоночник, 2–3-камерное сердце, головной мозг; кровь холодная).

Ступень 6:

Классы 13–14. Птицы и млекопитающие (усложнение нервной системы и головного мозга, кровь горячая, усложнение кровеносной системы, появление оперения у птиц и волосяного покрова у млекопитающих).

Внутри классов ряд видов разветвляется, и возникают нарушения градации – это объясняется приспособительной дифференциацией видов в зависимости от различных условий существования.

2.6. Достоинства и ошибки эволюционной теории Ж.-Б. Ламарка

Достоинства:

1. Целостность. В эволюционной теории Ж.-Б. Ламарка были подняты все основные проблемы, и разрешались они в органической взаимосвязи. Ламарк показал не только изменяемость видов, но и наследуемость изменений. Указывал на причины изменчивости и утверждал безграничность изменяемости видов по пути прогресса.

2. Показана роль времени в эволюционном процессе и необратимость наследственных изменений.

3. Теоретические выводы постоянно сопровождаются данными личных исследований автора в области ботаники и зоологии.

4. Вопрос о градации решен с точки зрения эволюции органического мира. Создана естественная классификация животных по ступеням градации.

5. Поднят вопрос о естественном происхождении человека и его месте в системе природы.

Ошибки:

1. Присвоение организмам заложенного Творцом внутреннего стремления к прогрессу, благодаря которому происходит постепенное прогрессивное усовершенствование их организации, независимо от воздействия среды.

2. Мысль о прямом, всегда адекватном, влиянии внешней среды на организм.

3. Возникновение приспособлений путем целесообразных изменений на воздействие среды.

4. Приспособление животных к условиям среды достигается упражнениями органов. Но теория упражнения и неупражнения неприемлема для объяснения возникновения, например, определенной окраски скорлупы птичьих яиц, их формы, раковины у моллюсков.

5. Утверждение о наследовании признаков, приобретенных в течение жизни особи и закрепленных при длительном воздействии определенных условий, не было подтверждено многочисленными наблюдениями и экспериментами.

2.7. Развитие эволюционных взглядов в первой половине XIX в.

Начало XIX в. связано со значительным усовершенствованием микроскопической техники, что послужило важной предпосылкой для изучения тонкого строения организмов и создания клеточной теории. Данная теория убедительно подтвердила единство органического мира. Сторонником учения об изменяемости видов был Христиан Пандер – один из основателей палеонтологии в России, основоположник учения о зародышевых листках. Работы Х. Пандера послужили толчком для классических исследований Карла Бэра (1792–1876). 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.

В области ботаники, 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 40–50-е гг. в России появляется первая после Ж.-Б. Ламарка попытка создать целостное учение о развитии органического мира. К. Ф. Рулье представил глубокую разработку проблемы соотношения организмов с условиями существования и методов ее изучения, разработав сравнительно-исторический метод исследования, выделил главную причину изменчивости, заключающуюся в воздействии на организм внешних условий. Он отмечал, что изменчивость и наследственность неразрывны и представляют собой две стороны единого процесса развития. В начале 50-х гг. 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 – первой половине XIX в. дало ряд неопровержимых фактов, свидетельствующих о единстве строения живых существ и последовательной смене растительных и животных форм в течение истории Земли.

3. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ Ч. ДАРВИНА

3.1. Предпосылки создания эволюционного учения Ч. Дарвина

1. Научная предпосылка.

По мере развития различных отраслей естествознания накапливались факты, несовместимые с представлениями о неизменности природы.

Обобщения в биологии:

- об изменчивости мира;
- понятие о естественных группах;
- о единстве плана строения;
- о смене форм и сходстве в строении вымерших и современных

форм;

- об историческом развитии земной коры;
- эволюционное учение Ж.-Б. Ламарка;
- доказательство зародышевого сходства систематически далеких друг от друга животных;
- зарождение биогеографии и экологии.

2. Общеественно-экономические предпосылки.

Достижения в области селекции (искусственный отбор и его теоретическое обоснование как модели процесса видообразования), полученные выдающимися учеными Йозефом Готлибом Кёльрейтером, Огюстеном Сажрэ, Томасом Эндрю Найтом, Пьером Луи Франсуа Левек де Вильмореном и др., способствовали возникновению нового учения об историческом развитии мира. Это все способствовало глубокому анализу Дарвином практической деятельности человека в области животноводства и растениеводства. Поэтому неудивительно, что родиной Дарвина является Англия – страна в то время с высокоразвитым сельским хозяйством.

В середине XIX в. Англия занимает первое место на мировом рынке среди капиталистических стран.

Расширение британских колоний сопровождается интенсивной перестройкой сельского хозяйства и развитием селекции. Исследования велись по гибридизации растений. Несколько позже стало понятно, что при наличии исходного материала можно в короткие сроки методом отбора создать новые сорта растений и породы животных.

3. Политическо-экономические предпосылки.

Адам Смит создал учение о свободной конкуренции. Он считал, что двигателем развития производства является свободная конкуренция, в основе которой лежит естественное своекорыстие или есте-

ственный эгоизм человека, что служит источником богатства. Идея о конкуренции отношений, характерных для перехода от феодализма к капитализму, повлияла и на формирование представлений о развитии живой природы. Ч. Дарвин впоследствии обосновал идеи конкурентных отношений между живыми организмами. Томас Мальтус считал, что человеческое население возрастает в геометрической прогрессии, а производство пищи – в арифметической. В результате перенаселения возникает недостаток средств существования. Это объясняется естественным законом природы, действие которого можно ограничить только уменьшением численности населения. В противном случае сама природа установит равновесие (при помощи болезней, голода и т. д.), резко повысив интенсивность конкуренции.

Таким образом, широкое распространение в Англии получили идеи свободной конкуренции, перенаселения, естественной гибели, которые, вероятно, натолкнули Дарвина на существование в природе подобных аналогий и подготовили почву для объяснения эволюции органического мира.

3.2. Краткая биография и труды Ч. Дарвина

Чарльз Роберт Дарвин (рис. 3.1) родился 12 февраля 1809 г. Учился в Эдинбургском университете на медицинском факультете, потом в Кембриджском университете изучал богословие.

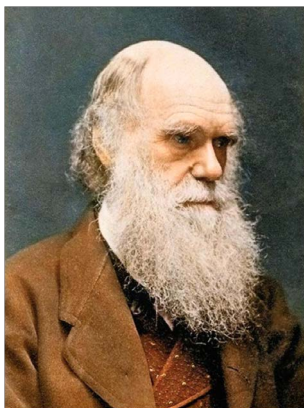


Рис. 3.1. Чарльз Роберт Дарвин

Дарвин собрал коллекции насекомых, животных, растений, останки вымерших животных и другие находки, а также дневниковые записи в ходе путешествия на корабле «Бигль» (рис. 3.2).



Рис. 3.2. Маршрут путешествия на корабле «Бигль»

Дарвин вернулся в свое имение в Дауне, где провел обработку собранных материалов.

Труды Чарльза Дарвина:

- 1) «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль», 1839;
- 2) «Строение и распределение коралловых рифов», 1842;
- 3) «Геологические наблюдения над вулканическими островами», 1844;
- 4) «Геологические наблюдения над Южной Америкой», 1846;
- 5) «Усоногие раки» (т. 1–2), 1851–1854;
- 6) «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь», 1859;
- 7) «Опыление орхидей», 1862;
- 8) «Движения и повадки лезящих растений», 1871;
- 9) «Изменение домашних животных и культурных растений» (в 2 т.), 1868;
- 10) «Происхождение человека и половой отбор», 1871;

- 11) «Выражение эмоций у человека и животных», 1872;
- 12) «Насекомоядные растения», 1875;
- 13) «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», 1876;
- 14) «Различные формы цветов у растений одного и того же вида», 1877;
- 15) «Жизнь Эразма Дарвина», 1879;
- 16) «Способность к движению у растений», 1880;
- 17) «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни», 1881.

Воззрения Дарвина легли в основу материалистической теории эволюции органического мира Земли и послужили развитию научных представлений о происхождении биологических видов.

Ч. Дарвин умер в Дауне 19 апреля 1882 г., похоронен в Вестминстерском аббатстве рядом с И. Ньютоном.

3.3. Основные положения эволюционного учения Ч. Дарвина

1-е положение. Изменчивость является неотъемлемой частью всего живого.

Изменчивость по Дарвину:

- 1) «индивидуальная» или «неопределенная» изменчивость, т. е. передающаяся по наследству;
- 2) «определенная» или «групповая» – подверженная той группе организмов, которые оказываются под воздействием определенного фактора внешней среды.

2-е положение. Борьба за существование.

Дарвин подразумевает различные отношения между организмами, начиная от сотрудничества внутри вида против неблагоприятных условий окружающей среды, заканчивая конкуренцией между организмами.

3-е положение. Естественный отбор.

Дарвин объясняет, почему из большого количества организмов выживает и развивается лишь небольшое количество особей.

В различных обстоятельствах естественный отбор может идти с различной интенсивностью.

Условия для отбора:

- достаточно высокая частота проявления неопределенных наследственных изменений;

- многочисленность особей вида, повышающая вероятность проявления полезных изменений;
- неродственное скрещивание, увеличивающее размах изменчивости в потомстве;
- изоляция группы особей, препятствующая их скрещиванию с остальной массой организмов данной популяции;
- широкое распространение вида, так как при этом на границах ареала особи встречаются с различными условиями и естественный отбор будет идти в разных направлениях и увеличивать внутривидовое разнообразие.

Успех естественного отбора заключается в его накапливающем действии, что является основой его творческой видообразующей деятельности.

3.4. Оценка теории Ч. Дарвина

Положительные стороны теории:

1. Способствовала развитию биологии.
2. Введен новый метод исследований – исторический.
3. Доказано единство органического мира.
4. Правильно определены движущие силы эволюции (естественный отбор, борьба за существование, наследственная изменчивость).
5. Установлено, что избыточная численность особей и ограниченность ресурсов приводят к конкуренции, борьбе за существование, выживанию более приспособленных.

Отрицательные стороны теории:

1. Не имеет прямых и неоспоримых доказательств происхождения человека от обезьяны.
2. Не объясняет возникновения живой материи.
3. Не объясняет, почему прекратилась эволюция.
4. Современной наукой доказано, что все три формы изменчивости, определенные Дарвином, не позволяют виду трансформироваться в другой вид, а лишь позволяют совершенствовать уже существующий вид.

3.5. Дарвинизм в конце XIX в.

Дарвинизм пропагандировали во всех цивилизованных странах, творчески разрабатывали теорию эволюции и создали новые научные направления – эволюционную палеонтологию (В. О. Ковалевский,

Л. Долло), эволюционную морфологию и эмбриологию (А. О. Ковалевский, Э. Геккель, Ф. Мюллер, И. И. Мечников), сравнительную и историческую биогеографию (Ф. Склетер, А. Уоллес, Н. А. Северцов, М. А. Мензбир и др.).

Возникла филогенетика – наука, изучающая историческое развитие организмов. При решении филогенетических вопросов Э. Геккель опирался на принцип тройного параллелизма – сочетания данных сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Ф. Мюллер обосновал биогенетический закон.

Сторонники классического дарвинизма разделяли представление о ведущей роли естественного отбора в эволюции на основе неопределенной изменчивости и борьбы за существование.

В конце 80-х гг. XIX в. в дарвинизме зародилось другое течение – неодарвинизм, основателями которого были Ф. Вейсман и А. Уоллес. Представители этого течения отстаивали тезис о всемогуществе естественного отбора.

Одно из ответвлений неодарвинизма представляла мутационная концепция эволюции, предложенная Г. де Фризом. По этой концепции следует различать две формы изменчивости – флуктуации и мутации. Характерную черту флуктуаций составляет вариационная кривая с непрерывными переходами между наименьшими и наибольшими выражениями признака.

Другая форма изменчивости – мутации, когда между уклонившейся особью и типичной нет переходов. Флуктуации вызываются влиянием внешних условий на организм и по наследству не передаются. Главной причиной мутаций являются спонтанные внутренние изменения, и они наследуются.

В 1903 г. Ч. Б. Девенпортом была сформулирована гипотеза преадаптаций. Согласно этой гипотезе приспособление организмов к условиям их обитания осуществляется без накапливающего действия естественного отбора, а только в результате единичной мутации, случайно оказавшейся полезной.

Таким образом, мутационная концепция эволюции, составляющая одно из крайних проявлений неодарвинизма, приводит к отрицанию творческой роли естественного отбора.

3.6. Кризис дарвинизма

В Англии и США против Дарвина выступили такие авторитетные зоологи и палеонтологи, как Ричард Оуэн и Луи Агассис, в Германии к

антидарвинизму примкнул Рудольф Вирхов, а в России – Н. Я. Данилевский.

Взгляды Дарвина на всемогущество отбора встретились с рядом трудностей:

1. Принцип отбора казался недостаточным для объяснения направленной прогрессивной эволюции.

2. Возникшее случайно наследственное изменение, которое может быть поддержано естественным отбором, – явление единичное. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми изменениями чрезвычайно мала.

3. Открытие законов наследственности и изменчивости сделало ненужным дарвинизм.

4. В 1903 г. показана неэффективность естественного отбора в гомозиготных по большинству признаков чистых линиях фасоли, полученных от одиночных самооплодотворяющихся особей.

5. Идея чистых линий является ложной и по фактам, и по теории, так как в природе не встречаются исключительно гомозиготные группы особей.

Переоценка роли эволюции привела к неправомерному противопоставлению учения о мутациях дарвинизму. Возникло и широко распространилось мнение, что мутации сами по себе, без вмешательства естественного отбора могут двигать эволюцию. Большое значение в эволюции имели процессы гибридизации, но они преувеличивались генетиками в противовес естественному отбору.

Наиболее ярким проявлением кризиса дарвинизма была гипотеза номогенеза (от греч. *nomos* – закон и *genesis* – развитие), сформулированная Л. С. Бергом и подробно изложенная в его книге «Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей». В этот период мутации считались редким явлением, сразу приводящим чуть ли не к образованию новых видов. На этом и основывается главный аргумент Берга против Дарвина.

В эволюционной теории кризис дарвинизма способствовал накоплению данных для разработки теории естественного отбора. Единственным разумным выходом из кризиса было осознание ошибочности противопоставления генетики дарвинизму.

3.7. Синтетическая теория эволюции

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) выдвинула представление о популяции как элементарной единице эволюционного процесса. СТЭ –

это современный вариант дарвинизма. Основные положения СТЭ были сведены в 1984 г. профессором Н. Н. Воронцовым в 11 постулатов:

1. Материалом для эволюции служат, как правило, очень мелкие, однако дискретные изменения наследственности – мутации. Мутационная изменчивость поставляет материал для отбора, и она носит случайный характер.

2. Ведущим движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе (селекции) случайных и мелких мутаций.

3. Наименьшая эволюционная единица – популяция, а не особь.

4. Эволюция в основном носит дивергентный характер, т. е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.

5. Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование мыслится как поэтапная смена одной временной популяции чередой последующих временных популяций.

6. Вид состоит из множества соподчиненных морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов, популяций (политипический вид). Кроме того, вид может иметь ограниченный ареал, в пределах которого не удастся выделить самостоятельные подвиды, а реликтовые виды могут состоять из единственной популяции. Судьба таких видов, как правило, недолговечна.

7. Обмен аллелями, поток генов возможны лишь внутри вида. Если мутация имеет положительную селективную ценность на территории всего ареала вида, то она может распространиться по всем его популяциям и подвидам. Из этого постулата следует краткое определение вида: вид является генетически целостной и замкнутой системой.

Целостность вида обеспечивается скрещиваемостью и потоком генов между разными популяциями внутри вида. Замкнутость вида обеспечивается сложной системой барьеров, которые создают изолирующие механизмы эволюции и препятствуют обмену генами между генофондами разных видов.

8. Поскольку критерием вида является его репродуктивная обособленность, то, естественно, что этот критерий неприменим к формам без полового процесса, например к агамным и партеногенетическим организмам.

Репродуктивный критерий вида, строго говоря, неприменим и для видов во времени, так как оценивать репродуктивную изоляцию между

популяциями разных поколений и затруднительно, и бессмысленно. За пределами репродуктивной концепции вида остаются все ископаемые формы, такие как хроноспециес или фратрия.

9. Макроэволюция, или эволюция на уровне выше вида, идет лишь путем микроэволюции. Согласно СТЭ, не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюционных, вместе с тем явления параллелизма, конвергенции, аналогии, гомологии легче исследовать на макроэволюционном уровне.

10. Каждая систематическая единица – вид, род и т. д. – должна иметь единственный корень, монофилетическое происхождение. Это обязательное условие для права на существование рассматриваемой группы. Ведь эволюционная систематика строит свою классификацию исходя не из сходства организмов, а из их родства. А согласно четвертому постулату родственны только те группы, которые идут от одной эволюционной ветви. Если же у таксона вдруг обнаруживаются в предках две разные ветви, его следует разделить.

11. Исходя из всех упомянутых постулатов, можно сделать заключение о том, что эволюция непредсказуема, не направлена к некоей конечной цели, следовательно, не имеет финалистического характера.

Рассмотрение приведенных постулатов позволяет выделить следующие положения, отличающие СТЭ от исходной дарвиновской теории эволюции:

- случайный генетический дрейф может быть таким же важным для видообразования, как и естественный отбор;
- гены – дискретные единицы наследственности, а аллели – варианты гена, обусловленные мутациями в этом гене;
- в популяции один ген может иметь много разных аллелей;
- эволюция происходит путем накопления малых генетических изменений.

3.8. Основные закономерности эволюции

Основные закономерности эволюции:

1. Эволюция происходит с разной скоростью в разные периоды. В настоящее время она протекает быстро. Появляется много новых форм и вымирает много старых.

2. Эволюция организмов различных типов происходит с разной скоростью. Эволюция протекает быстрее при первом появлении нового вида, а затем, по мере стабилизации группы, постепенно замедляется.

3. Новые виды образуются не из высокоразвитых и специализированных форм, а из относительно простых и неспециализированных.

4. Эволюция не всегда идет от простого к сложному. Большинство паразитов произошло от предков, которые имели более сложную организацию, чем современные формы.

