

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Оренбургский государственный университет»

Кафедра культурологии

А.В. ЗАХАРОВА-СОЛОВЬЕВА

КОНЦЕПЦИИ СОВРЕМЕННОГО
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ.
ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ЭВОЛЮЦИИ

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом
государственного образовательного учреждения
высшего профессионального образования
«Оренбургский государственный университет»

Оренбург 2009

УДК 575.8 (07)

ББК 28.02 я7

3-38

Рецензент

кандидат исторических наук, доцент С.В. Джораева

3 38

Захарова-Соловьева А.В.

Концепции современного естествознания. Теория биологической эволюции: методические указания/А.В. Захарова- Соловьева, - Оренбург: ИПК ГОУ ОГУ, 2009.–38 с.

Методические указания содержат конспект лекции по теме «Теория биологической эволюции» и терминологический словарь по данной теме.

Методические указания предназначены для проведения занятий по курсу “Концепции современного естествознания” для студентов гуманитарных и экономических специальностей очного, очно-заочного и заочного отделений.

ББК 28.02 я7

© Захарова-Соловьева, 2009

© ГОУ ОГУ, 2009

Содержание

Введение	5
1 Становление концепции биологической эволюции	6
2 Основные принципы эволюционной теории Ч. Дарвина.	5
2.1 Наследственная изменчивость – основа эволюционного процесса.	6
2.2 Борьба за существование – основной фактор эволюции.	7
3 Современные представления о механизмах и закономерностях эволюции	15
3.1 Микроэволюция	17
3.2 Способы видообразования	22
3.3 Макроэволюция	25
4 Направления эволюции	26
5 Правила эволюции	29
6 Словарь терминов	32
7 Литература, рекомендуемая для изучения темы	38

Введение

Эволюция в широком смысле этого слова обозначает постепенное изменение сложных систем во времени. Термин «эволюция» был впервые введен швейцарским эмбриологом Ж. Боннэ в 1762 году. Говорят об эволюции звезд и галактик, ландшафтов и биоценозов, языков и общественных систем. В этой главе мы будем рассматривать эволюцию живых организмов или биологическую эволюцию.

Биологическая эволюция – это наследственное изменение свойств и признаков живых организмов в ряду поколений. В ходе биологической эволюции достигается и постоянно поддерживается согласование между свойствами живых организмов и условиями среды, в которой они живут. Поскольку условия постоянно меняются, в том числе и в результате жизненной активности самих организмов, а выживают и размножаются только те особи, которые наилучшим образом приспособлены к жизни в измененных условиях среды, то свойства и признаки живых существ постоянно меняются. Условия жизни на Земле бесконечно разнообразны, поэтому приспособление организмов к жизни в этих разных условиях породило в ходе эволюции фантастическое разнообразие жизненных форм.

Эволюционная биология - это наука, которая изучает, как происходила и происходит эволюция, исследует механизмы, закономерности и пути эволюции. Эволюционная биология дает ключ к пониманию принципов, по которым устроена жизнь на Земле. Базируясь на знании эволюционной истории живых организмов и понимании процессов, которые определяют их наследственные изменения и приспособление друг к другу и окружающей среде, эволюционная биология дает объяснение всем биологическим явлениям: от молекулярных до биосферных. Она объясняет, как и почему ныне живущие организмы, включая нас самих, стали такими, какие они сейчас. Эволюционная биология внесла фундаментальный вклад в понимание того, как устроен мир вокруг нас и какое место мы занимаем в этом мире.

Идеи, методы и подходы эволюционной биологии внесли и продолжают вносить фундаментальный вклад во многие отрасли биологии, такие как генетика, молекулярная биология и биология развития, физиология, экология, а также в геологию, палеонтологию, медицину, сельскохозяйственные науки, психологию, антропологию, информатику и другие науки.

Понимание механизмов эволюции чрезвычайно важно для разработки методов сохранения фауны и флоры. Без анализа механизмов эволюции популяций исчезающих видов невозможна разработка эффективных методов их сохранения в природе. Изучение и сравнение геномов различных видов позволяет выделять гены, которые могут оказаться полезными для повышения продуктивности культивируемых растений и домашних животных. Тот же подход используется для выделения и картирования генов, вызывающих наследственные болезни человека. Методы и принципы эволюционной биологии позволяют установить механизмы появления и распространения

инфекционных болезней, анализировать эволюцию устойчивости патогенных бактерий и вирусов к лекарственным средствам.

1 Становление концепции биологической эволюции

Идея об изменяемости органического мира, идея эволюции стара как мир. Эта идея прослеживается во взглядах древних философов Индии, Китая, Египта, Греции. Так, в Индии школы гарваков и сакхья в начале I тысячелетия до н.э. утверждают идеи эволюции всего материального мира, в т.ч. органического. Наблюдаемая в природе иерархия живых форм привела к идее «лестницы существ» (Аристотель, Г.В. Лейбниц, Ш. Бонне) и в дальнейшем позволила усмотреть явления Эволюции (Ж. Бюффон, Ж.Б. Ламарк и др.). Эти ранние эволюционисты только отмечали факты изменения органических форм, прямых доказательств существования в природе эволюции не было. Ж. Ламарк был первым естествоиспытателем, создавшим целостную концепцию эволюции, содержащую описание предпосылок (изменчивость и наследственность) и причины эволюции (внутренний закон прогресса и изначальную целесообразность).

Эволюция по Ламарку представлялась как непрерывное поступательное движение от низших форм жизни к высшим. Для объяснения разной степени сложности строения, наблюдаемой среди современных видов, он допускал постоянное самозарождение жизни: предки более высокоорганизованных форм зародились раньше и оттого их потомки ушли дальше по пути прогресса.

Механизмом эволюции Ламарк считал изначальное заложенное в каждом живом организме стремление к совершенству, к прогрессивному развитию. Как и почему возникло это стремление, Ламарк не объяснял и даже не считал этот вопрос заслуживающим внимания. Такой же изначальной и не требующей объяснений он считал способность живых существ к адаптивным приспособительным ответам на изменения внешней среды. Ламарк, как и подавляющее большинство его современников, считал, что изменения, возникающие под влиянием среды, могут передаваться по наследству. Он полагал, что усиленное упражнение органов ведет к их увеличению, а неупражнение — к дегенерации. Так Ламарк объяснял длинный нос муравьеда тем, что его предки из поколения в поколение упражняли нос, приносясь в поисках муравьев. Редукцию глаз у кротов он считал следствием их неупражнения в ряду поколений. Ни Ламарк, ни его последователи не задавались вопросом, а почему, собственно, интенсивное упражнение, использование органа непременно должно вести к его улучшению, усовершенствованию, а не, например, к изнашиванию, как изнашиваются детали машин?