5. Эволюция затрагивает популяции, а не отдельные особи и происходит в результате процессов мутирования, дифференциального воспроизведения, естественного отбора и дрейфа генов.

4. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ

4.1. Понятие микроэволюции. Категории изменчивости

Микроэволюция – это распространение в популяции малых изменений в частотах аллелей на протяжении нескольких поколений или эволюционные изменения на внутривидовом уровне.

Изменчивость – это разнообразие признаков и свойств у особей и групп особей любой степени родства, присущее всем живым организмам, благодаря чему в природе нет идентичных особей.

В зависимости от причин, природы и характера изменений, от целей и методов исследований изменчивость бывает:

- наследственная (генотипическая) и ненаследственная (паратипическая);
- индивидуальная и групповая;
- прерывистая (дискретная) и непрерывная;
- определенная и неопределенная (Ч. Дарвин);
- независимая и корреляционная;
- адаптивная (приспособительная) и неадаптивная.

4.2. Наследственная изменчивость

Наследственная (генотипическая) изменчивость – это изменения признаков, обусловленные изменениями генотипа и сохраняющиеся в ряду поколений.

Генотипическая изменчивость – комбинационная, характеризуется появлением новообразований в результате сочетания и взаимодействия генов родительских форм.

Мутационная изменчивость вызывает структурные изменения генов и хромосом, ведущие к появлению новых наследственных признаков и свойств организма.

Категории мутаций:

1) геномные мутации (гаплоидия, гетероплоидия, автополиплоидия, аллополиплоидия, анеуплоидия);

2) хромосомные мутации (делеции, дупликации, инверсии, инсерции, транслокации);

3) генные мутации (замена нуклеотидов, выпадения нуклеотидов, вставки нуклеотидов, удвоения нуклеотидов, изменения порядка чередования нуклеотидов).

Цитоплазматические мутации происходят в митохондриях, хлоропластах и основном веществе цитоплазмы, т. е. в тех структурах, где содержатся молекулы ДНК.

Мутации тканевого уровня (генеративные) возникают в гаметах и клетках, из которых они образуются, и передаются следующему поколению; соматические мутации происходят в соматических клетках тела и наследуются только при размножении вегетативным способом через дочерние клетки.

Мутации организменного уровня (морфологические, физиологические и биохимические).

На популяционном уровне различают мутации в зависимости от влияния на жизнеспособность, плодовитость организма и др. (полезные, нейтральные и вредные).

Комбинационная изменчивость – это наследственная изменчивость, возникающая при гибридизации и в результате кроссинговера. Источник комбинационной изменчивости – процесс рекомбинации генов.

Значение рекомбинаций (комбинационной изменчивости):

1. Рекомбинации выявляют сочетания генов, на которые может действовать отбор, сохраняя одни и элиминируя другие.

2. Разные гены растений взаимодействуют между собой, и некоторые сочетания оказываются лучшими.

3. Рекомбинации дают больше наследственных изменений, чем мутации, за счет перетасовки уже накопленных мутаций.

4. Рекомбинации выступают одновременно и в роли создателя, и в роли разрушителя. Каждая природная популяция несет в себе рекомбинационный груз, проявляющийся в снижении приспособленности у части особей в каждом поколении.

5. Роль комбинации признаков состоит в уменьшении генетического разнообразия популяций. Это происходит за счет соединения в одном генотипе вредных мутаций и, соответственно, гибели его обладателя.

Комбинационная и мутационная изменчивости тесно связаны друг с другом, их нельзя рассматривать как изолированные процессы.

4.3. Ненаследственная изменчивость

В настоящее время разделение на изменчивость наследственную и ненаследственную правильно только в общих чертах. Ненаследственных признаков нет: все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственно обусловлены, так как наследуется не признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды.

Изменчивость, которая возникает в организме в процессе его роста и развития под воздействием различных условий среды, является **ненаследственной (паратипической, или модификационной) изменчивостью**.

Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется фенотипической. Степень варьирования признака, размах модификационной изменчивости называется нормой реакции.

Характеристика нормы реакции:

1. Норма реакции является индивидуальной наследственной программой развития.
2. Широта нормы реакции обусловлена генотипом.
3. Норма реакции складывается исторически в результате действия естественного отбора.

Норма реакции может быть: широкая (размер и количество клубней у картофеля); узкая (содержание крахмала – 14–25 %); однозначная (окраска цветков и клубней).

По значению различают модификации, морфозы и фенокопии.

Модификации – это фенотипические различия у генотипически тождественных особей, возникающие под воздействием факторов внешней среды. Проявляются как приспособительная реакция организмов на условия окружающей среды (рис. 4.1).

Примерами модификационной изменчивости могут служить: смена окраса у зайца-беляка (сезонные модификации), образование рогов у взрослых копытных (возрастные модификации), увеличение объема мышц при тренировке, потемнение кожи человека на солнце, изменение окраски остей у пшеницы в зависимости от температуры воздуха, наличие остей у пшеницы в зависимости от влажности и др.



Рис. 4.1. Модификационная изменчивость листа одуванчика под влиянием температуры

Морфозы – это ненаследственные изменения фенотипа под влиянием экстремальных факторов окружающей среды или модификации, возникающие как выражение вновь возникших мутаций, не имеющие приспособительного характера (рис. 4.2).



Рис. 4.2. Морфозы у растений

Фенокопии – это различные ненаследственные изменения, копирующие проявление различных мутаций (рис. 4.3).



Рис. 4.3. Фенокопии колорадского жука:
а – расходящиеся надкрылья; б – волнообразные надкрылья

Изменения могут затрагивать морфологические, физиологические и биохимические признаки. Эти изменения могут иметься лишь у особи или группы особей, которые подверглись влиянию окружающей среды, а также носить длительный характер, т. е. сохраняться на два-три поколения.

Возникновение модификаций связано с тем, что свет, тепло, влага воздействуют на активность ферментов и изменяют течение биохимических реакций, протекающих в развивающемся организме.

Признаки организма в разной степени изменяются под влиянием внешних условий: одни очень пластичны и варьируются, а другие практически не изменяются.

Модификационная изменчивость обратима и носит групповой характер, изменения в фенотипе не наследуются, а наследуется норма реакции. Модификационная изменчивость характеризуется статистической закономерностью вариационных рядов. Затрагивает фенотип, генотип не изменяется.

Практическое использование:

1. Позволяет предвидеть и заранее планировать максимальное использование возможностей каждого сорта растений (например, такой

индивидуальный показатель, как достаточное количество света для каждого растения).

2. Создание заведомо известных оптимальных условий для реализации генотипа обеспечивает его высокую продуктивность.

По Дарвину модификации – это результат приспособления организма к известному комплексу условий нормальной среды, это приспособления, осуществляемые под действием естественного отбора наиболее выгодных для организма форм регулирования.

Адаптивные модификации значимы для эволюции во всех случаях быстрой смены условий существования.

Важно отметить, что способность к адаптивным модификациям приобретается в процессе эволюции под руководящим влиянием естественного отбора наследственных изменений форм реагирования, а приобретенная способность к адаптивным модификациям становится фактором дальнейшей эволюции, т. е. естественный отбор происходит по вариантам модификационной изменчивости (определенным вариациям) и является основным фактором эволюции (неопределенных вариаций).

4.4. Сравнительная характеристика форм изменчивости

Оценка разных форм изменчивости представлена в табл. 4.1.

Таблица 4.1. **Формы изменчивости и их характеристика**

Изменчивость	Фенотипическая	Генотипическая
Объект изменений	Фенотип в пределах нормы реакции	Генотип
Факторы возникновения	Изменение условий окружающей среды	Рекомбинация генов, кроссинговер, мутации
Наследование свойств	Не наследуются	Наследуются
Значение для особи	Повышает жизнеспособность и приспособленность к условиям среды	Полезные изменения приводят к выживанию, вредные – к гибели организма

4.5. Понятие популяции, типы популяций

Популяция – это сообщество растений или животных одного вида, имеющих общее происхождение и местообитание.

Генетическая структура и динамика популяции зависит от трех факторов: наследственности, изменчивости и отбора.

Популяции различаются:

- размерами занимаемой территории;
- численностью особей;
- возрастным составом;
- соотношением полов (1:1);
- формами совместного существования особей.

Типы популяций:

Местная, или **локальная (элементарная)**, популяция – совокупность особей вида, занимающих небольшой участок однородной площади. Между ними постоянно идет обмен генетической информацией.

Экологическая популяция – совокупность элементарных популяций, внутривидовые группировки, составляющие конкретные биоценозы.

Свойства популяции:

- существует независимо;
- ареалы изолированы;
- обмен генами происходит редко (при опылении).

Географическая популяция – совокупность экологических популяций, заселяющих географически сходные районы.

Свойства популяции:

- существует автономно;
- ареалы относительно изолированы;
- обмен генами происходит редко (при опылении, переносе семян и плодов).

4.6. Закон Харди – Вайнберга

В 1908 г. английский математик Годфри Харолд Харди (1877–1947) и немецкий врач Вильгельм Вайнберг (1862–1937) независимо друг от друга сформулировали и математически доказали связь между частотой генов и частотой генотипов в популяции.

Закон Харди – Вайнберга: в элементарной популяции для аутомных генов при любом соотношении частот генотипов в исходном поколении после первого (или второго) скрещивания устанавливается соотношение частот генотипов $p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$ (100 %), которое затем сохраняется в последующих поколениях, где p^2 – число

гомозиготных доминантных особей, %; q^2 – число гомозиготных рецессивных особей, %; $2pq$ – число гетерозиготных особей, %.

Закон Харди – Вайнберга выполняется при следующих условиях:

- популяция бесконечно большая по численности;
- популяция должна быть панмиксной (свободно скрещивающейся), т. е. скрещивание всех особей внутри популяции равновероятно и не испытывает никаких ограничений;
- в популяцию не проникают гены из смежных популяций, она должна быть полностью изолированной;
- новые аллели генов не могут возникать внутри популяции, т. е. в ней не должно быть новых мутаций;
- естественный отбор по признакам, определяемым доминантным и рецессивным аллелями, должен отсутствовать: гомозиготы (AA, aa) и гетерозиготы (Aa) должны иметь одинаковую жизнеспособность и плодовитость.

4.7. Мутационный процесс

Мутационный процесс – это постоянно действующий фактор, увеличивающий генетическую гетерогенность популяции вследствие сохранения рецессивных мутаций в гетерозиготах.

Свойства мутационного процесса:

- 1) основной поставщик наследственной изменчивости;
- 2) статичность и ненаправленность;
- 3) случайность.

Эволюционное значение мутационного процесса:

1. Постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций – основу для действия других факторов эволюции (естественного отбора).

2. Приводит к возникновению мутаций и является поставщиком элементарного эволюционного материала.

3. Ведет к образованию «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность приспособления популяций к изменениям условий среды.

4. Каждая популяция несет в себе груз мутаций, пополняемый мутационным процессом (способствует сохранению популяции при изменении условий, приобретая новые признаки и свойства).

5. Является постоянно действующим элементарным эволюционным фактором, оказывающим давление на популяцию.

4.8. Популяционные волны

Колебания численности особей популяции, характерные для всех живых организмов, называются популяционными волнами или волнами жизни.

Э. Майер сформулировал принцип основателя или эффект бутылочного горлышка (рис. 4.4).

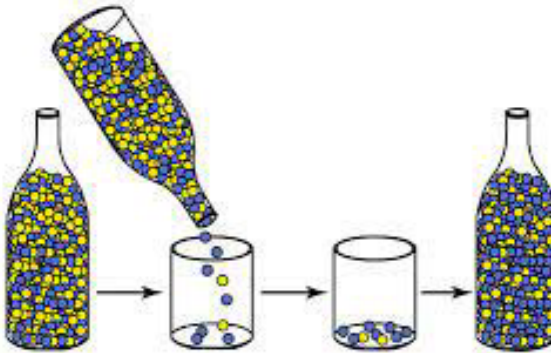


Рис. 4.4. Эффект бутылочного горлышка

Суть данного принципа заключается в следующем: немногие особи, пережившие спад численности, как бы проникли через узкое горлышко, пронесли через него свойственные им генотипы и распространили их на всю популяцию, т. е. первоначально популяция имеет большое генетическое разнообразие вследствие своей многочисленности, благоприятных условий окружающей среды и широкого ареала обитания, далее популяция вымирает, численность ее сокращается до нескольких особей, генофонд обедняется.

Снижение численности популяции может происходить периодически (в связи с ежегодным наступлением сезона, неблагоприятного для поддержания численности популяции) или эпизодически (в результате катастроф). Затем численность популяции снова возрастает, но генетическое разнообразие не восстанавливается. Создаются условия для случайного варьирования частот аллелей в популяции, т. е. дрейфа генов. Также малые популяции подвержены инбридингу (англ. *inbreeding*: *in* – внутри и *breeding* – разведение) – скрещиванию близкородственных форм в пределах одной популяции.

Классификация популяционных волн:

1) периодические колебания численности короткоживущих организмов (сезонные колебания численности микроорганизмов, 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 водоемах Европы, американская норка в Евразии, кролики в Австралии и др.);

4) резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами» (несколько засушливых лет).

Эволюционное значение популяционных волн:

1. При резком сокращении численности особей популяции среди случайно оставшихся в живых немногочисленных индивидов могут быть редкие генотипы.

2. Восстановление популяции будет идти за счет единичных особей, переживших катастрофическое сокращение численности, что приведет к изменению частот генов, а значит, генофонда популяции.

Таким образом, популяционные волны можно рассматривать как поставщика эволюционного материала.

4.9. Изоляция, миграция

Под **изоляцией** понимают обособление отдельных особей, внутри-популяционных форм, популяций, видов или целых фаун и флор, которое препятствует тем или иным взаимодействиям (скрещиванию, трансдукции и трансформации, конкуренции и пр.).

Типы изоляции:

1. **Географическая** – пространственная, территориальная, климатическая изоляция, возникающая в результате появления географических преград (наличие рек, проливов, хребтов, равнин, возвышенностей, дорог, городов и др.).

2. **Биологическая** изоляция – возникает вследствие ряда биологических причин, с помощью механизмов, обеспечивающих изоляцию:

1) устраняющие, или докопуляционные, скрещивания (предотвращают потерю гамет);

2) изоляция при скрещивании – послекопуляционные скрещивания (связаны с потерей гамет и зигот).

Формы биологической изоляции:

- экологическая;
- этологическая (поведенческая);
- сезонная (временная);
- морфологическая (морфофизиологическая).

Значение изоляции в процессе эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки.

Миграции – это включение в определенную популяцию генотипов из других популяций, приводящих к появлению аллелей, ранее отсутствовавших в популяции, или к быстрому изменению частоты имеющихся аллелей.

Эволюционное значение миграции состоит в изменении генетического состава тех популяций, в которые вливаются мигранты. 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, так как 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 (отдаленная гибридизация).

4.10. Естественный отбор

Естественный отбор – это избирательное выживание и размножение наиболее приспособленных организмов (Ч. Дарвин).

Естественный отбор – это процесс, в результате которого преимущественно выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи и погибают менее приспособленные (современное определение).

Борьба за существование – это совокупность многообразных и сложных взаимоотношений, существующих между организмами и

внешней средой, определяющих успех или неудачу данной особи в ее выживании и оставлении потомства.

Формы борьбы:

- 1) межвидовая – борьба между особями разных видов;
- 2) внутривидовая – борьба между особями одного вида;
- 3) борьба с условиями окружающей среды.

Различают следующие формы отбора:

1. Стабилизирующий отбор наблюдается при длительном сохранении постоянных условий среды. Благоприятствует сохранению оптимального в данных условиях фенотипа. Популяция остается фенотипически однородной (рис. 4.5).

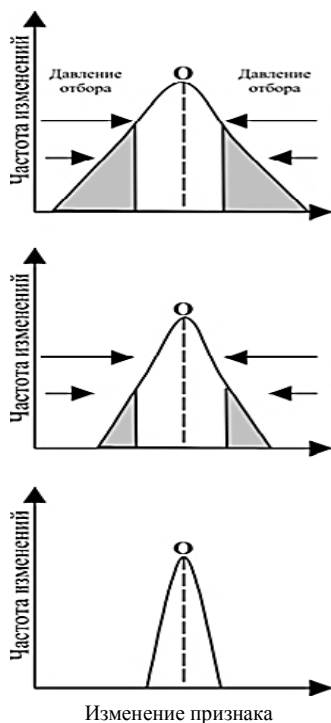


Рис. 4.5. Стабилизирующий отбор

Примерами стабилизирующего отбора являются: сохранение в популяциях зайцев особей с оптимальной длиной конечностей; сохране-

ние у растений, опыляемых насекомыми, определенного строения цветка, соответствующего размерам насекомых; существование реликтовых видов организмов, сохранившихся в неизменном виде на протяжении миллионов лет (кистеперая рыба латимерия, гинкго, гаттерия и др.).

2. Направленный (движущий) отбор наблюдается в меняющихся условиях среды, в популяции от поколения к поколению происходит изменение фенотипа в одном направлении (рис. 4.6).

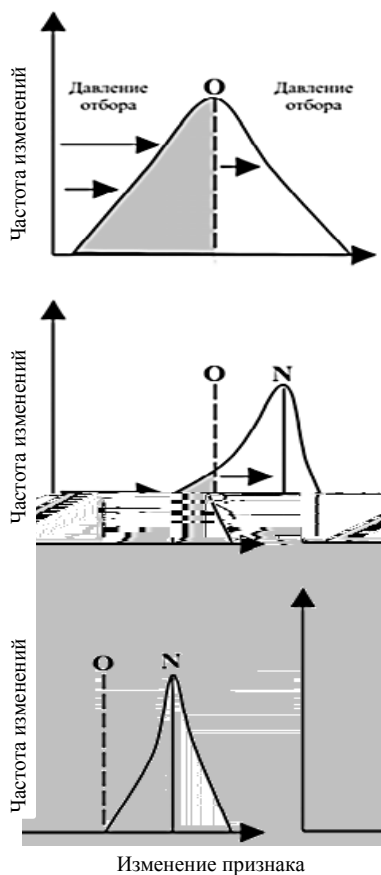


Рис. 4.6. Направленный (движущий) отбор

Примерами движущего отбора являются: изменение окраски у березовой пяденицы в промышленных районах; редукция глаз у крота; увеличение длины корня у склерофитов; формирование у бактерий устойчивости к антибиотикам и др.