Сама способность к адаптивным реакциям на воздействия среды (модификациям) наследственно обусловлена. Она, как мы увидим дальше, сформировалась под действием естественного отбора. Но модификации не наследуются, поскольку не существует и не может существовать механизма,

который приводил бы к изменению структуры ДНК половых клеток параллельно и адекватно тем изменениям, которые происходят в органах и тканях (костях, мышцах) в ходе адаптивных модификаций. Экспериментами ни в одном случае не удалось доказать постулированного Ламарком и его последователями устойчивого наследования потомками признаков, приобретенных их предками.

Ж.-Б. Ламарк был первым, кто предложил развернутую концепцию *трансформизма* — изменяемости видов. Однако, он не нашел ответа на главный вопрос — в чем причина поразительной приспособленности и приспособляемости живых организмов. Предложенный им механизм эволюции встретил резкое неприятие большинства биологов его времени и, в известной мере, надолго скомпрометировал саму идею эволюции.

Была построена система животных и растений на основе заложенной еще в середине XIX в. К. Линнеем. Накопился большой материал о внутривидовой изменчивости организмов, в XIX в. стали появляться обобщения биогеографического характера (А. Гумбольдт, Н. Северцев), еще раньше возникла и стала развиваться эмбриология (К.Ф. Вольф, К.М. Бэр и др.), возникают современная палеонтология (Ж.Кювье и др.), концепция Ч. Ляйеля о геологической эволюции Земли. Накопившийся огромный фактический материал требовал обобщения, и к середине XIX в. идея эволюции органического мира получила широкое распространение среди многих ученых, но при этом трудность заключалась не в принятии самой идеи эволюции, а во вскрытии естественнонаучной причины процесса.

Переломным моментом в развитии идей эволюции явилась публикация в 1859 г труда Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь».

2 Основные принципы эволюционной теории Ч. Дарвина

Цель эволюции по Дарвину — видообразование. Вид — исторически сложившаяся совокупность популяций, особи которых обладают наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, могут свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство, приспособлены к определенным условиям жизни и занимают определенную область — ареал.

Главная заслуга Дарвина в том, что он установил механизм эволюции, объясняющий как многообразие живых существ, так и их изумительную целесообразность, приспособленность к условиям существования. Этот механизм — *постепенный естественный отбор случайных ненаправленных наследственных изменений*.

Сущность дарвиновской концепции эволюции сводится к ряду логичных, проверяемых в эксперименте и подтвержденных огромным количеством фактических данных положений:

1. В пределах каждого вида живых организмов существует огромный размах индивидуальной наследственной изменчивости по морфологическим, физиологическим, поведенческим и любым другим признакам. Эта изменчивость может иметь непрерывный, количественный, или прерывистый качественный характер, но она существует всегда.

2. Все живые организмы размножаются в геометрической прогрессии.

3. Жизненные ресурсы для любого вида живых организмов ограничены, и поэтому должна возникать борьба за существование либо между особями одного вида, либо между особями разных видов, либо с природными условиями. В понятие «борьба за существование» Дарвин включил не только собственно борьбу особи за жизнь, но и борьбу за успех в размножении.

4. В условиях борьбы за существование выживают и дают потомство наиболее приспособленные особи, имеющие те отклонения, которые случайно оказались адаптивными к данным условиям среды. Это принципиально важный момент в аргументации Дарвина. Отклонения возникают не направленно — в ответ на действие среды, а случайно. Немногие из них оказываются полезными в конкретных условиях. Потомки выжившей особи, которые наследуют полезное отклонение, позволившее выжить их предку, оказываются более приспособленными к данной среде, чем другие представители популяции.

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

6. Естественный отбор отдельных изолированных разновидностей в разных условиях существования постепенно ведет к *дивергенции* (расхождению) признаков этих разновидностей и, в конечном счете, к видообразованию.

Из множества явлений живой природы он сумел выделить три принципиальных фактора эволюционного развития живого, объединяемых краткой формулой: *изменчивость, наследственность, естественный отбор*.

2.1 Наследственная изменчивость – основа эволюционного процесса

Изменчивость – общее свойство организмов приобретать новые признаки – различия между особями в пределах вида.

Ч. Дарвин выделяет две основные формы изменчивости:

1. Определенная (групповая) или модификационная изменчивость.
2. Неопределенная (индивидуальная) изменчивость.

Под определенной изменчивостью Дарвин понимал сходное изменение всех особей популяции в одном направлении вследствие влияния определенных условий (изменение роста при изменении количества и качества пищи, толщины кожи, густоты шерстного покрова от изменения климата и пр.). Благодаря модификационной изменчивости особи популяций оказываются приспособленными к меняющимся условиям среды. Определенные изменения ненаследственны и не имеют значения для эволюции.

Модификационная изменчивость – изменение фенотипа (совокупность внешних и внутренних признаков, процессов жизнедеятельности организма), не связанное с изменением генотипа (совокупность генов в организме).

Пределы модификационной изменчивости признака – норма реакции.

Неопределенная изменчивость – это возникновение разнообразных незначительных отличий у особей одного и того же вида, сорта, породы, которыми, существуя в сходных условиях, одна особь отличается от других. Характер изменчивости определяется не столько условиями среды, сколько наследственными особенностями организма, его состоянием.

Неопределенная изменчивость передается по наследству. Наследственная изменчивость – свойство организмов приобретать признаки в процессе онтогенеза и передавать их потомству.

Виды наследственной изменчивости: мутационная и комбинативная. Материальные основы наследственной изменчивости – изменение генов, генотипа.