3. Дизруптивный отбор наблюдается в случае, когда в различных частях ареала действуют различные условия среды. Внутри популяции возникает несколько отчетливо различающихся фенотипических форм (рис. 4.7).

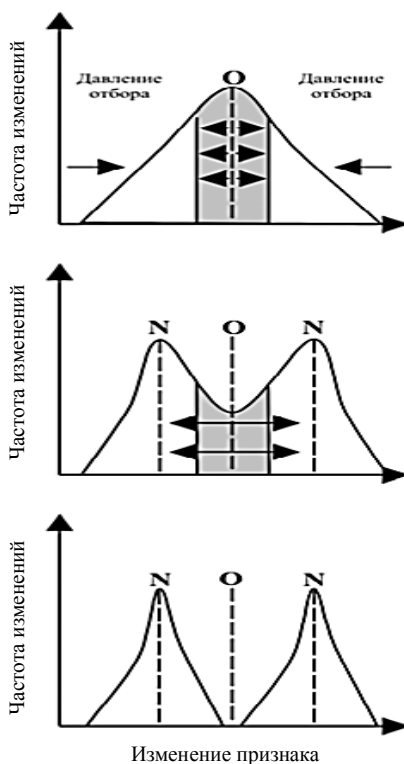


Рис. 4.7. Дизруптивный отбор

Примерами дизруптивного отбора являются: формирование на сенокосных лугах двух рас погремка (раннецветущей и позднецветущей); возникновение разных подвидов и видов синиц в связи с пищевой специализацией; возникновение разных видов клевера.

Творческая роль естественного отбора проявляется в том, что, действуя миллионы и миллиарды лет, он вместе с другими факторами эволюции создал все огромное многообразие видов в живой природе, приспособленных к жизни.

5. ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

5.1. Понятие вида

Проблема вида и видообразования является одной из фундаментальных в биологии. Основа научной трактовки вида тысячелетиями складывалась в практической деятельности людей.

Вид – это противоречивая категория, отражающая объединение индивидов в коллектив и разъединение таких коллективов друг от друга в пределах рода (Аристотель). До конца XVII в. 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.). Вид представляет собой наиболее мелкие совокупности организмов, практически тождественных морфологически, совместно размножающихся и дающих плодовитое потомство.

Особенности вида:

- 1) множество организмов;
- 2) морфологическая и физиологическая схожесть организмов;
- 3) самостоятельно воспроизводящаяся в природе единица.

Второй этап начинается с появления работ К. Линнея (XVIII в.) и признания вида как явления природы. Вид – это множество родственных, сходных по строению организмов, при размножении непрерывно воспроизводящих себе подобных.

К концу XVIII – началу XIX в. были установлены признаки вида, такие как дискретность и устойчивость. Вид оказался образованием, представляющим собой как бы биологическую отдельность. Отграниченность вида от других видов, факт устойчивости вида были чрезвычайно важны 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 такие изменения организмов признавались возможными. Так понималась внутривидовая изменчивость, выражавшаяся в наличии разновидностей. С накоплением новых фактов стало постепенно выясняться, что многие виды не столь четко

отграничены друг от друга по морфологическим признакам. Эти новые факты, послужившие основой для возникновения трансформизма – учения об изменении и превращении видов, требовали дальнейшего развития теории вида и поиска новых его критериев.

Таким образом, **вид** – это группа реально или потенциально способных к скрещиванию особей, имеющих общее происхождение и общий пул генов (генофонд). Особи одного вида обладают морфофизиологическим сходством, репродуктивно изолированы от других подобных групп особей и занимают определенный ареал в биоценозах. Вид – основная таксономическая и систематическая единица биоразнообразия, реально существующая в природе. Любой существующий в настоящее время вид представляет собой совокупность популяций, родственных по происхождению, имеющих общие молекулярные, биохимические, морфологические и репродуктивные признаки, отличные от аналогичных признаков других видов. Особи одного вида (даже относящиеся к разным популяциям) легко скрещиваются между собой с образованием плодовитого потомства.

Абсолютно удовлетворительное определение вида дать вообще невозможно. Так как нет ни одного видового критерия, который можно было бы признать абсолютным и универсальным, при этом виды неравноценны и находятся на разных стадиях своего развития, а также генетическая целостность и обособленность видов, базирующаяся на половом размножении, не является универсальным свойством всех живых организмов.

Систематизация видов в определенном порядке позволила установить закономерные связи между ними, обнаружить общие признаки и единство их происхождения.

5.2. Концепции вида

Типологическая концепция. Согласно этой концепции вид – универсальная, реально существующая единица живой материи, морфологически однородная и неизменная.

Необходимо отметить, что данная концепция не позволит определить существенные свойства вида, найти наилучших «отражателей» видового типа и доказать несущественность остальных свойств.

Номиналистическая концепция. Согласно такой концепции виды реально не существуют, это чисто умозрительное понятие, изобретенное для того, чтобы легче было рассматривать совокупность большого

количества особей. Принимая номиналистическую концепцию, можно ошибиться, объединив в один вид особей фенотипически сходных, но неродственных генетически и разъединить несходные, но родственные формы.

Политипическая концепция. Согласно этой концепции виды имеют независимую реальность и описываются статистическими характеристиками особей, составляющих локальные популяции. Вид неоднороден, дифференцирован и представляет собой систему соподчиненных единиц. Среди них основная элементарная единица – популяция.

Главная трудность политипической концепции – это куда отнести ту или иную группу популяций: к категории вида или подвида, разновидности, расы и т. д. В конкретных ситуациях такие вопросы разрешаются на основе анализа всей совокупности имеющихся данных – отсюда множественность видовых критериев.

5.3. Критерии вида

Имеется ряд критериев вида, которые используются для того, чтобы отличить один вид от другого. Выделяют морфологический, физиологический, генетический, биохимический, экологический, географический и другие 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, 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 разных видов скрещивание также 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.

Биохимический критерий основан на том, что 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, различающихся строением белковых молекул.

Согласно *экологическому критерию* каждый вид может существовать в определенных условиях, он приспособлен к этим условиям, выполняет определенную функциональную роль в экосистеме, т. е. каждый вид занимает определенную экологическую нишу.

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 данного критерия основано на том, что вид представляет собой единое целое до тех пор, пока все составляющие его популяции эволюционируют взаимосвязанно, т. е. обмениваются генами и взаимно обуславливают существование друг друга.

Репродуктивный критерий. Репродуктивную изоляцию принимают за основу видового критерия. Отсюда выводится понятие о виде как о генетически целостной и замкнутой системе, т. е. между двумя популяциями практически прекращается обмен генами и они теряют способность к скрещиванию, их следует считать популяциями разных видов. Тем не менее межвидовые гибриды растений были экспериментально получены, что говорит о том, что репродуктивный критерий тоже не является абсолютным видовым критерием.

Таким образом, ни один из критериев в отдельности не может быть достаточным для определения вида. Охарактеризовать видовую принадлежность организмов можно только по совокупности критериев.

5.4. Признаки и структура вида

Совокупности черт, свойств, с помощью которых можно описать вид, называются признаками вида. По К. М. Завадскому признаками вида являются:

1) тип организации: вид обладает единой наследственной основой. Генетическое единство вида проявляется в специфичности системы ДНК – РНК – белки, в сходстве типа обменных реакций, процессов морфогенеза, внутреннего и внешнего строения особей, в сходстве внутривидовых отношений в популяции;

2) численность: вид включает множество особей, т. е. является 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 конкурентоспособен. 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.

Структурные единицы вида по К. М. Завадскому:

- биотип – совокупность фенотипов, детерминированных определенным генотипом;
- 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 обособленным структурным элементом;
- 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.

На современном уровне знаний можно констатировать, что биологический вид представляет собой сложную систему, которая обладает высокой устойчивостью к изменениям внешней среды и приспособлена к оптимальному использованию существующего разнообразия условий. Вид как сложная динамическая система возникает, поддерживается и совершенствуется под контролем естественного отбора.

5.5. Видообразование

Видообразование (*speciation*) – процесс возникновения новых видов из ранее существующих посредством дифференциации и разветвления предковых филетических линий на несколько новых видов. Возникновение нового вида в эволюции – это огромной важности качественный этап эволюционного процесса, ведущего к увеличению «суммы жизни», более разнообразному использованию наличных условий существования.

Процессы видообразования:

1. Дивергенция – прогрессирующее расхождение признаков организмов в ходе эволюции филетических линий, берущих начало от общего предка. Является результатом внутривидовой конкуренции и естественного отбора (рис. 5.1).

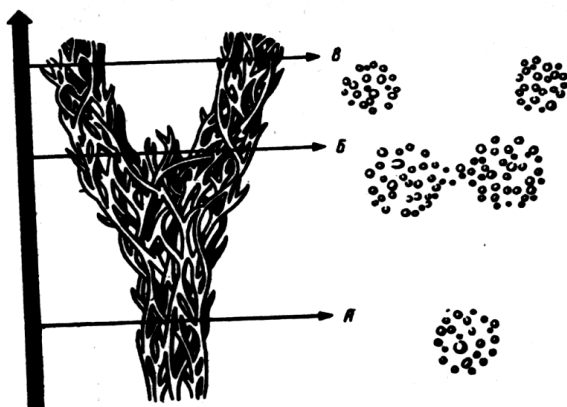


Рис. 5.1. Схема дивергентного видообразования

2. Кладогенез – эволюция, основанная на дивергенции и адаптивной радиации (рис. 5.2).

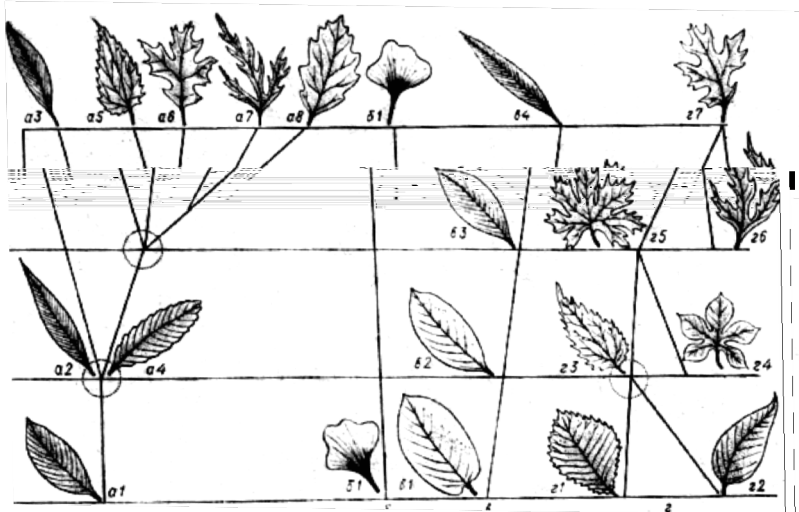


Рис. 5.2. Способы видообразования во времени
на примере эволюции листа у растений: а – кладогенез;
б – стагигенез; в – анагенез; г – гибридогенез

3. Стасигенез (*stasigenesis*) – процесс длительного сохранения вида или иного таксона.

4. Анагенез (*anagenesis*) – процесс исторического развития таксономической группы, не сопровождающийся ее распадом на боковые ветви.

5. Гибридогенез (гибридогенное видообразование) – способ видообразования, отклоняющийся от кладогенеза. Если при кладогенезе и анагенезе появление нового вида составляет конечный результат микроэволюционных процессов, то при гибридогенезе новые виды не подготавливаются микроэволюционными событиями, а могут возникать сразу путем скрещивания уже имеющихся видов.

Межвидовая гибридизация в естественных условиях не такое уж редкое явление, в первую очередь среди растений. Но далеко не всякая гибридизация может породить новый вид. В подавляющем большинстве случаев возникают лишь отдельные гибридные особи, которые либо остаются стерильными, либо не выдерживают конкуренции с особями породивших их видов и быстро исчезают из популяции. Видообразование путем гибридизации разных видов должно проходить с последующим удвоением числа хромосом – аллополиплоидией у растений как одним из путей происхождения и формообразования видов. Аллополиплоидия не играет, по-видимому, роли в видообразовании у животных.

Гибридогенное видообразование осуществляется с относительно большой скоростью. Но естественная дивергенция дает неизмеримо более широкое разнообразие вновь возникающих видов, чем гибридогенез. Ведь при гибридогенезе два родительских вида могут образовывать лишь один новый вид, а на основе дивергенции из двух исходных видов можно получить по крайней мере четыре новые разновидности, представляющие собой зарождающиеся виды. Поэтому дивергенцию, а не гибридогенез следует рассматривать в качестве ведущего способа видообразования. Гибридогенез выступает, скорее, как ограничитель видового многообразия.

6. Аллопатрическое видообразование – 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, распад ареала родительского вида (возникновение видов майского ландыша), расселение исходного вида (группы больших чаек, некоторых рептилий, амфибий, насекомых).

7. Симпатрическое (экологическое) видообразование – возникновение нового вида внутри исходного ареала. 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).

8. 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 – они всегда будут условными.

6. ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

6.1. Понятие макроэволюции

Макроэволюция – теоретическое представление о путях возникновения надвидовых таксономических категорий в естественной системе организмов. Макроэволюционные изменения – это совокупность наследственных преобразований, обуславливающих формирование таксонов более высокого ранга – родов, семейств, отрядов и т. д. Термин «макроэволюция» был предложен Ю. А. Филипченко в 1927 г. и представляет собой обобщенную картину эволюционных изменений, наблюдаемую в широкой исторической перспективе на протяжении геологических эпох с масштабом времени в миллионы лет. К макроэволюционным преобразованиям относятся автополиплоидизация и аллополиплоидизация клеток, приводящие к возникновению новых видов и новых таксонов у растений.

Виды, объединяемые в таксоны разных систематических рангов, занимают разные экологические ниши, устанавливают между собой определенные функциональные отношения, формируют сообщества (биоценозы, или экосистемы). Под влиянием изменения абиотических факторов они либо видоизменяют свою структуру, либо меняют ее целиком. Новые сообщества формируются из материала, который составляет макроэволюция. Сама же макроэволюция находится под контролем сообщества, которое регулирует ее по принципу обратной свя-

зи. В системе интеграции биocenозов участвует целая совокупность взаимосвязанных циклов саморегуляции.

Примером макроэволюции могут служить формирование морфологических рядов семейств жужелиц и мертвоедов, типы расчленения листовой пластинки.

Сравнительно-морфологические и палеонтологические исследования доказывают существование длительных эволюционных изменений, протекающих в одном направлении. Пример применения рядов ископаемых форм показал В. О. Ковалевский на эволюции семейства лошадей. Он показал, что нет единого пути исторического развития организмов, происходящих от одного предка; эволюция идет дивергентно. Большое принципиальное значение для понимания эволюции органического мира имеет открытый В. О. Ковалевским закон адаптивных и неадаптивных изменений.

Асинхронный параллелизм заключается в независимом приобретении сходных признаков филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие саблезубости (сильно удлинённых верхних клыков) у представителей двух подсемейств семейства кошачьих.

6.2. Правила макроэволюции

1. Правило Э. Копа, сформулированное в 1904 г.: во многих группах животных в течение филогенеза наблюдается увеличение размеров тела. Например, эволюция лошади, сумчатых, хищных, парнокопытных и приматов. Ограничения правила Э. Копа: эволюция многих групп членистоногих сопровождалась уменьшением размеров тела.

2. Правило прогрессивной специализации, сформулированное Ш. Депере в 1907 г.: группа организмов, вступившая на путь специализации, в дальнейшем будет все дальше идти по тому же пути, приспособляясь к крайним условиям существования. В качестве примера можно сослаться на удлинение головы у долгоносиков, отражающее их специализацию в направлении полноценного использования семян и плодов растений для питания жуков и откладки яиц.

3. Правило происхождения новых групп от неспециализированных предков, установленное Э. Копом в 1904 г.: обычно крупные группы организмов берут свое начало не от высших представителей предковой группы, а от сравнительно примитивных, неспециализированных. Например, голосеменные растения возникли не от специализирован-

ных, а от примитивных палеозойских папоротников. Цветковые растения, вероятно, произошли не от специализированных голосеменных, а от простейших форм семенных папоротников.

4. Правило филогенетического предвращения признаков, сформулированное Л. С. Бергом в 1922 г.: среди низкоорганизованных растений могут появиться признаки высокоорганизованных групп, стоящих выше в системе или соответствующих более поздним эпохам палеонтологической летописи. Примером филогенетического предвращения служит эволюция пластинчатожаберных рыб (*Elasmobranchii*), к которым относятся акулы (*Selachomorpha*) и скаты (*Batomorpha*).

5. Правило необратимости эволюции, установленное Л. Долло в 1893 г.: эволюция является процессом необратимым, и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже «осуществленному» в ряду его предков. Эволюционные преобразования органов происходят каждый раз по-новому и не являются точным повторением однажды пройденного пути. Из закона Долло с неизбежностью вытекает вывод, который был сделан Дарвином, о том, что группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь. Поэтому важно позаботиться о сохранении всех неповторимых групп организмов, созданных эволюцией.

6.3. Дивергенция, параллелизм и конвергенция

Дивергенция – это распадение исходной формы на две, при котором происходит независимое приобретение родственными организмами разных признаков. Ход дивергентной эволюции можно представить в виде схемы (рис. 6.1).

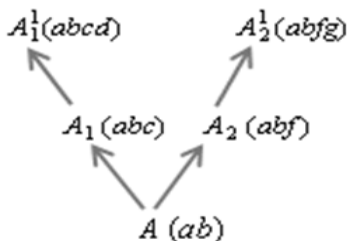


Рис. 6.1. Дивергенция (схема)

В основе дивергенции лежит экологическая дифференциация вида (или группы видов) на самостоятельные ветви.

При дивергенции сходство между организмами объясняется общностью их происхождения, а различия – приспособлением к разным условиям среды.