Комбинативная изменчивость – результат рекомбинации генов при скрещивании организмов. Причины рекомбинации генов – перекрест и обмен участками гомологичных хромосом, случайный характер распределения хромосом между дочерними клетками в ходе мейоза, случайное сочетание гамет при оплодотворении, взаимодействие генов. Пример: появление дрозофил с темным телом и длинными крыльями при скрещивании серых дрозофил с длинными крыльями с темными дрозофилами с короткими крыльями.

Мутационная изменчивость – внезапное, случайное возникновение стойких изменений генетического аппарата. Вызывающее появление новых признаков в фенотипе. Примеры: шестипалая рука, альбиносы.

Мутация (от лат. mutation – изменение) – это спонтанное изменение генетического материала, преобразование структуры генов, хромосом или изменения числа хромосом в кариотипе.

Мутации возникают под действием мутагенных факторов:

- физических (радиация, температура, электромагнитное излучение);
- химических;
- биологических (вирусы, бактерии).

Мутации бывают полезные, вредные и нейтральные. Полезные мутации: мутации, которые приводят к повышенной устойчивости организма (устойчивость тараканов к ядохимикатам). Вредные мутации: глухота, дальтонизм. Нейтральные мутации: мутации никак не отражаются на жизнеспособности организма (цвет глаз, группа крови).

Мутации бывают соматические и генеративные (по месту возникновения). Соматические (чаще всего они не наследуются) возникают в соматических клетках и затрагивают лишь часть тела. Они будут наследоваться следующим поколением при вегетативном размножении.

Генеративные (наследуются) эти мутации происходят в половых клетках, проявляются только в следующем поколении. Генеративные мутации делятся на: ядерные и внеядерные (митохондриальные).

По характеру изменений в генотипе мутации подразделяются на: генные, хромосомные, геномные.

Генные мутации (точковые) не видны в микроскоп, связаны с изменением структуры гена (генные мутации изменяют последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК и ген перестаёт работать). Эти мутации происходят в результате потери нуклеотида, вставки нуклеотида, замены одного нуклеотида другим. Эти мутации могут приводить к генным болезням: дальтонизм, гемофилия.

Хромосомные мутации связаны с изменением структуры хромосом. Может произойти делеция – потеря участка хромосомы, дупликация – удвоение участка хромосомы, инверсия – поворот участка хромосомы на 180°, транслокация – это перенос части или целой хромосомы на другую хромосому. Причиной этого может быть разрыв хроматид и их восстановление в новых сочетаниях.

Геномные мутации приводят к изменению числа хромосом.

Последствия генных и хромосомных мутаций – синтез новых белков, а значит, и появление новых признаков у организмов, которые чаще всего ведут к снижению жизнеспособности, а иногда к смерти

Вне зависимости от вида мутаций мутационная изменчивость характеризуется рядом общих свойств:

1. Мутации возникают внезапно, и мутировать может любая часть организма, т.е. они не направлены.

2. Мутации наследственны, т.е. передаются из поколения в поколение.

3. Мутации чаще бывают рецессивными, реже – доминантными.

4. Мутации могут быть вредными, полезными, нейтральными.

5. Мутации вызываются внешними и внутренними факторами.

6. Мутации могут повторяться.

7. Мутации это качественные изменения, которые, как правило, не образуют непрерывного ряда вокруг средней величины признака.

8. Мутации являются элементарным эволюционным материалом и не направляющим элементарным эволюционным фактором.

9. Мутационный процесс – источник резерва наследственной изменчивости популяций.

Мутационная изменчивость является одним из главных факторов эволюционного процесса. В результате мутаций могут возникать полезные признаки, которые под действием естественного отбора дадут начало новым видам и подвидам.

Сходство между комбинативной и мутационной изменчивостью заключается в том, что в обоих случаях потомство получает набор генов каждого из родителей.

Дарвин отметил относительный характер наследственности и изменчивости. Например, длинные конечности животных почти всегда сопровождаются удлинённой шеей, голуби с оперением на ногах имеют перепонки между пальцами.

Наследственность и изменчивость – разные свойства организмов, обуславливающие сходство и несходство потомства с родителями и с более

отдаленными предками. Наследственность выражает устойчивость органических форм в ряду поколений, а изменчивость – их способность к преобразованию.

2.2 Борьба за существование – основной фактор эволюции

Понятие «борьба за существование» Ч. Дарвин рассматривал в «широком и метафорическом смысле». Во-первых, в термин «существование» Ч. Дарвин вкладывал не только жизнь данной особи, но и успех ее в оставлении потомства. Во-вторых, словом «борьба» обозначалась не столько борьба как таковая (т.е. как прямое «столкновение»), сколько конкуренция, часто происходящая в пассивной форме.

Термин «борьба за существование» Ч. Дарвин понимал в широком смысле как любую зависимость организмов от всего комплекса условий окружающей его живой и неживой природы. Борьба за существование – это совокупность многообразных и сложных отношений, существующих между организмами и условиями среды. Когда лев отнимает добычу у гиены, подразумевается борьба за пищу. Про растение на окраине пустыни можно сказать, что оно ведет борьбу против засухи, но точно так же предполагается, что оно зависит от влажности.

Ч. Дарвин выделил три основные формы борьбы за существование: межвидовую, внутривидовую и борьбу с неблагоприятными условиями среды.

Межвидовая борьба за существование наблюдается между популяциями различных видов. Она протекает обычно очень остро, если виды нуждаются в сходных условиях и относятся к одному роду. Примеры межвидовой борьбы многочисленны. С экологической точки зрения они представлены *хищничеством, паразитизмом и конкуренцией*.

Один вид из-за своей лучшей приспособленности нередко вызывает исчезновение другого вида. Так, в Шотландии дрозд-деряба явился причиной уменьшения численности певчего дрозда, а американская норка, завезенная в Европу, вытесняет местную, европейскую норку. Травоядные животные смогут выжить и оставить потомство, если сумеют избежать хищников и будут обеспечены пищей. Но растительной пищей питаются разные виды млекопитающих, насекомые, моллюски, птицы: что досталось одному, не достанется другому. Кроме того, существование трав зависит не только от поедания их животными, но и от условий произрастания, опыления и т.д. Из этих примеров следует, что отношения между живыми существами, возникающие в процессе борьбы за существование, имеют сложный характер.