Механизм дивергентной эволюции основан на действии элементарных эволюционных факторов (мутационного процесса, волн жизни, изоляции, борьбы за существование и естественного отбора). В результате дивергенции у родственных форм возникают гомологичные органы – сходные по происхождению, но различающиеся по строению в связи с выполняемыми функциями. К гомологичным органам относятся, например, усики гороха, колючки кактуса, барбариса – видоизмененные листья у растений, либо конечности наземных и водных позвоночных животных (тюлень, нерпа, дельфин).

Параллелизм (параллельное развитие) – процесс эволюционного развития в сходном направлении двух или нескольких первоначально дивергировавших групп (рис. 6.2).

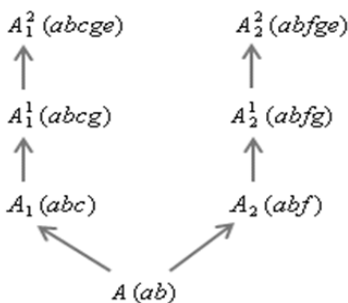


Рис. 6.2. Параллелизм в эволюции (схема)

При параллелизме, как и при дивергенции, эволюционные ряды начинаются от общего предка. Но дивергенция приводит к усиливающемуся расхождению признаков, а параллелизм – к развитию в одном и том же направлении.

Параллелизм в эволюции культурных растений способствовал открытию закона гомологических рядов изменчивости (Н. И. Вавилова).

Конвергенция – приобретение в ходе эволюции сходного строения и сходных функций у неродственных (дальних в филогенетическом отношении) организмов (видов) вследствие их приспособления к одинаковым условиям обитания (рис. 6.3).

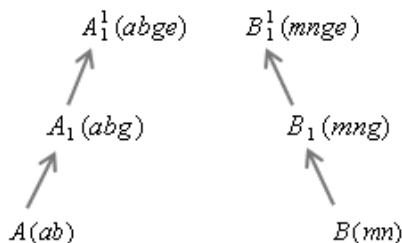


Рис. 6.3. Конвергентное формирование признаков (схема)

При конвергентном развитии сходство между неродственными организмами бывает всегда только внешним и представляет собой результат приспособления к одинаковым условиям среды. При этом возникают аналогичные органы, разные по происхождению, но близкие по внешнему строению в силу выполнения в одинаковой среде сходных функций. К аналогичным органам относятся колючки у барбариса (видоизмененные листья), белой акации (прилистники), боярышника (побеги), осота (кончики проводящих жилок).

6.4. Темпы эволюции.

Причины неравномерности темпов эволюции

Темпы эволюции – один из ведущих элементов характеристики эволюционного процесса. Темпы эволюции любой естественной группы организмов – величина, зависящая от темпов видообразования. Скорость эволюции – величина, в которой необходимо различать такие элементы, как отбор, мутации, миграции, изоляции, дрейф генов, популяционные волны.

Причины неравномерности эволюции:

1. Новая таксономическая группа возникает как бы скачкообразно в ходе смены нескольких поколений. Этому способствуют мутации под влиянием естественных изменений условий среды. Они являются носителями новых ценных приспособлений, выводя таксономическую группу на новый уровень организации. Сторонником этой гипотезы является Д. Н. Соболев.

2. Величина популяций. В крупных популяциях вероятность числа мутаций выше. Изменчивость возрастает.

3. Арогенез – направление эволюции, при котором в результате приобретения новых крупных приспособлений развитие групп сопро-

вождается расширением адаптивной зоны и выходом в другие природные зоны. И. И. Шмальгаузен отмечал, что процесс эволюции за счет арогенезов принял характер самоускоряющегося движения, а также в условиях прогрессивной эволюции возникает биологическое соревнование популяций и видов в максимальной скорости приспособления, что повышает скорость эволюции.

4. Повышение скоростей приспособления к условиям среды, т. е. появление различных аллогенезов, позволяющих закрепиться арогенезам.

Следовательно, обсуждение проблемы скоростей эволюции можно свести к общим положениям: морфофизиологический прогресс (арогенезы) способствует возрастанию скорости эволюции в филетических ветвях, повышая их организацию; повышение скорости эволюции имеет важное прогрессивное значение, если не сопровождается снижением удельного значения арогенных признаков, на почве которых складывается данная организация; при более узкой специализации скорости эволюции резко возрастают, что нарушает коррелятивность формообразовательных связей и снижает удельное значение арогенных признаков; эти отношения становятся фактором, приводящим специализированные группы к снижению темпов эволюции или даже к их вымиранию. Наибольший прогресс и гармоничные формы возрастания темпов эволюции наблюдаются в условиях аллогенезов, при которых полностью сохраняют свое прогрессивное значение арогенные преобразования. Поэтому аллогенез сохраняет значение наиболее распространенного типа эволюции.

6.5. Биологический прогресс и его формы

Под **биологическим прогрессом** следует понимать возрастание приспособленности организма, выражающееся в приобретении новой формы или типа строения и в увеличении численности вида.

Впервые точно разграничил понятия морфофизиологического и биологического прогресса А. Н. Северцов. Он считал, что ведущую роль в эволюции играет не повышение уровня организации, а биологический прогресс, который проявляется в стремлении живых организмов к увеличению видового многообразия, численности видов и широкому распространению. Биологический прогресс сводится к победе в борьбе за существование, а биологический регресс ведет к поражению, которое завершается вымиранием видов или более крупных таксономических групп.

Биологический регресс – это снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности вида и видового ареала.

Пути достижения биологического прогресса:

1. Морфофизиологический прогресс (ароморфоз). Открывает большие возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания.

Яркий пример ароморфоза – возникновение млекопитающих (формирование волосяного покрова, живорождения). При крупных ароморфозах всегда ярко выражено преобразование всей организации животных и растений.

2. Идиоадаптации (аллогенез) – такие ограниченные приспособления к среде, при которых у организмов не наблюдается ни значительного усложнения морфологических особенностей, ни их упрощения. При идиоадаптациях эволюция часто направлена в сторону специализации и приспособления к конкретной экологической обстановке.

Идиоадаптации покрытосеменных растений реализованы в разных способах опыления. В семействе синюховых из основного типа цветка с 5 лепестками, 5 тычинками и верхней завязью получились формы, узко приспособленные к опылению пчелами, дневными бабочками, бражниками, жуками, мухами-жужжалами, имеющими длинный хоботок, колибри. Существуют также автогамные цветки, которые регулярно самоопыляются, в том числе цветки клейстогамные, самоопыляющиеся в закрытом бутоне.

3. Морфофизиологический регресс, когда организмы переходят к более простым взаимоотношениям со средой. В силу этого лишние органы претерпевают редукцию. Наиболее яркими примерами регресса служат все явления перехода от более активной жизни к менее активной, от активного питания к пассивному, от жизни в открытых пространствах к скрытому обитанию, от самостоятельного движения к сидячему образу жизни. Это явление еще называют катагенезом. Например, класс Мшанки в типе Щупальцевые, отряд Усоногие в классе Ракообразные, подотряд Червецы и Щитовки в классе Насекомые, класс Оболочники в типе Хордовые. Типичный регресс можно наблюдать при переходе многих животных к паразитическому образу жизни.

Несмотря на то, что общая дегенерация приводит к значительному упрощению организации, виды, идущие по этому пути, могут увеличивать численность и ареал, т. е. двигаться по пути биологического прогресса. Эволюционный регресс может возникать в результате неотении,

т. е. незавершенного онтогенеза и перехода к размножению одной из недоразвитых стадий. Неотения – явление обычное для аксолотля и случайное для многих амфибий – становится у постоянножаберных амфибий наследственной особенностью.

По мнению А. Н. Северцова, морфофизиологический прогресс достигается не внезапным скачком, а ступенчатым накоплением положительных эффектов, создаваемых частными ароморфозами (рис. 6.4), что вполне согласуется с современной трактовкой процессов макроэволюции.

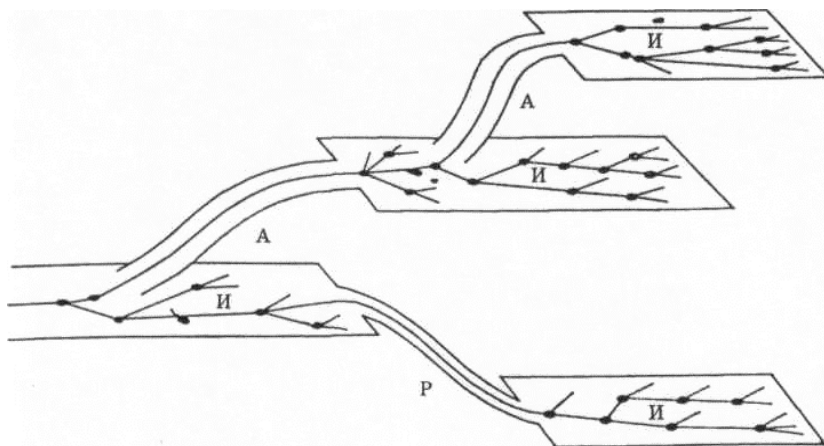


Рис. 6.4. Схема процессов макроэволюции:
А – ароморфоз; И – идиоадаптации; Р – регресс

4. Ценогенезы – эмбриональные и личиночные приспособления (А. Н. Северцов). И. И. Шмальгаузен отметил, что ценогенезы могут быть либо широкими приспособлениями, приближающимися к ароморфозам (плацента млекопитающих), либо типичными идиоадаптациями (покровительственная окраска скорлупы птичьих яиц). Поэтому нет необходимости выделять ценогенезы в особую категорию эволюционных преобразований. Их следует рассматривать как обычный элемент схемы А. Н. Северцова.

7. ОРГАНИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КАК ОБЪЕКТИВНЫЙ ПРОЦЕСС. ЧАСТНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

7.1. Жизнь как особая форма движения материи

Жизнь – одно из сложнейших явлений природы. В XVII–XVIII вв. широкое распространение получил витализм (от лат. *vitalis* – жизненный), основоположником которого считают Аристотеля. По Аристотелю «жизнь есть питание, рост и одряхление, причиной которых является энтелехия – принцип, имеющий цель в самом себе».

Витализм представляет собой антинаучное течение в биологии, основное положение его – признание особой жизненной силы или «души», свойственной всем телам живой природы. Жизненная сила, как особая нематериальная субстанция, считалась независимой от материи. Поэтому последовательные сторонники виталистической концепции считали ее проявлением божественного начала. Виталисты считали, что живые организмы состоят из органических веществ, которые невозможно получить искусственным путем, что к живым организмам неприменим закон сохранения энергии. Однако эти утверждения были опровергнуты немецким химиком Ф. Велером, который в 1828 г. впервые синтезировал в лабораторных условиях органическое вещество (мочевину). К настоящему времени искусственным путем получено свыше 100 000 органических веществ.

В XVIII в. был распространен механистический взгляд на природу, в соответствии с которым живые организмы рассматривались как особые механизмы, отличающиеся от созданных человеком только сложностью строения. Такая концепция оказалась бессильной решить проблему сущности жизни, так как создатели ее не видели специфики живых тел природы. В дальнейшем попытки определить сущность жизни также предпринимались неоднократно.

Жизнь – это макромолекулярная открытая система, которой свойственны иерархическая организация, способность к самовозобновлению, обмен веществ и тонкорегуляторный процесс.

Жизнь на Земле представлена крайне многообразными формами. В зависимости от методов исследований во всем этом многообразии можно выделить различные уровни организации живого:

1. Молекулярный уровень. Элементарные структурные единицы – молекулы. Основные элементарные явления этого уровня – является репликация, биосинтез, мутации.

2. Клеточный уровень. Структурные элементарные единицы – органоиды и компоненты клеток. Основные элементарные явления этого уровня – способность к самовоспроизведению, регуляция химических реакций, запасание и расходование энергии.

3. Организменный уровень. Единица уровня – организм. Основной процесс – онтогенез.

4. Популяционно-видовой уровень. Структурная элементарная единица – популяция, элементарное явление – изменение генотипического состава популяции. Основные признаки уровня – рождаемость, смертность, структура (половая и возрастная), плотность, численность популяции. Элементарные факторы – мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор.

5. Биосферный уровень. Единица уровня – биоценоз. Биоценоз – совокупность живых организмов, населяющих участок суши или водоема и находящихся в определенных отношениях между собой. Для этого уровня характерно активное взаимодействие живого и неживого вещества, биологический круговорот веществ и энергии.

7.2. Свойства и уровни организации живого

Основными свойствами живого являются:

1. Сходный химический состав (химический состав живого вещества представлен группой биогенных атомов – N, P, Ca, K и др.).

2. Обмен веществ и энергии. Обмен веществ – особый способ взаимодействия живых организмов со средой. Он требует постоянного притока некоторых веществ и энергии извне, а также выделения некоторых продуктов диссимиляции во внешнюю среду.

3. Размножение, обеспечивающее преемственность между поколениями организмов.

4. Наследственность – поток информации между поколениями.

5. Изменчивость – появление новых признаков в процессе репродукции.

6. Раздражимость – заключается в передаче информации от внешней среды к организму, благодаря чему осуществляются процессы саморегуляции и гомеостаз.

Основными уровнями организации живого являются:

1. Молекулярный. В основе процессов жизнедеятельности лежат процессы превращения веществ, в результате которых образуются сложные молекулы – полисахариды, липиды, белки и нуклеиновые

кислоты. Эти молекулы образуют сложные специфические комплексы, выполняющие все функции, свойственные живому, которые формируют молекулярный уровень организации живого. Однако любой такой комплекс сам по себе не является живым.

2. Клеточный. Клетка является минимальной единицей живого, способной к самостоятельному существованию либо в виде одноклеточных организмов, либо в виде культивируемых клеток многоклеточных организмов.

3. Тканевый. Данный уровень формируется при объединении клеток одного или нескольких типов, выполняющих общую функцию.

4. Организменный. Представлен сложными образованиями, выполняющими определенные функции и отделенными от других частей организма.

5. Популяционно-видовой. Популяции и виды – надорганизменные системы, объединяющие особей, имеющих сходное строение и дающих плодовитое потомство. Для популяции характерна также общность занимаемой территории, тогда как особи одного вида могут занимать разные территории, принадлежа разным популяциям. Вид представляет собой сумму популяций. На этом уровне осуществляются основные эволюционные процессы.

6. Биогеоценозный. Представляет собой результат взаимодействия популяций разных видов, проживающих на одной территории, и природных условий этой территории. Биогеоценозы – устойчивые исторически сложившиеся динамические сообщества. При этом они не являются полностью изолированными друг от друга.

7. Биосферный. На этом уровне происходят круговороты веществ и энергии. Биосфера, так же как и биогеоценозы, представляет собой динамическую, постоянно изменяющуюся систему.

7.3. Гипотезы происхождения жизни

Проблема происхождения жизни – одна из фундаментальных и наиболее сложных в современном естествознании. Ее решение имеет исключительное значение для разработки основ теоретической биологии, поиска жизни во Вселенной, изучения геологического прошлого Земли, а также разработки мировоззренческих и философско-методологических задач. Вопрос о возникновении живого интересовал человека с древних времен. Существует множество гипотез происхождения жизни. Например:

1. Креационизм (от лат. *creatio* – созидание) – религиозно-идеалистическое учение о божественном сотворении мира, живой и неживой природы. Религиозное учение о сотворении мира богом из ничего наиболее развито в иудаизме, христианстве, исламе.

Креационисты трактуют различные точки зрения на процесс сотворения мира: в разных религиозных учениях существуют разные его трактовки и нередко они противоречат друг другу. При этом акт божественного творения рассматривается как произошедший лишь однажды в прошлом. Следовательно, он недоступен для исследования. В связи с этим гипотезы креационизма невозможно ни доказать, ни опровергнуть с научной точки зрения.

2. Самопроизвольное зарождение (самозарождение) – жизнь возникла неоднократно из неживого вещества. Данная теория была наиболее распространена в Египте, Вавилоне, Древнем Китае и являлась альтернативной теорией креационизма.

В Древней Греции многие философы полагали, что живые организмы способны возникать из почвы, ила, воды, навоза, гниющего мяса и т. п. Данной теории придерживался Аристотель. Аристотель утверждал, что лягушки, насекомые и растения могут развиваться из сырой почвы, а дождевые черви – из ила, который накапливается на дне прудов: «Таковы факты – живое может возникнуть в результате не только спаривания животных, но и разложения почвы... Так же обстоит дело и у растений: некоторые развиваются из семян, а другие... самозарождаются под действием сил природы из разлагающейся земли».

Теорию самозарождения разделяли не все ученые. Споры продолжались долгое время. В середине XIX в. французский микробиолог Луи Пастер доказал, что в современных условиях жизнь может возникнуть только из предшествующей жизни. Таким образом, концепция самозарождения была окончательно опровергнута.

Итальянский врач Ф. Реди в 1688 г. опытным путем установил, что личинки мух не могут самозарождаться в гниющих мясе и рыбе.

3. Теория стационарного состояния – Земля никогда не возникала, а существовала вечно; она всегда была способна поддерживать жизнь, а если и изменялась, то незначительно. В соответствии с этим виды также никогда не возникали, они существовали всегда, и у каждого вида есть лишь две возможности – либо изменение численности, либо вымирание.

Гипотезу стационарного состояния иногда называют гипотезой этернизма (от лат. *eternus* – вечный). Гипотеза этернизма была выдвинута немецким ученым В. Прейером в 1880 г.

Сторонники теории стационарного состояния утверждают, что, только изучая ныне живущие виды и сравнивая их с ископаемыми останками, можно сделать вывод о вымирании и то не всегда. Используя палеонтологические данные для подтверждения теории стационарного состояния, ее сторонники интерпретируют появление ископаемых останков в экологическом аспекте, т. е. внезапное появление какого-либо ископаемого вида в определенном пласте они объясняют увеличением численности его популяции или его перемещением в места, благоприятные для сохранения останков.

Большая часть доводов в пользу этой теории связана с такими неясными аспектами эволюции, как значение разрывов в палеонтологической летописи, и она наиболее подробно разработана именно в этом направлении.

4. Панспермия (др.-греч. *πανσπερμία* – смесь всяких семян: от *πᾶν* (*pan*) – всё и *σπέρμα* (*sperma*) – семя) – гипотеза о возможности переноса живых организмов или их зародышей через космическое пространство (как с естественными объектами, такими как метеориты, астероиды или кометы, так и с космическими аппаратами).

Существуют три гипотезы панспермии:

1) литопанспермия, или межзвездная панспермия, – гипотеза о том, что камни, выброшенные с поверхности планеты в результате столкновения, служат транспортом для биологического материала от одной Солнечной системы к другой;

2) баллистическая, или межпланетная, панспермия – гипотеза о том, что камни, выброшенные с поверхности планеты в результате столкновения, служат транспортом для биологического материала от одной планеты к другой внутри одной и той же Солнечной системы;

3) направленная панспермия – намеренное распространение семян жизни на других планетах высокоразвитой внеземной цивилизацией или намеренное распространение семян жизни с Земли на других планетах людьми.

Панспермия никак не объясняет эволюцию и не пытается ответить на вопрос о том, как возникла жизнь во Вселенной. Эта гипотеза пытается разрешить тайны возникновения жизни на Земле и распространения ее во Вселенной.

5. Биохимическая теория – основывается на том, что жизнь на Земле возникла из неживой материи в результате процессов, подчиняющихся химическим и физическим законам. В настоящее время самозарождение живых организмов из неживой природы не представляется

возможным. Однако не исключена возможность того, что в условиях древней Земли жизнь могла возникнуть из химических соединений, которым предшествовал длительный этап химической эволюции.

6. Коацерватная гипотеза – сформулирована в 1924 г. русским биохимиком А. И. Опариным. Несколько позже, независимо от него, выдвинул данную теорию британский биолог Дж. Холдейн. Согласно гипотезе Опарина – Холдейна в процессе возникновения жизни на Земле можно выделить три основных этапа:

1) синтез низкомолекулярных органических соединений из неорганических веществ. В 1953 г. американские ученые С. Миллер и Г. Юри создали установку, в которой можно было смоделировать условия древней Земли (рис. 7.1).



Рис. 7.1. Схема установки опыта С. Миллера и Г. Юри

Первичный океан в этом аппарате представляла вода. Ее нагревали, и в «атмосферу», состоящую из метана, аммиака и водорода, поступали водяные пары. Через газовую смесь, циркулирующую в установке, пропускали электрические разряды (аналоги молний).

Эксперимент длился неделю. После этого был проведен химический анализ, который показал, что за время опыта в аппарате образовались различные аминокислоты, моносахариды, липиды, предше-

ственники нуклеотидов и некоторые другие органические вещества. Таким образом, возможность синтеза низкомолекулярных органических веществ из неорганических в условиях, близких к условиям древней Земли, была подтверждена экспериментально;

2) образование биополимеров. На этом этапе в первичном бульоне из низкомолекулярных органических веществ синтезировались соответствующие биополимеры – белки, нуклеиновые кислоты и полисахариды. Опарин полагал, что главная роль в возникновении первых живых организмов принадлежала белкам. В растворах белки способны образовывать высокомолекулярные комплексы, обособленные от окружающей их воды. Такие комплексы могут сливаться друг с другом, формируя сгустки – коацерваты.

Коацерваты обладали способностью поглощать из окружающего раствора различные вещества и за счет этого увеличиваться в размерах. Крупные коацерваты могли дробиться с образованием мелких сгустков (подобие размножения). Однако коацерваты были лишены биологических мембран и не имели генетического аппарата, поэтому их не принято считать первыми живыми организмами;

3) формирование первых живых организмов – протобионтов. К гидрофильным головкам липидов, покрывавших в виде пленки поверхность воды, способны притягиваться молекулы белков. При порывах ветра капли воды с содержащимися в них коацерватами могли отрываться от поверхности и снова падать в первичный бульон. Так, вероятно, образовались липидно-белковые мембраны, которые обладали избирательной проницаемостью и придавали коацерватам стабильность.

Дальнейшее объединение коацерватов с нуклеиновыми кислотами, по-видимому, и привело к формированию протобионтов – первых живых организмов, способных к саморегуляции и самовоспроизведению. Протобионты могли делиться (бесполое размножение) и избирательно поглощать из первичного бульона различные вещества, в том числе органические (гетеротрофное питание). Часть органических соединений они использовали в процессах пластического обмена (т. е. для роста), другие расщепляли в ходе энергетического обмена (анаэробное дыхание).

7.4. Происхождение и эволюция человека

1. Гипотеза творения. Человек сотворен всемогущим божеством по образу и подобию своему.

В Египте Бог Хнум вылепил первого человека на гончарном круге из глины, в Греции Зевс вылепил человека из глины, а богиня мудрости Афина вдохнула в него жизнь. Согласно библейскому сказанию, первый человек – Адам был сотворен из красной земли, а из его ребра была создана Ева и все человечество пошло от них.

Христианская церковь строго охраняла эту легенду, и за малейшие сомнения инквизиция приговаривала к тюремному заключению и даже сожжению на костре. Однако знакомство с анатомией человека убеждало ученых в сходстве строения его с животными (обезьянами).

2. Биологическая гипотеза. К. Линней, создавая первую классификацию органического мира, не отвергал божественного сотворения человека. Он писал: «О, сколь схожа на нас зверь гнусный обезьяна». Он поставил человека в группу приматов, где были обезьяны, полуобезьяны и летучие мыши.

Ж.-Б. Ламарк предположил, что человек произошел от обезьяноподобных предков, перешедших от лазанья по деревьям к хождению по земле, что привело к выпрямлению тела и изменению стопы. Групповой образ жизни способствовал развитию речи и возникновению языка.

Ч. Дарвин заключил, что человек не плод отдельного акта творения, а результат исторического развития животного мира. Доказал родство человека и человекообразных обезьян. Однако он не смог вскрыть ведущего фактора антропогенеза, а следовательно, и специфику становления человека, которая заключалась в его трудовой деятельности (по словам Энгельса).

3. Гипотеза вмешательства. В основе этой версии происхождения человека лежит деятельность посторонних цивилизаций. Люди являются потомками инопланетных созданий, которые высадились на Землю миллионы лет назад.

Существуют мнения о том, что люди появились в результате скрещивания инопланетян с прародителями, что всему виной генная инженерия высших форм разума, которые вывели *Homo sapiens* из колбы и собственных ДНК, а также о том, что люди произошли в результате ошибки опытов над животными.

7.5. Место человека в системе животного мира

Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорзальной полый нервной трубки, двухсторонней симметрии в строении тела свидетельствует о том, что человек относится к типу Хордовые.

Развитие позвоночного столба, наличие двух пар конечностей, развитие сердца на брюшной стороне тела – признаки подтипа Позвоночные.

Теплокровность, развитие млечных желез, наличие волос на поверхности тела говорит о принадлежности человека к классу Млекопитающие.

Развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту относит человека к подклассу Плацентарные.

Множество частных признаков говорит о принадлежности человека к отряду Приматы, подотряду Узконосые, семейству Гоминиды, роду Человек, виду человек разумный.

7.6. Антропогенез и его основные стадии.

Движущие силы антропогенеза

Антропогенез (от греч. *anthropos* – человек и *genesis* – происхождение, возникновение) – это процесс историко-эволюционного формирования физического типа человека, первоначального развития его трудовой деятельности, речи, а также общества. Этапы антропогенеза представлены в табл. 7.1.

Таблица 7.1. Этапы антропогенеза

Временные границы	Этапы антропогенеза	Характерные черты развития
1	2	3
40 тыс. лет назад	Стадия неолантропа. Вид человек разумный (<i>Homo Sapiens</i>)	Формирование облика современного человека. Возникновение общества. Одомашнивание растений и животных
200–500 тыс. лет назад	Стадия палеолантропа. Вид человек неандертальский (<i>Homo neanderthalensis</i>)	Объем головного мозга – 1200–1400 см ³ . Высокая культура изготовления орудий труда. Совершенствование речи и племенных отношений
1–1,3 млн. лет назад	Стадия архантропа (питекантроп – о. Ява; синантроп – Китай). Вид человек прямоходящий (<i>Homo erectus</i>)	Объем мозга – 800–1200 см ³ . Формирование речи. Овладение огнем

1	2	3
2–2,5 млн. лет назад	Стадия атлантропа – Африка (гейдельбергский человек – Европа). Вид человек умелый (<i>Homo habilis</i>)	Переходная стадия к формированию типа современного человека. Объем мозга – 500–800 см ³ . Изготовление первых орудий труда (галечная культура)
9 млн. лет назад	Стадия протантропа. Австралопитеки – предшественники людей.	Переходная форма от обезьяны к человеку. Прямоходящие. Использование примитивных орудий (палки, камни, кости). Дальнейшее развитие стадности

К движущим силам антропогенеза относят:

1. Биологические факторы: естественный отбор (борьба за питание, с внешними факторами среды, с болезнями, за территорию, за партнера, за лидерство и др.), дрейф генов, изоляция, наследственная изменчивость (мутационный процесс).

2. Социальные факторы: общественная жизнь, сознание, речь, трудовая деятельность.

7.7. Доказательство происхождения человека от животных

1. Генетические факторы: сходное число хромосом (рис. 7.2).

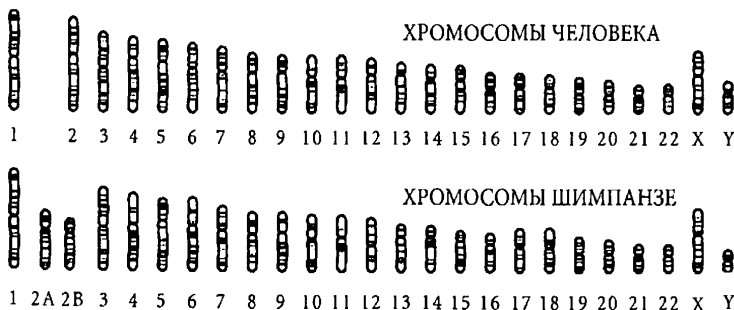


Рис. 7.2. Наборы хромосом человека и шимпанзе

Рассмотрев кариотипы человека и шимпанзе, следует обратить внимание на их сходство по количеству и размеру и на важное отличие: человеческая хромосома 2 выглядит как результат склеивания

«головка к головке» двух среднего размера хромосом шимпанзе (отмеченных как 2А и 2В).

2. Анатомические сходства: сходство в строении скелета (рис. 7.3), сходство в строении и расположении органов, сходство в строении зубов (рис. 7.4), наличие ногтей, общие болезни.



Рис. 7.3. Сходство в строении скелета

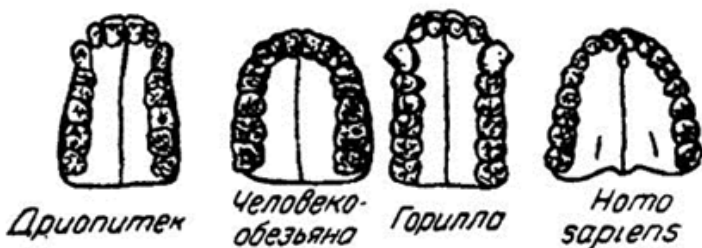


Рис. 7.4. Сходство в строении зубов

3. Биохимические факторы: близкий состав крови, сходный аминокислотный состав.

4. Функционирование нервной системы, которое проявляется в способности переживать сходные эмоции, способности к обучению, накоплению жизненного опыта, в сложных формах заботы о потомстве.

5. Эмбриологические и палеонтологические сходства (рис. 7.5).

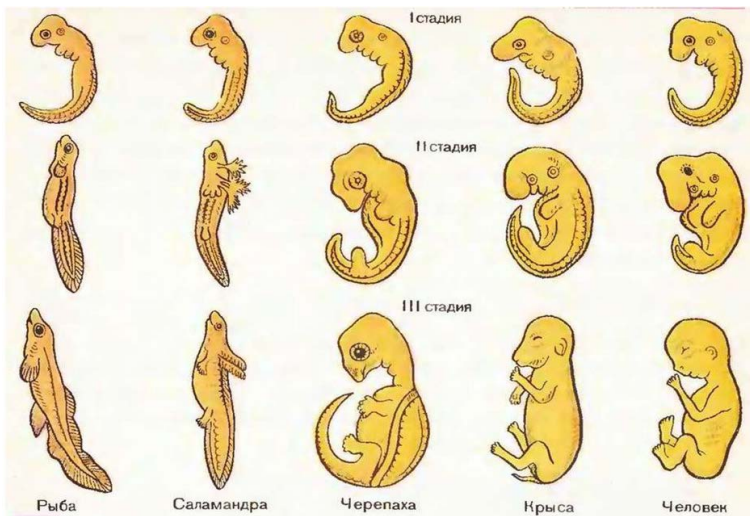


Рис. 7.5. Эмбриологические сходства

Отличия человека от животного:

1. Мозг человека втрое больше мозга гориллы.
2. Мозговой череп больше лицевого.
3. Подковообразная нижняя челюсть.
4. Четыре изгиба позвоночника.
5. Череп «насажен» сверху, а не спереди.
6. Мощная мускулатура нижних конечностей.
7. Мощный скелет таза и нижних конечностей.
8. Ноги длиннее рук.
9. Сводчатая стопа.
10. Рука более подвижна.

7.8. Проблемы антропогенеза

Современная наука до сих пор не в состоянии решить проблемы происхождения человека и ответить на множество вопросов, таких, как:

1. Какие причины способствовали утрате людьми шерстного покрова (в тропиках по ночам холодно и все обезьяны сохраняют шерсть)?
2. Почему на голове человека имеются волосы?

3. Почему выступают вперед подбородок и нос, к тому же нос с повернутыми почему-то вниз ноздрями?

4. Каковы функциональные причины различий между зубами человека и других приматов (всеядные)?

5. Чем объясняется генетически невероятная быстрота (как обычно полагают, за 4–5 тысячелетий) превращения питекантропа в современного человека (*Homo sapiens*) и др.

8. СЕЛЕКЦИЯ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

8.1. Значение селекции в управлении эволюционным процессом

Воздействие человеческой культуры и труда на животный и растительный мир определяется косвенным влиянием на эволюционный процесс. Человек направленно изменяет ландшафты и биотопы, и уже вторично, во вновь создаваемых экологических условиях, стихийно возникают новые направления отбора и геномных перестроек.

Направленное воздействие человека на эволюционный процесс – это плановое создание новых форм животных и растений с применением специальных методов селекции, позволяющих изменять направление эволюционного развития живых форм.

Управление эволюционным процессом – это использование человеком факторов эволюции – изменчивости, наследственности и отбора (искусственного и естественного) для плановой и хозяйственно направленной трансформации живых форм и живой природы в целом в соответствии с очередными потребностями общества.

Управление эволюционным процессом – задача, решаемая с учетом того факта, что эволюционные преобразования всегда вытекают из взаимоотношений между онтогенетическими и филогенетическими процессами.

Глубокое изучение процессов эволюции, происходящих в природе, открывает действенный путь к управлению ими.

8.2. Работы Н. И. Вавилова, И. В. Мичурина, Л. Бёрбанка и других исследователей по использованию закономерностей эволюции

В своей известной работе «Селекция как наука» выдающийся генетик и селекционер Н. И. Вавилов характеризует соотношение селекции

и эволюционного учения следующими словами: «По существу, селекция является развитием эволюционного учения. В эволюционный процесс она вносит экспериментальное начало. Селекционный сорт есть результат вмешательства человека в природу растения. Отсюда вырастает значимость селекции как одного из звеньев учения об эволюции, регулируемой человеком. Если Дарвин построил теорию эволюции и теорию естественного отбора в значительной мере на данных селекции как искусства, то тем более значимой должна быть селекция как научная дисциплина для освещения эволюционного процесса. Ведя практическую селекционную работу, селекционер-исследователь не может отойти от проблемы эволюции. Мы не сомневаемся в том, что развитие селекции как науки приблизит исследователя к управлению организмом, даст в руки селекционера могучее средство менять по его воле наследственную конституцию организмов».

Вавиловым, возглавлявшим в течение многих лет Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), в 20–30-е гг. с большим коллективом сотрудников были предприняты многочисленные экспедиции в самые разные страны земного шара с целью сбора материалов по видовому и сортовому разнообразию культурных растений. Результаты работы:

1. Собрана уникальная мировая коллекция растений, сосредоточенная в ВИРе.

2. Открыты мировые очаги (центры происхождения) важнейших культурных растений:

- **Южноазиатский тропический центр** (около 33 % от общего числа видов культурных растений);

- **Восточноазиатский центр** (20 % культурных растений);

- **Юго-Западноазиатский центр** (14 % культурных растений);

- **Средиземноморский центр** (примерно 11 % видов культурных растений);

- **Эфиопский центр** (около 4 % культурных растений);

- **Центральноамериканский центр** (примерно 10 %);

- **Андийский (Южноамериканский) центр** (около 8 %).

3. Открыт закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Широкую известность имеют работы И. В. Мичурина, которым за шестидесятилетний период деятельности было выведено около 300 разных форм преимущественно плодовых деревьев, а также и других культур (ягодные культуры, некоторые декоративные растения и т. п.). Методы работы Мичурина представляют собой систему актив-

ного и целенаправленного изменения природы культурного растения. Эти методы сложились далеко не сразу, а постепенно создавались и совершенствовались на разных этапах творческой деятельности замечательного ученого и селекционера. Работы Мичурина представляют интерес для селекции, генетики и эволюционного учения. Им разработаны методы преодоления нескрещиваемости разных видов растений и бесплодия полученных отдаленных гибридов.

Л. Бёрбанк придерживался эволюционизма, выступал в оппозиции к антидарвинистам во время «обезьяньего процесса» в США и признавал наследование приобретенных признаков по Ж.-Б. Ламарку. Описал 1250 наиболее выдающихся новых растений, вывел более чем 800 новых сортов и разновидностей растений, включая 113 разновидностей сливы, 20 из которых имели коммерческую ценность, 10 коммерческих разновидностей ягодных культур и более чем 50 разновидностей лилий.

8.3. Основные принципы и правила селекции растений

В задачи селекции входят выведение новых и улучшение существующих сортов культурных растений и пород домашних животных и штаммов микроорганизмов. Сорт и порода – не биологические, а хозяйственные категории. Они характеризуются определенными, относительно устойчивыми хозяйственными показателями, сочетающимися с комплексом морфофизиологических признаков, фенотипически проявляющихся в определенных условиях среды.