Внутривидовая борьба происходит между особями одной популяции любого вида. Подчеркивая роль перенаселения как фактора, который обуславливает борьбу за существование, Ч. Дарвин сделал вывод, что наиболее напряженной должна быть внутривидовая борьба. Это объясняется тем, что у особей одного вида потребности в пище, территории и других условиях существования одинаковые. Например, птицы одного вида конкурируют за

место гнездования. Самцы многих видов млекопитающих и птиц в период размножения вступают в борьбу за право обзавестись семьей.

Борьба с неблагоприятными условиями внешней среды (конституциональная). Факторы неживой природы оказывают заметное влияние на выживаемость организмов. Например, в сильные морозы увеличивается смертность животных, обитающих в почве (кротов, дождевых червей). Семена растений, попадая в неблагоприятные условия, не прорастают. Эта форма борьбы является основной, когда один из факторов среды оказывается в дефиците. Так, при дефиците влаги в пустыне борьба за существование среди растений сводится к экономному расходованию воды. Формируются приспособления в виде листьев-колючек, длинных корней и т.д. Другой важной причиной борьбы за существование (кроме перенаселения) Ч. Дарвин считал относительную приспособленность любого организма к окружающей среде. Все формы борьбы за существование сопровождаются гибелью (элиминацией) части особей, которые не оставят потомства. Поэтому борьба за существование является элиминирующим фактором. Другая часть особей оказывается способной преодолеть неблагоприятные условия и дает потомство. Так почему же одни особи гибнут, а другие выживают?

В результате постоянной изменчивости особей в каждом поколении любого вида возникает неоднородность, следствием которой является неравноценность особей по отношению к среде, т.е. их биологическая разнокачественность. В борьбе за существование выживают и оставляют потомство индивидуумы, обладающие комплексом свойств и признаков, которые позволяют наиболее успешно конкурировать с другими индивидуумами.

Таким образом, в природе происходит *процесс избирательного уничтожения одних особей и преимущественного размножения других* — явление, названное Ч. Дарвином *естественным отбором, или выживанием наиболее приспособленных*.

Суть естественного отбора сводится к постепенному накоплению и сохранению мелких полезных уклонений. Например, даже незначительное удлинение хоботка у пчелы позволяет ей добыть нектар из цветков, недоступных для других пчел. Пчелы с более длинным хоботком будут иметь преимущество перед теми, у которых сохраняется в поколениях нормальная длина хоботка.

Отбор происходит непрерывно на протяжении бесконечного ряда следующих друг за другом поколений, в каждом из которых будут сохраняться те формы, которые соответствуют данным условиям среды.

Материалом для отбора служит наследственная изменчивость.

Установив причину разнообразия пород и сортов, Ч. Дарвин перешел к анализу механизма их эволюции. Он обратил внимание на то, что домашние породы исключительно приспособлены к нуждам человека. Человек накапливает изменения путем отбора. В ряду поколений такие изменения накапливаются и закрепляются. Значит, силой, формирующей новые устойчивые признаки породы (сорта), является *искусственный отбор*.

Для отбора важное значение имеет индивидуальная, неопределенная изменчивость. Поскольку такая изменчивость — явление достаточно редкое, то успех отбора будет высок только в случае, когда он проводится среди большого числа особей. Но известны случаи, когда к возникновению новой породы приводят единичные наследственные изменения. Особи с резко измененными признаками были сохранены и использованы для создания новой породы. Так появилась анконская порода коротконогих овец, порода собак — такса, низкорослые сорта злаков.

Искусственный отбор — это процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путем систематического сохранения и размножения особей с определенными, ценными для человека свойствами.

Ч. Дарвин выделил две формы отбора — бессознательный и методический.

Бессознательный отбор проводился человеком на протяжении тысячелетий и существует до сих пор. Суть этого отбора заключается в том, что человек не ставит перед собой определенную цель по выведению породы (сорта). Он оставляет лучших особей для размножения, не задумываясь о конечном результате. Ч. Дарвин приводит такой пример: жители Огненной Земли поедали собак и кошек, которые хуже других отлавливали выдр. Действие этого отбора медленное.

Методический отбор человек проводит по одному - двум признакам в соответствии с определенной целью. Например, порода петуха испанского со стоячим гребнем была выведена путем отбора изменяющихся мужских особей породы со свисающим гребнем. Условие успеха методического отбора — большое число исходных особей, так как чем больше особей, тем шире проявляется изменчивость, и появляются лучшие возможности для отбора.

Человек, проводя методический отбор, накапливает интересующие его наследственные признаки из поколения в поколение. Эти признаки влекут за собой появление других признаков (по законам корреляции), т.е. отбор не только усиливает тот или иной признак, но может привести к перестройке организма в целом.

Новизна подхода Ч. Дарвина к объяснению эволюции культурных форм растений и пород животных состоит в том, что он усмотрел в деятельности человека творческую силу. В механизме действия искусственного отбора по накоплению различий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса в природе — естественного отбора.

Дарвин обратил внимание на одну черту эволюционного процесса - приспособительный характер. В результате действия естественного отбора сохраняются особи с полезными для их процветания признаками. Они обуславливают хорошую, но не абсолютную, приспособленность организмов к тем условиям, в которых живут.

Приспособленность к условиям среды может быть весьма совершенной, что повышает шансы организмов на выживание и оставление большого числа потомков. В это понятие входят не только внешние признаки, но и соответствие строения внутренних органов выполняемым ими функциям. Например, совершенны приспособления стрижа к полету, а дятла - к жизни в лесу.

Ч. Дарвин приводит множество доказательств приспособленности организмов, появившейся благодаря действию естественного отбора. Так, *защитная*, или *покровительственная*, окраска наблюдается у представителей разных групп животного мира, в особенности у насекомых и позвоночных. У них вырабатывается окраска, соответствующая основному фону окружающей среды. С такой окраской животное менее заметно для врагов, а хищник легче найдет себе добычу. Прозрачность тела медуз, некоторых ракообразных, ланцетника служит для них прекрасной защитой в толще воды. Обитатели пустыни, как правило, окрашены под цвет песка, а на Крайнем Севере куропатки, совы, песцы, медведи имеют белый цвет.