К принципам селекции растений относят (П. И. Кубарев):

1. Принцип селектируемости всех свойств и признаков растений. Селекция может вестись на любые свойства и признаки растений (морфологические, биохимические, физиологические, онтогенетические, устойчивость к неблагоприятным условиям, глубину покоя, темпы вегетации, соотношения органов, их окраску, вкус, прочность оболочек и т. д.).

2. Принцип онтогенетической селекции. Селекция может вестись на любом этапе жизненного цикла (гаметном, зиготном, эбриональном уровнях, семенах, проростках, растущих и созревающих растениях, популяциях).

3. Принцип целостности селекции. Все признаки и свойства растений, интересующие селекционера, могут быть выявлены на морфологическом, физиологическом, генетическом, биохимическом, экологическом уровнях и т. д.

4. Принцип полноты оценки сорта. Новый сорт должен превосходить стандарт по урожайности с единицы площади, в единицу времени и на единицу ресурсов, а также по ценности используемой части растений.

5. Принцип лимитов при селекции. Селекция должна вестись прежде всего с учетом лимитирующих факторов условий среды, так как они определяют уровень приспособленности и надежности сорта.

6. Принцип количественной природы сорта. Сорт в биологическом, хозяйственном, технологическом, приспособительном и т. д. отношениях есть явление количественное. Сорта одной культуры отличаются друг от друга только по количественным параметрам, морфологическим, урожайным, пищевым.

7. Принцип используемой части растений при их селекции. Главная цель селекции – увеличение урожая используемой части растений.

8. Принцип идеального сорта. Идеальным свойством нового сорта следовало бы считать его способность превосходить стандарт при всех уровнях его урожайности (от минимального до максимального) в зоне испытания.

9. Принцип однородности эволюционных и селекционных изменений. В процессе эволюции и селекции растения изменяются. При этом характер изменений в целом совпадает.

10. Принцип популятивности сорта. Каждый сорт представляет собой популяцию биотипов. В пределах сорта разные биотипы могут находиться друг с другом в синергетических, антагонистических и нейтральных отношениях.

Правила селекции:

- 1) правило местного родителя – одно из самых старых правил;
- 2) правило родителей – также одно из самых старых;
- 3) правило гетерозиса;
- 4) правило гибридного родителя;
- 5) правило отбора гибридных комбинаций – отбор лучших комбинаций, из которых затем выделяются лучшие растения;
- 6) правило ранней константности гибридов или правило Лукьяненко;
- 7) правило места ведения селекции – условия, в которых ведется селекция, влияют на ее результативность.

8.4. Роль естественного отбора в создании новых форм культурных растений. Взаимоотношения между естественным и искусственным отбором

Хорошо известно, что результаты естественного отбора в природе резко отличаются от результатов искусственного отбора, применяемого селекционерами.

В процессе естественного отбора сохраняются и накапливаются только те изменения, которые полезны для обладающих ими организмов. Искусственный отбор сохраняет и накапливает изменения, полезные человеку, а не самому изменяющемуся организму; создаются сорта или породы, обладающие свойствами, нужными человеку, но нередко не только бесполезными, но и вредными для измененного организма в естественных условиях.

Дарвин неоднократно подчеркивал, что естественный отбор часто препятствует человеку в его деятельности.

Например, в работе по использованию антибиотиков с лечебными целями человек сталкивается с так называемым привыканием к антибиотикам. В первые дни примененный антибиотик действует на больного как очень сильное бактерицидное средство, но уже после нескольких недель действие лекарственного вещества резко ослабевает и организм перестает на него реагировать.

В течение долгого времени причины этого явления казались непонятными. Однако систематическое исследование патогенных микробов, взятых из организма больных, подвергавшихся действию антибиотиков, показало, что антибиотик, создавая в организме человека неблагоприятную среду для развития микробов, приводит к интенсивному естественному отбору среди патогенных микробов, в результате которого выживают формы, наиболее устойчивые против данного антибиотика.

В данном случае естественный отбор микроорганизмов действует в направлении, противоположном целям человека.

Естественный отбор может иметь весьма существенное и положительное значение не только в естественных условиях, но и в создании новых культурных форм. Фактор естественного отбора практически не может быть устранен из системы факторов пороодно- и сортообразования, так как любой сорт и любая порода должны обладать также приспособленностью к определенным экологическим условиям. Поэтому проблемы соотношений между культурной живой формой и средой не могут выпасть из поля зрения растениевода и зоотехника.

Приспособления культурных форм к климатическим особенностям вырабатывались естественным отбором, и человек заинтересован в их закреплении в процессе селекции. Уже бессознательный отбор был основан на тех свойствах растений и животных, которые были ими приобретены в процессе естественного отбора. При подборе исходного материала для селекции человек широко использует признаки и свойства животных и растений, сложившиеся под действием естественного отбора. Скрещивания культурных форм с дикими, применяемые человеком, имеют обычно своей целью использование засухоустойчивости, выносливости к холоду, иммунитета против заболеваний, являющихся результатом естественного отбора. Естественный отбор не только поставил человеку формы, адаптированные к местным условиям. Многие из признаков, возникших в естественных условиях, оказывались хозяйственно ценными. Поэтому человек методом искусственного отбора старается элиминировать одни признаки и закрепить другие, чтобы получить необходимое сочетание хозяйственно ценных свойств и адаптированности к условиям развития.

Но обязательной целью при создании новой культурной формы должна являться ее «жизненность», «прилаженность» к конкретным экологическим условиям.

8.5. Законы природы в приложении к селекции и агрономии

Селекционная эволюция разветвляется на сохраняющемся в основных чертах каркасе организации форм жизни. Новый сорт тем и хорош, что в нем старое не отброшено, а преобразовано с включением добавочных свойств и особенностей.

Для успешного ведения селекции российский селекционер Н. В. Тупицын с эволюционных позиций сформулировал законы природы в приложении к селекции и агрономии. Законы увязаны с селекционной теорией и практикой и содержат следующее:

1. Генетическое разнообразие биосистем всех уровней организации – главное условие прогрессивной эволюции.

Исходя из этого закона, селекция растений должна быть ориентирована на создание гетерогенных и узкоадаптивных сортов с целью увеличения их численности и разнообразия культур в регионах. Огромная микроэкологическая пестрота территорий должна быть охвачена соответствующим числом сортов.

2. Количество биосистем, которые могут находиться на единице площади, в единице объема, находится в обратной зависимости от их индивидуальной массы.

С действием этого закона селекционеры сталкиваются, когда подбирают родительские формы для скрещивания по степени выраженности элементов структуры урожайности. Допустим, формы с крупным зерном скрещиваются с формами, обладающими большим числом зерен в колосе, или формы с большей кустистостью скрещиваются с формами, обладающими крупным колосом. И в первом, и во втором случаях селекционер не получит желаемой комбинации признаков (много крупного зерна, много стеблей с крупными колосьями).

3. Все частные характеристики биосистем подчинены общему продолжению рода. Ведя селекцию на частные признаки (устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам), селекционер должен осознавать, насколько это оправдано с точки зрения влияния на урожайность. При этом вполне могут быть созданы сорта с меньшей устойчивостью к болезням, но с более высокой реальной урожайностью.

4. Напряженность конкурентных отношений между признаками и свойствами биосистем за питательные ресурсы находится в обратной зависимости от обеспечения этими ресурсами.

Из закона следует, что, например, если отбирать генотипы с ослабленными конкурентными отношениями между потребителями за продукты фотосинтеза, то тем самым будут отбираться формы с более эффективным фотосинтетическим аппаратом, а следовательно, и с более высоким продукционным потенциалом.

Установлено, что у яровой пшеницы следует отбирать колосья, ориентируясь на верхний колосок (одно крупное зерно или два и более), а у озимых – на нижний колосок (в нем должно быть зерно). Для других же культур вопрос остается открытым. Но нам представляется, что, по-видимому, у подсолнечника необходимо обращать внимание на середину корзинки, у кукурузы – на верхнюю часть початка, у проса – на нижнюю часть метелки, у смородины – на кончик кисти и т. д.

5. Реальная продуктивность биосистем лимитирована всегда и только одним фактором.

С позиции этого закона необходимо определить лимитирующий фактор и устранить его, например, в земледелии агротехническим и (или) селекционным путем. Рост урожайности в этом случае обеспечен, но до определенного уровня. На новом уровне урожайность снова будет лимитирована, возможно, этим же или каким-то иным фактором, и т. д.

Главное здесь – точно определить самое слабое звено, которое сдерживает увеличение урожайности, и укрепить именно его, в противном случае произойдет нерациональный расход удобрений, поливной воды, материальных и финансовых ресурсов на селекционную работу.

6. Для каждой биосистемы в силу уникальности комбинации генов характерен и уникальный оптимум условий жизни.

Действие этого закона следует как можно полнее учитывать в разработке приемов сортовой агротехники. Причем поиск приемов, оптимизирующих условия выращивания растений, должен вестись непрерывно в силу динамичности природных условий, материальных, научно-технических возможностей, выведения все новых и новых сортов и гибридов.

Исходя из данного закона, следует серьезно относиться к выбору участков, полей, где проводится опытная работа, селекция и сортоиспытание. Эти участки и поля должны быть типичны для зоны по максимальному числу показателей. К сожалению, таким требованиям отвечают далеко не все опытные поля. В силу этого выводимые сорта часто не оправдывают надежд как ученых, так и производителей.

7. Степень устойчивости биосистем к абиотическим стрессам находится в обратной зависимости от их продукционного потенциала.

Энергетические затраты на адаптивные реакции организма пропорциональны силе стресса, из чего следует, что чем сильнее будут выражены адаптивные реакции, тем большее количество энергетических ресурсов будет тратиться на их поддержание и реализацию, а, следовательно, у организма меньше останется возможностей на развитие продукционных процессов, и наоборот.

9. РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

9.1. Современные дискуссии в эволюционном учении

Развитие любой науки определяет постановку новых проблем даже, казалось бы, законченной научной теорией. Эволюционная теория – не исключение из этого правила. Эволюционное учение постоянно обращается к не решенным прежде или вновь возникающим проблемам. К некоторым из них можно отнести следующие:

1. Нейтрализм.

В связи с успехами молекулярной биологии в анализе генетического кода возникла концепция так называемой недарвиновской эволю-

ции. Эта концепция основана на предположении о селективной нейтральности многих мутаций. В свою очередь, предположение о нейтральности мутаций опирается на факты вырожденности генетического кода: не один, а несколько (до шести) нуклеотидных триплетов могут кодировать синтез ряда аминокислот.

Общая концепция молекулярной эволюции сформулирована в виде следующих эмпирических правил (М. Кимура):

- 1) скорость эволюции любого белка (в полингах) постоянна и одинакова в разных филогенетических ветвях;
- 2) функционально менее важные молекулы или их части эволюционируют быстрее важных;
- 3) мутационные замены аминокислот с меньшими нарушениями структуры и функции белков являются наиболее обычными;
- 4) функционально новый ген появляется в результате дупликации;
- 5) случайная фиксация нейтральных (или очень слабо вредных) мутаций в ходе эволюции происходит чаще благоприятных мутаций.

Как видно, концепция нейтрализма не отказывается полностью от приспособительного характера эволюции и на молекулярном уровне. В последние годы идеи нейтрализма часто рассматриваются в свете гипотезы молекулярного дрейфа – влияния на эволюционный процесс выпадающей из-под действия естественного отбора так называемой эгоистичной ДНК, которая состоит из некодирующих последовательностей нуклеотидных пар и поэтому не должна влиять на фенотип особи. К некодирующим относятся мобильные генетические элементы (мобильные диспергированные гены). У эукариот они могут составлять до 20 % генома. К таким генам относят сателлитную ДНК, которая может составлять до половины всей ДНК хромосом. Сателлитная ДНК играет существенную роль в митозе и мейозе, и ее определение как эгоистичной неоправданно. То же относится и к ДНК теломер, находящихся на концах хромосом, и к спейсерам (отрезкам ДНК, разделяющим гены), и к интронам (некодирующим участкам внутри гена). Все эти структуры ДНК оказывают то или иное влияние на проявление генов и доступны для естественного отбора.

Представление о селективной нейтральности каких-то участков генетического кода не выдержало проверки: все сначала считавшиеся нейтральными изменения генетического материала в ходе детального исследования оказывались связанными с особенностями фенотипа, т. е. доступными для естественного отбора. Таким образом, молекулярный дрейф не является самостоятельным эволюционным фактором,

а лишь увеличивает частоту мутаций, поставляя тем самым материал для естественного отбора.

2. Направленность и ограниченность эволюционного процесса.

Естественный отбор может действовать по любому признаку или свойству, изменяя любой наследственный признак в череде поколений. Однако было бы неверным на основании этого делать вывод о безграничности возможностей эволюции конкретной группы.

В проблеме направленности имеется два основных аспекта:

- 1) проблема направленной эволюции;
- 2) проблема реально существующих ограничений в эволюции того или иного филума.

В конце XIX в. Т. Эймер выдвинул концепцию ортогенеза (прямолинейное развитие). Согласно этой концепции эволюция осуществляется не на основе отбора случайно возникающих наследственных уклонений, как предполагал Ч. Дарвин, а на основе реализации неких внутренних законов. Такая эволюция (номогенез) была противопоставлена дарвиновской эволюции как эволюции на основе случайности (тихогенез).

Сейчас можно сказать, что подобное противопоставление оказалось неточным уже потому, что статистическая природа многих явлений жизни (в том числе и эволюционных закономерностей) определяет важную роль случайности и не исключает, а предполагает проявление необходимости.

3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция.

Принцип монофилии – происхождения групп от одной предковой формы – основа классической филогенетической систематики. Однако в современной трактовке принципа монофилии произошли изменения. В настоящее время это положение полностью подтверждено развитием учения о микроэволюции: ясно, что элементарная эволюционная единица не особь, а отдельная популяция, поэтому выражение «происхождение от единого предка» нельзя понимать буквально, в смысле «происхождение от единой особи». Монофилетической надо считать группу, происходящую от одной группы того же таксономического ранга. Например, семейство современных ластоногих (ушастые и настоящие тюлени) произошло от групп видов, принадлежащих, видимо, даже к разным семействам отряда хищных. Однако это не дает основания для признания современного отряда ластоногих полифилетической группой: весь отряд ластоногих произошел от одного отряда хищных.

Однако проблема монофилии не исчерпывается признанием концепции широкой монофилии (происхождения одного таксона от другого такого же систематического ранга). Многие виды ириса, табака, полыни, костра, мятлика и других растений имеют гибридогенное происхождение. Это означает, что на микроэволюционном уровне полифилия возможна. Возможность возникновения нового рода посредством гибридизации, т. е. полифилетически, доказана экспериментально. Сейчас известен ряд природных межродовых гибридогенных форм. Среди них рябинокизильник (*Sorbo cotoneaster*), распространенный на юге Якутии, ячменно-клинелимусовый гибрид (*Hordeum* × *Clinelymus*), распространенный на Памире, гибрид алычи и абрикоса – в Молдове.

Итак, существующие генетические механизмы (аллополиплоидия, партеногенез) позволяют в определенных случаях прорвать барьер внешней стерильности, характерный для видовых форм в природе – это и ведет к полифилетическому возникновению видов. В этих случаях так называемое сетчатое родство, которым связаны все популяции внутри вида, обменивающиеся генетической информацией, оказывается частично характерным и для групп видового ранга. В последние десятилетия анализ происхождения каждой крупной филогенетической группы превращает ее из древа в куст. Переход в другую адаптивную зону может затрагивать одновременно не один, а многие виды, принадлежащие к разным семействам и отрядам исходного класса. Такой параллельный выход нескольких видов в новую зону и образование там новой крупной систематической группы называется парафилией. Парафилетическое происхождение предполагается не только для млекопитающих, но и для голосеменных и покрытосеменных. Впрочем, как обращает внимание Н. Н. Воронцов, в основе парафилии все же лежит дивергенция: сама возможность гомологичного мутирования определяется общностью происхождения.

При обсуждении проблемы полифилии приходится вспомнить и гипотезу о симбиогенном происхождении основных групп современных организмов путем последовательного объединения аэробных бактерий и микоплазм. Это позволяет говорить о полифилетическом происхождении типов и царств живой природы.

Итак, разнообразие эволюционных путей живой природы оказывается большим, чем это предполагалось в 50-е гг. XX в.: в некоторых специальных случаях в процессе эволюции могли на разных уровнях вторично возникать полифилетические таксоны.

4. Проблема вида.

Современные генетико-эволюционные определения вида (и популяции) относятся обычно к перекрестноразмножающимся организмам. Генетическое единство как главный критерий неприменимо в полной мере к популяциям агамных, облигатно-партеногенетических и самооплодотворяющихся видов. Однако и у таких организмов вид как качественный этап эволюционного процесса должен реально существовать. Формулировка понятия вида (и популяции) у таких форм, видимо, должна быть основана на общности исходного генетического материала и на точном учете места, занимаемого данной формой в биогеоценозе или целой системе биогеоценозов.

До конца не решена проблема вида в палеонтологии. В палеонтологическом материале исследователь имеет дело обычно с рассмотрением филогенетического ствола – всегда по вертикали, по временной оси. Участок филогенетического ствола, эквивалентный виду в неонтологии, в палеонтологии правильнее называть не видом, а фратрией, так как палеонтологические «виды» не вполне эквивалентны видам современным.

Проблема содержания вида встает и при сопоставлении видов из разных групп. У растений и некоторых беспозвоночных часты случаи видообразования, связанные с хромосомными перестройками (например, полиплоидией) бок о бок обитающих исходных форм. Виды, возникающие при географическом видообразовании, обнаруживают больше различий, чем на путях симпатрического видообразования.

С видообразованием связан и другой интересный феномен – существование групп тесно связанных видов одного рода с как бы размытыми границами в некоторых участках совместного их обитания. Описывается все большее число примеров, когда виды, хорошо различающиеся на большей части ареала, становятся плохо различимыми в каких-то узких (более или менее) гибридных зонах, возникают как бы цепи форм. Похоже, что подобные ситуации встречаются в природе чаще, чем это предполагалось еще недавно, и они заслуживают пристального внимания.