Многие животные обладают *предупреждающей окраской*. Обычно они снабжены специальными защитными приспособлениями от поедания их другими животными или являются несъедобными (например, божья коровка). Многие животные, не имеющие специальных средств защиты, подражают защищенным видам. Это явление называется *мимикрия*. Мимикрия - подражание менее защищенного организма одного вида более защищенному организму другого вида (или предметам среды). Это подражание может проявляться в форме тела, окраске и т.д. Так, некоторые виды неядовитых змей и насекомых похожи на ядовитых. Мимикрия - результат отбора сходных мутаций у различных видов. Она помогает незащищенным животным выжить, способствует сохранению организма в борьбе за существование.

Маскировка - приспособление, при котором форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, гусеницы некоторых бабочек по форме тела и окраске напоминают сучки. Насекомых, живущих на коре дерева (жуки, усачи и др.), можно принять за лишайники.

Приспособления к экстремальным условиям существования. Растения, живущие в полупустынных и пустынных районах, имеют многочисленные и разнообразные адаптации. Это и уходящий на десятки метров в глубь земли корень, извлекающий воду, и резкое уменьшение испарения воды благодаря особому строению кутикулы на листьях, и полная утрата листьев и др.

Любая приспособленность помогает организмам выжить лишь в тех условиях, в которых она сформировалась. Следовательно, приспособленность носит относительный характер. В яркий солнечный день зимой белая куропатка выдает себя тенью на снегу. У многих животных имеются рудиментарные органы, то есть органы, утратившие свое приспособительное значение. В частности, рудиментарны пальцы у копытных и на задней конечности кита. Наличие рудиментов служит примером относительной целесообразности. Относительность приспособленности обеспечивает возможность дальнейшей перестройки и совершенствования имеющихся у данного вида адаптаций, то есть бесконечность эволюционного процесса.

Вскрывая причины возникновения целесообразности, Ч. Дарвин объясняет тем самым факторы образования новых видов. Он показал, что в основе видообразования лежит *дивергенция* (расхождение) признаков как результат естественного отбора.

Многообразие видов живых организмов — другой важный результат эволюции. Благодаря разнообразию органических форм усложняются взаимоотношения между организмами в природе. Преимущества получают наиболее высокоорганизованные формы, что обеспечивает развитие органического мира от низших форм к высшим. Ч. Дарвин не отрицал возможности упрощения организации организмов, а также такого направления, которое не приводит ни к усложнению, ни к упрощению.

Одновременное существование форм с разными уровнями организации можно объяснить сочетанием разных направлений в эволюции.

Для обоснования теории эволюции Ч. Дарвин широко использовал многочисленные доказательства из области палеонтологии, биогеографии, морфологии. Впоследствии были получены факты, воссоздающие историю развития органического мира и служащие новыми доказательствами единства происхождения живых организмов и изменчивости видов в природе.

Палеонтологические находки — едва ли не самые убедительные доказательства протекания эволюционного процесса. К ним относятся окаменелости, отпечатки, ископаемые остатки, ископаемые переходные формы, филогенетические ряды, последовательность ископаемых форм. Рассмотрим более подробно некоторые из них.

1. Ископаемые переходные формы — формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп.

Среди растений особый интерес представляют *псилофиты*. Они произошли от водорослей, первыми из растений осуществили переход на сушу и дали начало высшим споровым и семенным растениям. *Семенные папоротники* — переходная форма между папоротниковидными и голосеменными, а саговниковые — между голосеменными и покрытосеменными.

Среди ископаемых позвоночных можно выделить формы, являющиеся переходными между всеми классами этого подтипа. Например, древнейшая группа *кистеперых рыб* дала начало первым земноводным — *стегоцефалам*. Это было возможно благодаря характерному строению скелета парных плавников кистеперых рыб, имевших анатомические предпосылки для превращения их в пятипалые конечности первичных земноводных. Известны формы, образующие переход между рептилиями и млекопитающими. К ним относятся *звероящеры* (иностраницевия). А связующим звеном между пресмыкающимися и птицами явилась *первоптица* (археоптерикс).

Наличие переходных форм доказывает существование филогенетических связей между современными и вымершими организмами и помогает в построении естественной системы и родословного древа растительного и животного мира.

2. Палеонтологические ряды — ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза (от греч. *phylon* — род, племя, *genesis* — происхождение). Классическим примером применения рядов ископаемых форм для выяснения истории отдельной группы животных является эволюция лошади. Русский ученый В.О. Ковалевский (1842—1883)

показал постепенность эволюции лошади, установив, что сменяющие друг друга ископаемые формы приобретали все большее сходство с современными.

Современные однопалые животные произошли от мелких пятипалых предков, живших в лесах 60—70 млн. лет назад. Изменение климата привело к увеличению площади степей и расселению по ним лошадей. Передвижение на большие расстояния в поиске пищи и при защите от хищников способствовало преобразованию конечностей. Параллельно увеличивались размеры тела, челюстей, усложнялось строение зубов и др.

К настоящему времени известно достаточное количество палеонтологических рядов (хоботных, хищных, китообразных, носорогов, некоторых групп беспозвоночных), которые доказывают существование эволюционного процесса и возможность происхождения одного вида от другого.

3 Современные представления о механизмах и закономерностях эволюции

Проблема наследования изменений была ключевой для судьбы дарвиновской теории. Во времена Дарвина господствовали представления о слитной наследственности. Наследственность объяснялась слиянием «кровей» предковых форм. «Крови» родителей смешиваются, давая потомство с промежуточными признаками. Именно с этой позиции выступал против теории Дарвина математик Ф. Дженкин. Он считал, что накопление благоприятных уклонений невозможен, так как при скрещивании они растворяются, разбавляются, становятся пренебрежимо малыми и, наконец, исчезают вовсе. Дарвин, который нашел ответы на большинство возражений против своей теории, выдвинутых его современниками, этим возражением был поставлен в тупик.

Выход из этого тупика давала теория корпускулярной, дискретной наследственности, созданная Г. Менделем (1822—1884). Наследственность дискретна. Каждый родитель передает своему потомку одинаковое количество генов. Гены могут подавлять или модифицировать проявления других генов, но не способны изменять информацию, записанную в них. Иначе говоря, гены не изменяются при слиянии с другими генами и передаются следующему поколению в той же форме, в какой они получены от предыдущего. В случае неполного доминирования мы действительно наблюдаем у потомков первого поколения промежуточное проявление признаков родителей. Но во втором и последующих поколениях родительские признаки могут вновь проявиться в неизменном виде.