5. Эволюция эволюционных механизмов.

Историческому изменению подвергались не только группы и сообщества особей, но и сам эволюционный механизм. Например, возникновение полового размножения.

Более или менее изучен вопрос о возникновении и роли естественного отбора в эволюции жизни. Предполагается, что отбор существовал до возникновения жизни как таковой, еще на предбиологических этапах развития органического мира.

Эволюционные механизмы могут быть связаны с вопросом о специфике взаимодействия микроэволюционных факторов в разных группах органического мира (паразитизм, полиплоидия, межвидовая гибридизация). Однако с появлением новых крупных групп механизмы эволюции могут трансформироваться.

6. Соотношение микро- и макроэволюции.

Существуют представления, согласно которым процессы и закономерности макроэволюции якобы необъяснимы исходя из учения о микроэволюции. Предполагают, что возникновение родов, семейств и т. д. происходит на основе принципиально других факторов и закономерностей, не проявляющихся на популяционно-видовом уровне.

Однако при современном уровне знаний нет оснований говорить о возможности выделения такого уровня, потому что все макроэволюционные феномены в конце концов состоят из микроэволюционных явлений и событий. Все, что возникает на макроэволюционном уровне, связано прежде всего с преобразованием популяций и вида и ведет к формированию приспособлений.

Разделение макро- и микроэволюции вызвано не соображениями их принципиального различия, а желанием более подробно рассмотреть эволюционные явления разного масштаба.

7. Современный сальтационизм.

Сальтационизм – внезапное образование новых видов, вне действия отбора, путем крупных скачков.

В последнее время идея о скачкообразном характере возникновения видов вновь находит сторонников, как среди генетиков, так и со стороны палеонтологов.

В результате возникновения одиночной мутации организм должен был пройти все обычные стадии микроэволюции:

- должна была возникнуть не одна, а хотя бы небольшая, но группа измененных особей;
- должна была возникнуть генетическая изоляция такой группы от исходной формы;
- данная группа должна была пройти «шлифовку» естественным отбором на протяжении многих поколений, прежде чем образовать собственную экологическую нишу и стать видом.

Убыстрение эволюции, несомненно, происходящее после приобретения каких-то принципиальных приспособлений (например, ароморфозы) и обеспечивающее выход группы в новую адаптивную зону, в эволюционном масштабе может внешне выглядеть как скачок, сальтация, не являясь таковым на самом деле.

Второй вариант современного сальтационизма – гипотеза прерывистого равновесия или пунктуализма. Суть данной гипотезы заключается в следующем: эволюция идет только скачками, в промежутки между которыми наблюдается длительный застой – стазис.

Сальтационные изменения и их эволюционная фиксация характерны для животных: перенос периферических сосудов или нервов с одного ствола на другой (например, перенос сонных артерий у птиц на правую дугу аорты, а у млекопитающих – на левую), уменьшение или увеличение числа шейных или туловищных позвонков и т. д. Однако возможность возникновения признаков, видов и даже других таксономических единиц на основе каких-то резких уклонений не дает оснований для принятия гипотез пунктуализма и тем более сальтационизма. Существует ряд и других проблем в эволюционной теории.

9.2. Эволюция и биосфера

Оболочку Земли, образованную совокупностью живых организмов, назвали биосферой (биологическая концепция биосферы). Термин «биосфера» введен австрийским геологом Э. Зюссом в 1875 г. В указанном смысле названный термин используют ряд исследователей и в настоящее время.

В. И. Вернадский развил направление и разработал учение о биосфере как глобальной системе нашей планеты:

1) определил, что основной ход геохимических и энергетических превращений определяется живым веществом;

2) распространил понятие биосферы не только на сами организмы, но и на среду их обитания (биогеохимическая концепция биосферы). Большинство явлений, меняющих в масштабе геологического времени облик Земли, рассматривали ранее как чисто физические, химические или физико-химические (размыв, растворение, осаждение, выветривание пород и т. д.);

3) создал учение о геологической роли живых организмов и показал, что деятельность последних представляет собой важнейший фактор преобразования минеральных оболочек планеты;

4) обосновал понятие о ноосфере – социально-экономическая концепция биосферы, которая отражает ее превращение на современном этапе эволюции вследствие деятельности человека. Учитывая системный принцип организации биосферы, а также то, что в основе ее функционирования лежат круговороты веществ и энергии, современной

наукой сформулированы биохимическая, термодинамическая, биогеоценотическая, кибернетическая концепции биосферы.

Биосфера – сложная многокомпонентная система, включающая всю живую и неживую природу. Она охватывает часть атмосферы, гидросферу и верхнюю часть литосферы, взаимосвязанные биогеохимическими циклами миграции веществ и энергии.

Состав биосферы (В. И. Вернадский):

1. Живое вещество – живые организмы, населяющие планету Земля.
2. Косное вещество – неживые тела, образующиеся в результате процессов, не связанных с деятельностью живых организмов (породы магматического и метаморфического происхождения, некоторые осадочные породы).

3. Биогенное вещество – неживые тела, образующиеся в результате жизнедеятельности живых организмов (некоторые осадочные породы: известняки, мел и др., а также нефть, газ, каменный уголь, кислород атмосферы и др.).

4. Биокосное вещество – биокосные тела, представляющие собой результат совместной деятельности живых организмов и геологических процессов (почвы, илы, кора выветривания и др.).

5. Радиоактивное вещество – атомы радиоактивных элементов (например, уран (^{238}U , ^{235}U), торий (^{232}Th), радий (^{226}Ra) и радон (^{222}Rn , ^{220}Rn), калий (^{40}K), рубидий (^{87}Rb), кальций (Ca), цирконий (^{96}Zr), тритий (^3H), бериллий (^7Be , ^{10}Be) и углерод (^{14}C) и др.

6. Рассеянные атомы – отдельные атомы элементов, встречающиеся в природе в рассеянном состоянии (в таком состоянии часто существуют атомы микро- и ультрамикроэлементов: Mn, Co, Zn, Cu, Au, Hg и др.).

7. Вещество космического происхождения – вещество, поступающее на поверхность Земли из космоса (метеориты, космическая пыль).

Свойства:

- 1) целостность и дискретность;
- 2) централизованность;
- 3) устойчивость и саморегуляция;
- 4) ритмичность;
- 5) горизонтальная зональность и высотная поясность;
- 6) большое разнообразие;
- 7) круговорот веществ.

Возникновение и существование всех экологических систем в биосфере обусловлено эволюцией. Самоподдерживающиеся динамиче-

ские системы эволюционируют в сторону усложнения организации и возникновения системной иерархии. Первопричиной, источником движущей силы последовательных качественных изменений экологических систем служит поток энергии через систему и отбор наиболее эффективных преобразователей энергии, вещества и информации.

Эволюция биосферы состоит из добиотической фазы, в ходе которой химическая эволюция подготовила возникновение жизни, и собственно биотической эволюции.

Добиотическая эволюция.

1. Образование планеты (около 4,5 млрд. лет назад). Первичная атмосфера имела высокую температуру и содержала водород, азот, пары воды, метан, аммиак, инертные газы и другие простые соединения.

2. Возникновение абиотического круговорота веществ в атмосфере за счет ее постепенного остывания и энергии солнечного излучения. Появляется жидкая вода, формируются гидросфера, круговорот воды, водная миграция элементов и многофазные химические реакции в растворах. Происходит отбор и рост молекул.

3. Образование органических соединений в процессах конденсации и полимеризации простых соединений С, Н, О, N за счет энергии ультрафиолетового излучения Солнца, радиоактивности, электрических разрядов и других энергетических импульсов. Аккумуляция лучистой энергии в органических веществах.

4. Возникновение круговорота органических соединений углерода. Дальнейшее усложнение органических веществ и появление устойчивых комплексов макромолекул; возникновение молекулярных систем самовоспроизведения.

Биотическая эволюция.

Возникновение жизни (около 3,5 млрд. лет назад). Структуризация белков и нуклеиновых кислот с участием биомембран приводит к появлению вирусоподобных тел и первичных клеток, способных к делению. Возникает биотический круговорот, и формируются функции живого вещества.

5. Развитие анаэробных организмов, которые получали энергию путем брожения. Так как брожение представляет собой относительно малопродуктивный способ энергообеспечения, примитивная жизнь не могла эволюционировать далее одноклеточной формы организации. Питание таких примитивных организмов зависело от опускавшихся на дно водоемов органических веществ, синтезируемых в поверхностных слоях воды абиогенным способом.

Недостаток органических веществ создал давление отбора, приведшее к возникновению фотосинтеза.

6. Развитие фотосинтеза и обусловленное им изменение состава среды: увеличение количества кислорода. Ускоряется биогенная миграция элементов.

7. Дальнейшее усложнение биогеохимического круговорота, связанное с появлением многоклеточных организмов, наземных растений и животных. Возникают сложные экологические системы, содержащие все уровни трофической организации. Достигается высокая степень замкнутости биогеохимического круговорота.

8. Увеличение биотического разнообразия и усложнение строения и функциональной организации живых существ и биосферы в целом. Организмами заняты все экологические ниши на планете.

9. Появление человека – лидера эволюции. Возникновение и развитие человеческого общества, вовлечение в техногенез непропорционально больших потоков вещества и энергии нарушают замкнутость биогеохимических круговоротов, вызывают антропогенные экологические кризисы и становятся негативными факторами эволюции биосферы.

9.3. Роль эволюционного учения для формирования научного мировоззрения

Знание закономерностей эволюционного развития живой природы важно по двум причинам. Во-первых, только эволюционный подход дает возможность достаточно глубоко понять, обобщить и сопоставить данные разных специальных биологических дисциплин. Во-вторых, эволюционный подход необходим для сознательного планирования, предвидения результатов вмешательства человека в развитие биосферы Земли.

В соответствии с этим эволюционное учение имеет большое значение для охраны среды. Одна из главных проблем человечества в настоящее время – это проблема взаимоотношения его с биосферой. Человечество с момента возникновения все более активно вторгается в биосферу. Благодаря возрастающей технической оснащенности усиливается власть человека над природой. Две тысячи лет назад Европа была покрыта дремучими лесами, а теперь даже зона степей исчезает как ландшафт. На глазах двух-трех поколений стали исчезать из пищевого рациона многие естественные животные продукты (например, осетровые и лососевые рыбы, дичь), множество видов животных и

растений находится на грани исчезновения, а сотни – навсегда исчезли в результате деятельности человека.

Человек использует для ухода за сельскохозяйственными растениями различные средства химической защиты, что немедленно ведет, с одной стороны, к эволюционному «ответу» природы – возникновению устойчивых форм. С другой стороны, это же воздействие ведет к гибели многих животных и растений, не являвшихся прямыми объектами хозяйственного воздействия человека.

Катастрофическим становится промышленное загрязнение. В результате большие территории и акватории на планете как бы отбрасываются на миллиарды лет назад. Эволюция в этих случаях приобретает уродливые формы, что может привести к неожиданной «эволюционной угрозе» со стороны каких-нибудь суперустойчивых к промышленным загрязнениям микроорганизмов, бактерий и цианей, которые смогут изменить облик нашей планеты в нежелательном направлении.

Во всех случаях происходит изменение равновесия биосферы, энергетических потоков, идущих через биогеоценозы, генетической информации, передающейся от поколения к поколению, нарушаются генетические изоляционные барьеры. Изучение последствий этих изменений – важная эволюционная проблема. В последние годы стали распространяться генетически модифицированные организмы (ГМО) – формы с чужеродными генами. Последствия этого вторжения в биосферу могут стать катастрофическими. Одна из серьезных проблем охраны окружающей среды – утилизация большого количества различных отходов.

Эволюционное учение и практика сельского хозяйства. Часто акклиматизация животных и интродукция растений проводятся без достаточного учета возможных эволюционных последствий. Деятельность человека ведет к изменению животного и растительного мира целых континентов и географических районов. Кролики в Австралии, воробьи в Северной Америке, элодея и ондатра в водоемах Евразии, не говоря уже о большом числе не так бросающихся в глаза неспециалистам форм, стали фоновыми, определяющими видами в течение всего лишь нескольких десятилетий. Сельскохозяйственное освоение больших территорий с широким распространением монокультур привело к уничтожению целых природных комплексов и массовым, невиданным размножениям многих видов сорняков и вредителей. На наших глазах происходят уничтожение, дестабилизация и дезинтеграция многих биогеоценозов – естественной основы устойчивости биосферы.

Непредвиденные эволюционные последствия могут иметь и результаты использования новейших методов биотехнологии – генной и клеточной инженерии. Благодаря разработке методов гибридизации ДНК, клонирования и переноса генов, слияния ядер в протопластах и т. п. появились технические возможности создания живых организмов с самыми неожиданными признаками и свойствами.

Результаты биотехнологических работ способны существенно повлиять на живую природу, и поэтому необходима разработка жестких норм и методов, которые гарантировали бы безопасность экосистем при подобной деятельности.

Трудно преувеличить значение эволюционного учения для практики. В основу научной селекции должен быть положен эволюционный подход, поскольку только он в состоянии служить основой крупномасштабного планирования направлений селекционной работы, в частности для повышения биологической продуктивности биосферы. Разумное изменение природы – управляемая эволюция – должно коснуться не только создания новых пород и сортов (на основе отдаленной гибридизации и полиплоидии) и введения в культуру новых групп микроорганизмов, растений и животных из огромного (пока) числа диких видов, но и перехода от монокультур в сельском хозяйстве к поликультурам. Все это будет означать теоретически наиболее дальновидную форму управляемой эволюции в области сельскохозяйственного производства, в которой должны быть интегрированы достижения таких отдельных этапов овладения эволюцией, как прогнозирование эволюции отдельных видов, управление равновесным состоянием сложных систем и др.

Окультуривание растений и domestикация животных справедливо рассматриваются как часть неолитической революции, которая способствовала решительному изменению отношения человека к природе. В процессе окультуривания и domestикации происходят частичная утрата естественной приспособленности растений и животных, закрепление дистелеологических (нецелесообразных с точки зрения общей жизнеспособности) признаков в интересах человека. Такие формы сохраняются только благодаря постоянной заботе человека.

Одной из целей методического отбора является достижение генетического единообразия сорта или породы. Однако такое генетическое единообразие оказывается благоприятной средой для массового распространения видов, которые приходится потом называть сорняками и вредителями. Борясь с вредителями, сорняками, инфекциями и парази-

тами, мы заставляем их вырабатывать различные приспособления, делающие нашу борьбу малоэффективной. В соответствии с учением Дарвина, случайно оказавшиеся устойчивыми особи размножаются и гены устойчивости быстро распространяются в подавляемой нами популяции. Сейчас таких резистентных видов к одному или даже нескольким применяемым пестицидам в мире более 500.

Эволюционное учение – теоретическая основа развития биологии. Ч. Дарвин сказал о переменах в биологии после распространения его взглядов: «Когда воззрения, развиваемые в этой книге мною и мистером Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепризнанными, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории».

Современная биология насквозь пронизана историческим подходом, эволюционизмом. Все законы организации и развития жизни, все закономерности жизнедеятельности можно понять, только опираясь на достижения эволюционного учения как теоретической основы всей биологии. Вне эволюционного подхода невозможно понять ни функционирование молекулярно-генетических систем, ни развитие живых организмов от зарождения до смерти, ни существование видов и их популяций, ни развитие и преобразование биосферы в целом.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Автополиплоидия – наследственное изменение, кратное увеличение числа наборов хромосом в клетках организма одного и того же биологического вида.

Адаптация – приспособление строения и функций организма, его органов и клеток к условиям внешней среды.

Аллопатрическое видообразование – видообразование, при котором дивергирующие популяции изолированы друг от друга пространственно.

Аллополиплоидия – наследственное изменение в клетках растений, реже животных, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом при межвидовых или межродовых скрещиваниях.

Анагенез – процесс исторического развития таксономической группы, не сопровождающийся ее распадом на боковые ветви.

Анеуплоидия – изменение (уменьшение – моносомия, увеличение – трисомия) числа хромосом в диплоидном наборе, не кратное гаплоидному ($2n + 1$, $2n - 1$ и т. д.).

Антропогенез – процесс историко-эволюционного формирования физического типа человека, первоначального развития его трудовой деятельности, речи, а также общества.

Ареал – область распространения на земной поверхности какого-либо явления, определенного типа сообществ организмов, сходных условий или объектов; в биологии – область распространения таксона.

Арогенез – процесс преобразования морфологической организации, ведущий к ароморфозу (синоним – анагенез).

Асинхронный параллелизм – независимое приобретение сходных признаков филогенетически близкими группами, но живущими в разное время.

Биогенное вещество – неживые тела, образующиеся в результате жизнедеятельности живых организмов.

Биокосное вещество – биокосные тела, представляющие собой результат совместной деятельности живых организмов и геологических процессов.

Биологический прогресс – возрастание приспособленности организма, выражающееся в приобретении новой формы или типа строения и увеличении численности вида.

Биологический регресс – снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности вида и видового ареала.

Биосфера – сложная многокомпонентная система, включающая всю живую и неживую природу.

Биота – исторически сложившаяся совокупность видов живых организмов, объединенных общей областью обитания (распространения), в настоящее время или в прошедшие геологические эпохи.

Биоценоз – совокупность живых организмов, населяющих участок суши или водоема и находящихся в определенных отношениях между собой.

Борьба за существование – совокупность многообразных и сложных взаимоотношений, существующих между организмами и внешней средой, определяющих успех или неудачу данной особи в ее выживании и оставлении потомства.

Вид – совокупность популяций, родственных по происхождению, имеющих общие молекулярные, биохимические, морфологические и репродуктивные признаки, отличные от аналогичных признаков других видов, способных легко скрещиваться между собой с образованием плодовитого потомства.

Видообразование (*speciation*) – процесс возникновения новых видов из ранее существующих посредством дифференциации и разветвления предковых филетических линий на несколько новых видов.

Внутривидовая борьба за существование – борьба между особями одного вида.

Гаплоидия – явление уменьшения числа хромосом, когда в соматической клетке присутствует только гаплоидный набор хромосом.