В 1920-х годах был осуществлен синтез дарвинизма и генетики. Решающую роль в осуществлении этого синтеза сыграл выдающийся отечественный генетик С.С. Четвериков. На основании своих работ по анализу

природных популяций он пришел к пониманию механизмов накопления и поддержания индивидуальной изменчивости. Одновременно с С.С. Четвериковым к синтезу идей корпускулярной генетики с классическим дарвинизмом пришли Р. Фишер, Дж. Холдейн и С. Райт. Крупный вклад в формирование современной синтетической теории эволюции внесли зоолог Э. Майри палеонтолог Дж. Симпсон. Теория естественного отбора была развита в трудах выдающегося отечественного ученого И. И. Шмальгаузена. Основы экологии, биогеографии, филогенетической систематики и этологии (науки о поведении животных), заложенные в трудах Дарвина, развились в самостоятельные науки и, в свою очередь, внесли важнейший вклад в формирование современных представлений о путях, механизмах и закономерностях эволюции. Важнейшие успехи эволюционной биологии в последние годы были достигнуты, благодаря активному применению в эволюционных исследованиях идей и методов молекулярной генетики и биологии развития. В результате возникла современная *синтетическая теория эволюции* (часто используется сокращение СТЭ).

Современная теория органической эволюции отличается от дарвиновской тем, что в ней элементарной эволюционной единицей является популяция, а не вид. *Популяцией называют* совокупности особей одного вида, длительно населяющих определенную часть ареала, свободно скрещивающихся друг с другом и дающих плодовитое потомство, относительно обособленные от других совокупностей этого же вида (от лат. *populus* — народ, население). Вид представляет собой качественный этап эволюции, который закрепляет ее существенный результат. В ходе эволюции меняется набор генотипов в генофонде популяций. Одни генотипы распространяются, а другие становятся редкими и постепенно исчезают.

Сохранение генофонда популяции описывается основным законом популяционной генетики, сформулированным в 1908 году Дж. Харди и Г. Вайнбергом. Согласно этому закону первоначальные частоты генов в популяции сохраняются, если популяция состоит из бесконечно большого числа особей, которые скрещиваются свободно при отсутствии мутаций, избирательной миграции организмов и давления естественного отбора. Такая идеализированная популяция, называемая генетически стабильной, эволюционировать не будет. В реальной природе условия закона Харди - Вайнберга нарушены: численность организмов конечна, свободное скрещивание ограничено изоляционными барьерами, которые препятствуют случайному подбору брачных пар. Имеют место мутации, отбор, приток и отток из популяции особей с различными генотипами. В соответствии с этим элементарным эволюционным явлением, с которого начинается образование видов, считается изменение генетического состава (генофонда) популяции. Все события и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций и приводящие к изменению их генофондов, называют элементарными эволюционными факторами. Важнейшими элементарными

факторами эволюции являются мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор.

Эволюция — единый процесс. Но в СТЭ различают два ее уровня: *микроэволюцию* (на популяционно-видовом уровне) и *макроэволюцию* (на надвидовом уровне).

3.1 Микроэволюция

Микроэволюция происходит за относительно недолгое время на ограниченных территориях. Она протекает в популяциях и завершается видообразованием. В макроэволюции же проявляются самые общие закономерности и направление исторического развития как всей совокупности живого, так и отдельных надвидовых групп. Микроэволюционные изменения доступны непосредственному наблюдению.

Образование видов происходит двумя путями. Первый — разделение исходного вида на два и более новых. *Второй* — *гибридизация*, то есть объединение двух разных наборов генов (*генотипов*) и образование гибрида. Процессы первичного обмена генетической информацией протекают внутри популяций, поэтому в пределах популяции протекают и процессы микроэволюции. Важными факторами микроэволюции являются: мутационный процесс, популяционные волны и изоляция.

Мутационный процесс является главным поставщиком эволюционного материала. Благодаря мутационному процессу генотипы всех организмов, населяющих Землю, постоянно меняются; появляются все новые и новые варианты генов (аллели), создается огромное генетическое разнообразие, которое служит материалом для эволюции.

Мутации различаются по своим фенотипическим эффектам. Большинство мутаций, по-видимому, вовсе никак не сказываются на фенотипе. Их называют нейтральными мутациями. Большой класс нейтральных мутаций обусловлен заменами нуклеотидов, которые не меняют смысла кодонов. Такие замены называют *синонимическими*. Например, аминокислота аланин кодируется триплетами ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА и ГЦГ. Если в результате мутации ГЦУ превращается в ГЦЦ, то белок, синтезированный по измененной программе, остается тем же самым. Если мутация изменяет смысл кодона (несинонимическая мутация) и одна аминокислота заменяется другой, это может привести к изменению свойств белка.

Большинство несинонимических мутаций оказывается вредными. Они нарушают скоординированное в ходе предшествующей эволюции взаимодействие генетических программ в развивающемся организме, и приводят либо к его гибели, либо к тем или иным отклонениям в развитии. Только очень малая доля вновь возникающих мутаций может оказаться полезной.

Чем сильнее фенотипический эффект мутации, тем вреднее такая мутация, тем выше вероятность того, что такая мутация будет отбракована отбором. Как

правильно отметил Ч.Дарвин, природа не делает скачков. Ни одна сложная структура не может возникнуть в результате мутации с сильным фенотипическим эффектом. Новые признаки не возникают мгновенно, они формируются медленно и постепенно путем естественного отбора случайных мутаций со слабыми фенотипическими эффектами, которые чуть-чуть изменяют старые признаки.

Принципиальным положением мутационной теории является утверждение, что мутации случайны и не направлены. Под этим подразумевается, что мутации изначально не адаптивны.

Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных мутаций происходит постоянно. Однако, такие геномные и хромосомные мутации как *полиплоидия* (кратное увеличение количества хромосом) и *дупликации* (удвоения определенных участков хромосом) играют особую роль в эволюции. Это связано с тем, что они увеличивают количество генетического материала и тем самым открывают возможность возникновения новых генов с новыми свойствами. Особое место принадлежит генным мутациям. Мутации как наследственные изменения, отдельно или совместно определяющие изменения свойств, признаков или особенностей организма, подчиняются вероятностным или статистическим законам. Отдельная мутация представляет собой редкое событие, но общее число мутаций в пересчете на поколение или период существования вида достаточно велико. Согласно законам генетики отдельные наследственные признаки родителей при скрещивании не сливаются, а передаются потомству в первоначальном виде, поэтому никакого «растворения» наследственного вещества или рассеяния признаков в течение ряда поколений не происходит. Мутационный процесс происходит постоянно, говорят, что генофонды популяций испытывают непрерывное давление мутационного процесса. Это обеспечивает накопление мутаций, несмотря на высокую вероятность потери в ряду поколений какой-либо единичной мутации.

Частоты генов в популяциях меняются не только и не столько за счет мутационного процесса, но благодаря действию других факторов эволюции.

Численность популяции оказывает очень сильное влияние на ее генетическую структуру. Чем меньше численность популяции, тем большую роль в ее эволюции играет случай.

Процесс случайного, ненаправленного изменения частот аллелей в популяциях получил название дрейфа генов. Дрейф генов действует в популяциях любой численности, но чем меньше популяция, тем сильнее его эффекты.

В ходе эволюции популяций дрейф генов взаимодействует с другими факторами эволюции, прежде всего с естественным отбором. Соотношение вкладов этих двух факторов зависит как от интенсивности отбора, так и от численности популяций. При высокой интенсивности отбора и высокой численности популяций влияние случайных процессов на динамику частот генов в популяциях становится пренебрежимо малым. Наоборот, в малых

популяциях при небольших различиях по приспособленности между генотипами дрейф генов приобретает решающее значение. В таких ситуациях менее адаптивный аллель может зафиксироваться в популяции, а более адаптивный может быть утрачен. Конечным результатом дрейфа генов является полное устранение одного аллеля из популяции и закрепление (фиксация) в ней другого аллеля. Чем чаще тот или иной аллель встречается в популяции, тем выше вероятность его фиксации вследствие дрейфа генов.

Поскольку дрейф генов – ненаправленный процесс, то одновременно с уменьшением разнообразия внутри популяций, он увеличивает различия между локальными популяциями. Этому противодействует миграция.

Популяционные волны определяют количественные флуктуации или отклонения от среднего значения численности организмов в популяции, а также области их распространения (ареала). Иначе их называют «волнами жизни» (С.С. Четвериков). Причины периодических колебаний численности организмов часто имеют экологическую природу.

Периодические колебания численности связаны со сменой сезона года и характерны в основном для короткоживущих форм, например, однолетние растения.

Непериодические колебания численности связаны с изменениями в биоценозах. В ряде случаев в связи с постоянным или временным отсутствием естественных врагов (задержка прилета птиц) или при увеличении пищевой базы (созревание зерна на полях) возникают вспышки массового размножения различных животных или растений.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При росте численности организмов наблюдается:

1. Слияние ранее разобщенных популяций и объединение их генофондов. Каждая популяция по своему генетическому составу уникальна, поэтому после их объединения новый генофонд будет обладать уже новым распределением генов.

2. В условиях возросшей численности ускорится процесс миграции особей в другие популяции, что также способствует перераспределению генов.

3. Некоторые группы особей будут выселены за пределы прежнего ареала своего вида и попадут в необычные условия существования. В таком случае они испытают действие новых факторов естественного отбора, результатом чего явится также изменение генофонда.

4. Повышение концентрации особей в связи с ростом их численности усилит внутривидовую борьбу с теми же последствиями.

При спаде численности наблюдается распад крупных популяций. Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. При массовой гибели редкие мутации могут быть потеряны, но в случае их сохранения концентрация редких мутаций в генофонде малочисленной популяции возрастет. Кроме того, часть популяции, как правило, небольшая остается за пределами обычного ареала вида. Этот вариант,

как и при росте численности особей, приведет скорее к вымиранию вида. Однако в более редких случаях при благоприятном генетическом составе такие популяции, пережив спад численности, могут стать родоначальниками новых видов. По этим причинам популяционные волны также являются эффективным фактором преодоления генетической инертности природных популяций. Действие этого фактора, как и мутационного процесса, не является направленным. Они лишь подготавливают материал к действию других элементарных эволюционных факторов.

Установлено, что как малочисленные, так и многочисленные популяции не являются благоприятными для эволюции и возникновения новых форм живых организмов. В больших популяциях новым наследственным изменениям гораздо труднее проявиться, а в малочисленных такие изменения подвержены воздействию случайных процессов.

Изоляция, или обособленность, группы организмов означает, прежде всего, ограничение свободы скрещиваний. Эту особенность отметил, но не смог обосновать еще Ч. Дарвин. Изоляция определенной группы организмов необходима для того, чтобы воспрепятствовать скрещиванию с другими видами и передаче им, как и получению от них, генетической информации. Важное следствие изоляции – близкородственное скрещивание (инбридинг). Благодаря инбридингу рецессивные аллели, распространяясь в популяции, проявляются в гомозиготном состоянии, что снижает жизнеспособность организма. Эволюционная суть изоляции состоит в разрыве единого генофонда вида на нескольких изолированных. Причины изоляции могут быть любыми: географические границы, экологические условия, разные периоды скрещивания, особенности поведения разных групп и организмов и т.п. Изоляция препятствует снижению межпопуляционных генотипических различий и является условием сохранения, закрепления и распространения в популяциях повышенной жизнеспособности.

Существуют разные формы внутривидовой изоляции.

Пространственная изоляция возникает между популяциями, далеко отстоящими друг от друга, или разделенными географическими барьерами. Для многих наземных животных непреодолимыми преградами для распространения служат моря и реки, для водных – массивы суши. Понятно, что и расстояние, и непреодолимость барьера – понятия относительные. Они определяются биологией видов. Для малоподвижных видов животных, например улиток, расстояние в несколько сотен метров оказывается достаточным для изоляции. В то же время между популяциями ветроопыляемых растений обмен пыльцой происходит на десятки и сотни километров. Для одних видов крохотный ручей служит непреодолимым барьером, в то время как другие легко пересекают широкие реки и моря.