Генетический груз – часть наследственной изменчивости популяции, определяющей появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в процессе естественного отбора.

Генотип – совокупность всех наследственных задатков клетки или организма.

Генофонд – совокупность всех генов и генотипов популяции.

Географическая популяция – совокупность экологических популяций, заселяющих географически сходные районы.

Гетероплоидия – все случаи отклонения от основного числа хромосом независимо от того, происходит ли это за счет добавления или исключения отдельных хромосом набора или за счет умножения целых хромосомных наборов.

Гибридогенез – процесс возникновения вида путем скрещивания уже имеющихся видов.

Гомеостаз – саморегуляция, способность открытой системы сохранять постоянство своего внутреннего состояния посредством скоорди-

нированных реакций, направленных на поддержание динамического равновесия.

Движущий (направленный) отбор – изменения среднего значения признака в течение долгого времени, например увеличение размеров тела.

Дегенерация – одно из направлений эволюционного процесса, связанное с упрощением организации, в том числе утратой органов и их систем.

Дестабилизирующий отбор – отбор на расширение нормы реакции одного или одновременно нескольких признаков.

Дивергенция – 1) прогрессирующее расхождение признаков организмов в ходе эволюции филетических линий, берущих начало от общего предка; 2) распадение исходной формы на две, при котором происходит независимое приобретение родственными организмами различных признаков.

Дизруптивный отбор – отбор на крайние значения признака и против средних значений, например большие и маленькие размеры тела.

Дрейф генов (генетико-автоматические процессы, или эффект Райта) – случайные изменения частот аллелей и генотипов, происходящие в небольшой полиморфной популяции при смене поколений.

Дупликации – удвоение какого-либо участка хромосом.

Естественный отбор – 1) основной фактор эволюции, в результате действия которого в популяции увеличивается число особей, обладающих более высокой приспособленностью к условиям среды, в то время как количество особей с неблагоприятными признаками уменьшается; 2) процесс, в результате которого преимущественно выживают и оставляют потомство наиболее приспособленные особи и погибают менее приспособленные.

Живое вещество – живые организмы, населяющие планету Земля.

Жизнь – макромолекулярная открытая система, которой свойственна иерархическая организация, способность к самовозобновлению, обмен веществ и тонкорегуляторный процесс.

Идиоадаптация (алломорфоз) – одно из главных направлений эволюции, при котором возникают частные изменения строения и функций органов при сохранении в целом уровня организации предковых форм.

Изменчивость – появление новых признаков в процессе репродукции.

Изоляция – эволюционный фактор, который подразумевает наличие каких-либо барьеров, нарушающих процесс свободного скрещивания, и закрепляет существенное количество различий между популяциями внутри вида.

Изореагент (морфобиологическая группа) – группа организмов внутри популяции, одинаково реагирующая на условия среды.

Инбридинг (инцухт) – 1) скрещивание близкородственных форм в пределах одной популяции; 2) принудительное самоопыление или скрещивание между родственными формами перекрестноопыляющихся растений.

Инверсия – хромосомная мутация, возникающая в результате двух разрывов и поворота участка хромосомы на 180° .

Инсерция – генетическая мутация, при которой в последовательность ДНК происходит вставка другой последовательности ДНК.

Интрогрессия генов – обмен генами между популяциями разных видов.

Искусственный отбор – направленный отбор особей (из поколения в поколение), проводимый человеком с целью улучшения существующей породы (сорта, штамма) или создания новой породы (сорта, штамма) животных, растений, грибов или микроорганизмов.

Кладогенез – эволюция, основанная на дивергенции и адаптивной радиации.

Коадаптация – сочетание различных признаков в целостном организме, обеспечивающее максимальную адаптацию к окружающей среде.

Коацерват (первичный бульон) – многомолекулярный комплекс, капли или слои с большей концентрацией коллоида (разведенного вещества), чем в остальной части раствора того же химического состава.

Конвергенция – приобретение в ходе эволюции сходного строения и сходных функций у неродственных организмов вследствие их приспособления к одинаковым условиям обитания.

Косное вещество – неживые тела, образующиеся в результате процессов, не связанных с деятельностью живых организмов.

Креационизм – религиозно-идеалистическое учение о божественном сотворении мира, живой и неживой природы.

Ламаркизм – эволюционная концепция, основывающаяся на теории, выдвинутой в начале XIX в. Жаном-Батистом Ламарком.

Макроэволюция – теоретическое представление о путях возникновения надвидовых таксономических категорий в естественной системе организмов.

Межвидовая борьба за существование – борьба между особями разных видов.

Местная (локальная, элементарная) популяция – 1) относительно обособленная группа, стабильно занимающая определенную территорию и способная к самовоспроизведению, является основной единицей населения вида и представляет собой более или менее обособленный структурный элемент; 2) совокупность особей вида, занимающих небольшой участок однородной площади, между которыми постоянно идет обмен генетической информацией.

Миграции – включение в определенную популяцию генотипов из других популяций, приводящих к появлению аллелей, ранее отсутствовавших в популяции, или к быстрому изменению частоты имеющихся аллелей.

Микроэволюция – распространение в популяции малых изменений в частотах аллелей на протяжении нескольких поколений, т. е. эволюционные изменения на внутривидовом уровне.

Мимикрия – сходство незащищенного организма с защищенным.

Модификация – различия в степени проявления какого-либо признака под влиянием меняющихся внешних условий.

Монофилия – происхождение данной группы организмов от общего предка; основной принцип эволюции органического мира.

Морфоз – ненаследственное изменение фенотипа организма в онтогенезе под влиянием экстремальных факторов среды.

Морфофизиологический регресс – переход организмов к более простым взаимоотношениям со средой.

Мутация – новое наследственное изменение, возникающее независимо от скрещивания и связанное с изменением ДНК хромосом.

Наследственность – поток информации между поколениями.

Нейтрализм – межвидовое взаимодействие биотических факторов, при котором оба вида не оказывают никакого воздействия друг на друга.

Неодарвинизм – теория эволюции, созданная в 1880–1890-х гг. в ответ на попытки опровергнуть теорию естественного отбора Чарльза Дарвина или дополнить ее идеей наследования приобретенных признаков.

Неотения (эволюционный регресс) – явление, наблюдаемое у некоторых членистоногих, червей, земноводных, а также у многих растений, при котором достижение половозрелости и окончание онтогенеза происходит на ранних стадиях развития, например на личиночной стадии.

Номогенез – эволюционная теория, одним из основных положений которой является признание закономерного характера изменчивости организмов, лежащей в основе эволюционного процесса.

Норма реакции – способность организма реагировать на изменение окружающих условий.

Нуклеотид – сложное органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара (рибозы или дезоксирибозы) и остатка фосфорной кислоты, входящее в состав ДНК и РНК.

Обмен веществ – особый способ взаимодействия живых организмов со средой.

Палеонтология – наука об организмах прошлых геологических периодов, сохранившихся в виде ископаемых останков организмов, следов их жизнедеятельности и ориктоценозов.

Панспермия – гипотеза о возможности переноса живых организмов или их зародышей через космическое пространство.

Параллелизм (параллельное развитие) – процесс эволюционного развития в сходном направлении двух или нескольких первоначально дивергированных групп.

Подвид – сформированная географическая или экологическая раса (совокупность локальных популяций вида, заселяющих частично его ареал и отличающихся по некоторым признакам от других популяций этого вида).

Полиандрия – спаривание самки со многими самцами.

Полиморфизм – наличие в пределах одного вида резко отличных по облику особей.

Полифилия – происхождение таксона от разных предков.

Половой диморфизм – различия признаков мужских и женских особей раздельнополых видов.

Половой отбор – форма естественного отбора у ряда групп животных, основанная на соперничестве особей одного пола (чаще мужского) за спаривание с особями другого пола.

Полувид – географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида (совокупность популяций, которые приобрели не все признаки вида).

Популяционные волны (волны жизни) – колебания численности организмов в природных популяциях. Могут быть как периодически, так и непериодическими.

Популяция – совокупность организмов одного вида, длительное время обитающих на одной территории (занимающих определенный

ареал) и частично или полностью изолированных от особей других таких же групп.

Порода – совокупность домашних животных одного вида, искусственно созданная человеком и характеризующаяся: определенными наследственными особенностями; наследственно закрепленной продуктивностью; внешним видом.

Поток генов – обмен генами между популяциями одного вида в результате свободного скрещивания их особей.

Преформизм – учение о наличии в половых клетках материальных структур, предопределяющих развитие зародыша и признаки развивающегося из него организма.

Принцип основателя – образование новой популяции от нескольких основателей, частоты аллелей которых отличаются от частот аллелей материнской популяции.

Протобионты – первые живые организмы, способные к саморегуляции и самовоспроизведению.

Раздражимость – заключается в передаче информации от внешней среды к организму, в результате чего осуществляются процессы саморегуляции и гомеостаз.

Раса – внутривидовая группировка, состоящая из популяций *Homo sapiens*, сходных по определенным признакам и связанных общностью происхождения.

Сальтационизм – внезапное образование новых видов, вне действия отбора, путем крупных скачков.

Селекция – наука о методах создания новых и улучшения существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов.

Симпатрическое (экологическое) видообразование – возникновение нового вида внутри исходного ареала.

Синтетическая теория эволюции – современная эволюционная теория, которая является синтезом различных дисциплин (генетики, дарвинизма, палеонтологии, систематики, молекулярной биологии и др.).

Скорость эволюции – величина, в которой необходимо различать такие элементы, как отбор, мутации, миграции, изоляции, дрейф генов, популяционные волны.

Сорт – группа культурных растений, полученная в результате селекции в рамках низшего из известных ботанических таксонов и обладающая определенным набором характеристик (полезных или декоративных), который отличает эту группу растений от других растений того же вида.

Стабилизирующий отбор – форма естественного отбора, при которой его действие направлено против особей, имеющих крайние отклонения от средней нормы, в пользу особей со средней выраженностью признака.

Стазис – состояние стабильности, в котором все силы равны и противоположны, т. е. компенсируют друг друга, или искусственная пауза во всех физиологических процессах живого существа, в том числе в самой жизни, возобновляемых, как будто они не прерывались, когда период стазиса закончится.

Стасигенез – процесс длительного сохранения вида или иного таксона.

Темпы эволюции – один из ведущих элементов характеристики эволюционного процесса.

Теория эволюции – синтетическая наука, использующая достижения множества различных наук.

Техногенез – изменение ландшафтов под воздействием производственной и сельскохозяйственной деятельности человека.

Транслокация – один из видов перестроек хромосом, при котором происходит обмен участками гомологичных хромосом.

Трансформизм – учение о непрерывном изменении видов животного и растительного царств и о происхождении форм органического мира от одной или нескольких простейших форм.

Факторы эволюции – любые явления или процессы, приводящие к элементарному эволюционному явлению.

Фенокопия – модификация фенотипа, напоминающая изменение фенотипа, обусловленное мутацией.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств особи, формирующихся в процессе взаимодействия генотипа с внешней средой.

Филетическое видообразование – видообразование, когда вид изменяется в череде поколений (например, ряд ископаемых европейских слонов), превращается в новый вид.

Филогенез – историческое развитие органического мира, систематических групп, вида.

Ценогенезы – эмбриональные и личиночные приспособления.

Эволюционный регресс (неотения) – незавершенный онтогенез и переход к размножению одной из недоразвитых стадий.

Эволюция – процесс исторического развития живой природы.

Экологическая популяция – совокупность элементарных популяций, внутривидовые группировки, составляющие конкретные биоценозы.

Экотип – раса, признаки которой определяются местом обитания.

Экоэлемент – внутрипопуляционная форма, обладающая единым генетическим нерасщепляющимся комплексом.

Элементарные факторы эволюции – мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор.

Эмбриология – наука, изучающая развитие зародыша (эмбриогенез).

Эпигенез – учение о зародышевом развитии организма как процессе, осуществляемом путем последовательных новообразований.

Эра – единица геологического времени продолжительностью в сотни миллионов лет, включающая периоды.

Этернизм – гипотеза стационарного состояния.

Эффект бутылочного горлышка – сокращение генетического разнообразия, приводящее к изменению относительных и абсолютных частот аллелей генов; является одним из факторов эволюции.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Лебедев, Н. А. Эволюционное учение : пособие / Н. А. Лебедев. – Мозырь : МГПУ им. И. П. Шамякина, 2020. – 304 с.
2. Петрова, Н. Н. Эволюционная теория : пособие / Н. Н. Петрова. – Минск : Тесей, 2009. – 208 с.
3. Современные проблемы эволюционной теории / З. И. Берман [и др.] ; под ред. В. И. Полянского, Ю. И. Полянского. – Ленинград : Наука, 1967. – 489 с.
4. Берг, Л. С. Труды по теории эволюции / Л. С. Берг. – Ленинград : Наука, 1977. – 387 с.
5. История эволюционных учений в биологии / З. И. Берман [и др.] ; под ред. В. И. Полянского, Ю. И. Полянского. – Москва : Наука, 1966. – 324 с.
6. Константинов, А. В. Основы эволюционной теории : учеб. / А. В. Константинов. – Минск : Выш. шк., 1975. – 384 с.
7. Шмальгаузен, И. И. Проблемы дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. – Ленинград : Наука, 1969. – 492 с.
8. Правдин, Ф. Н. Дарвинизм / Ф. Н. Правдин. – Москва : Просвещение, 1968. – 430 с.
9. Яблоков, А. В. Эволюционное учение: учеб. пособие / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – Москва : Высш. шк., 1981. – 343 с.
10. Кемп, П. Введение в биологию / П. Кемп, К. Армс. – Москва : Мир, 1988. – 671 с.
11. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. – Москва : Наука, 1969. – 405 с.
12. Завадский, К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина / К. М. Завадский. – Ленинград : Наука, 1973. – 423 с.
13. Шмальгаузен, И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) / И. И. Шмальгаузен. – Москва : Наука, 1968. – 452 с.
14. Рябинина, И. В. Происхождение жизни / И. В. Рябинина. – Санкт-Петербург : БКК, 2012. – 96 с.

СОДЕРЖАНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ	4
1.1. Понятие эволюции. Предмет, цель и задачи эволюционной теории	4
1.2. Связь эволюционной теории с другими науками и методы изучения эволюции	5
1.3. Значение эволюционной теории.....	7
2. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ	7
2.1. Зарождение идей об эволюции в древности.....	7
2.2. Развитие биологических представлений в эпоху Средневековья и Возрождения ...	8
2.3. Развитие эволюционных взглядов в XVIII – первой половине XIX в.	9
2.4. Эволюционное учение Ж.-Б. Ламарка	11
2.5. Классификация организмов по Ж.-Б. Ламарку	14
2.6. Достоинства и ошибки эволюционной теории Ж.-Б. Ламарка	15
2.7. Развитие эволюционных взглядов в первой половине XIX в.....	16
3. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ Ч. ДАРВИНА	17
3.1. Предпосылки создания эволюционного учения Ч. Дарвина.....	17
3.2. Краткая биография и труды Ч. Дарвина	18
3.3. Основные положения эволюционного учения Ч. Дарвина.....	20
3.4. Оценка теории Ч. Дарвина.....	21
3.5. Дарвинизм в конце XIX в.	21
3.6. Кризис дарвинизма.....	22
3.7. Синтетическая теория эволюции.....	23
3.8. Основные закономерности эволюции	25
4. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ.....	26
4.1. Понятие микроэволюции. Категории изменчивости	26
4.2. Наследственная изменчивость.....	26
4.3. Ненаследственная изменчивость.....	28
4.4. Сравнительная характеристика форм изменчивости	31
4.5. Понятие популяции, типы популяций	31
4.6. Закон Харди – Вайнберга.....	32
4.7. Мутационный процесс	33
4.8. Популяционные волны.....	34
4.9. Изоляция, миграция	35
4.10. Естественный отбор	36
5. ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ.....	40
5.1. Понятие вида.....	40
5.2. Концепции вида.....	41
5.3. Критерии вида	42
5.4. Признаки и структура вида.....	44
5.5. Видообразование	45
6. ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ. ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА.....	48
6.1. Понятие макроэволюции	48
6.2. Правила макроэволюции.....	49
6.3. Дивергенция, параллелизм и конвергенция	50
6.4. Темпы эволюции. Причины неравномерности темпов эволюции	52
6.5. Биологический прогресс и его формы	53
7. ОРГАНИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КАК ОБЪЕКТИВНЫЙ ПРОЦЕСС. ЧАСТНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ.....	56

7.1. Жизнь как особая форма движения материи.....	56
7.2. Свойства и уровни организации живого.....	57
7.3. Гипотезы происхождения жизни.....	58
7.4. Происхождение и эволюция человека	63
7.5. Место человека в системе животного мира.....	64
7.6. Антропогенез и его основные стадии. Движущие силы антропогенеза.....	64
7.7. Доказательство происхождения человека от животных.....	65
7.8. Проблемы антропогенеза.....	67
8. СЕЛЕКЦИЯ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ	68
8.1. Значение селекции в управлении эволюционным процессом.....	68
8.2. Работы Н. И. Вавилова, И. В. Мичурина, Л. Бёрбанка и других исследователей по использованию закономерностей эволюции.....	68
8.3. Основные принципы и правила селекции растений	70
8.4. Роль естественного отбора в создании новых форм культурных растений. Взаимоотношения между естественным и искусственным отбором	72
8.5. Законы природы в приложении к селекции и агрономии.....	73
9. РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ	75
9.1. Современные дискуссии в эволюционном учении	75
9.2. Эволюция и биосфера	81
9.3. Роль эволюционного учения для формирования научного мировоззрения.....	84
КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ	88
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	97

Учебное издание

Авраменко Марина Николаевна

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Учебно-методическое пособие

Редактор *Н. Н. Пьянусова*
Технический редактор *Н. Л. Якубовская*
Корректор *Е. В. Ширалиева*

Подписано в печать 19.03.2024. Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная.
Ризография. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 5,81. Уч.-изд. л. 4,77.
Тираж 40 экз. Заказ .

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».
Свидетельство о ГРИИРПИ № 1/52 от 09.10.2013.
Ул. Мичурина, 13, 213407, г. Горки.

Отпечатано в УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».
Ул. Мичурина, 5, 213407, г. Горки.