Кроме пространственной изоляции, встречается и *экологическая изоляция*. Эта форма биологической изоляции основывается на разнообразии организмов по экологии их размножения и предпочтительному местообитанию. Обычно они имеют предпочтение к размножению либо в определенных местах, либо в

определенные сроки. Например, в озере Севан обнаружено 6 изолированных популяций одного вида форели, имеющих различные места нереста в реках и ручьях, питающих озеро. В других случаях решающее значение имеет временная изоляция. Убедительным примером служат популяции четных и нечетных лет у тихоокеанских лососей. Цикл развития этих рыб составляет два года, после чего они поднимаются в верховья рек, впадающих в океан, нерестятся и погибают. Популяции четных и нечетных лет могут жить по соседству друг с другом, но, тем не менее, они практически никогда не скрещиваются.

Длительная внутривидовая изоляция приводит к тому, что каждая популяция эволюционирует независимо. Мутации, возникающие в одной популяции, не могут проникнуть в другую. Дрейф генов приводит к тому, что в разных популяциях фиксируются разные наборы аллелей. Естественный отбор перестраивает генетическую структуру каждой изолированной популяции на свой лад, приспособлявая каждую из них к локальным условиям.

Независимая эволюция изолированных популяций ведет к тому, что между ними увеличиваются генетические различия. Они становятся все менее похожими друг на друга по ряду морфологических, физиологических и поведенческих признаков. Это в свою очередь ведет к возникновению биологических механизмов изоляции и к видообразованию.

Естественный отбор представляет собой основную движущую силу эволюционного процесса. В природных условиях естественный отбор осуществляется исключительно по фенотипу, только через него, то есть вторично, происходит отбор генотипов, отражающих генетическую конструкцию организма. Поэтому популяция является полем действия отбора, отдельные особи – объектами действия, а конкретные признаки – точками приложения естественного отбора. *Естественный отбор – это дифференциальное выживание и размножение особей, которые отличаются друг от друга генетически детерминированными признаками.* Более приспособленные к данным условиям среды особи оставляют больше потомков, чем менее приспособленные. Мы можем измерить относительную *приспособленность* особи долей её потомков среди особей следующего поколения и, следовательно, частотой ее аллелей, которые вошли в генофонд следующего поколения.

Естественный отбор происходит автоматически. Эффективность естественного отбора зависит от его интенсивности и запаса наследственной изменчивости, накопленного в популяции.

Важнейшим свойством естественного отбора является его способность накапливать и совмещать полезные аллели. Отбор действует в каждом поколении, и в каждом поколении он начинается не с нуля, не с «чистого листа», а того состояния популяции, в которое она была приведена в результате предыдущего цикла отбора. Если в какой-то популяции из года в год высокие растения получают преимущество в выживании и размножении, то поколение за поколением в этой популяции растет частота высоких особей, и

увеличивается средних размер особей. Результаты действия естественного отбора аккумулируются, накапливаются из поколения в поколение. Все новые и новые аллели возникают в популяции за счет мутационного процесса. Каждая мутация случайна, но ее носители регулярно отбираются, и размножаются в популяции, если она хоть чуть-чуть повышает приспособленность ее носителей. Если критерием приспособленности в данной популяции является высота растения, то отбор подхватывает все аллели, которые тем или иным способом работают на этом признак, т.е. увеличивают скорость роста, эффективность использования солнечного света, воды и других ресурсов.

Способностью отбора накапливать и совмещать полезные аллели и удалять вредные обусловлена и постепенность эволюции, и возникновение изумительно сложных органов, форм и функций. Самые сложные приспособления в строении, функциях и поведении живых организмов сформировались постепенно путем систематического отбора случайно возникающих мутаций.

Объектами отбора всегда являются отдельные особи, а не популяции и не виды. Ни одно приспособление, сколь угодно полезное для вида, не сможет быть подхвачено естественным отбором и распространиться в популяции, если оно вредно для конкретных особей.

В зависимости от результата различают стабилизирующую, движущую и дизруптивную формы естественного отбора. Стабилизирующий отбор сохраняет в популяции средний вариант фенотипа. Такой отбор устраняет из воспроизводства крайние варианты и приводит к преимущественному размножению типичных организмов. Стабилизирующий отбор выполняет консервативную роль, то есть сохраняет результаты предшествующих этапов эволюции.

Движущий (направленный) отбор обуславливает последовательное изменение фенотипа в определенном направлении. Это означает сдвиг средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления. При изменении условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде. После закрепления нового значения признака движущий отбор сменится стабилизирующим. Движущий (направленный) отбор составляет основу искусственного отбора растений и животных.

Дизруптивный (разрывающий) отбор сохраняет несколько разных фенотипов с одинаковой приспособленностью. Этот отбор действует против особей со средним или промежуточным значением признаков. Результатом его действия является разрыв популяции по определенному признаку на несколько групп.

Образование видов – результат микроэволюции.

3.2 Способы видообразования

В зависимости от того, где и как возникает репродуктивная изоляция между исходным и нарождающимся видом или видами, выделяют 2 основных

способа видообразования. *Аллопатрическое* (от греч. *allos* – другой, *patris*-родина) видообразование происходит в том случае, когда нарождающиеся виды оказываются пространственно разобщенными, отделенными друг от друга и от исходного вида труднопреодолимыми географическими барьерами. Ученые предполагают, что в особых случаях репродуктивная изоляция может возникнуть между определенными особями и всей остальной популяцией в пределах одной территории. Такой способ видообразования называют *симпатрическим* (от греч. *syn* – вместе, *patris*-родина).

Аллопатрическое видообразование (географическое). Пространственная изоляция может возникать в ходе распространения вида по ареалу. На пике численности обычно усиливается миграция особей, и ареал вида расширяется. В период спада численности этот ареал фрагментируется и прежде большая единая популяция распадается на серию мелких частично изолированных популяций. Глобальные изменения климата, наступление ледников или пустынь, дрейф материков, горообразование, изменение русел рек – все эти события также могут приводить к фрагментации ареалов. В историческое время фрагментация ареалов многих животных и растений была обусловлена деятельностью человека. Вырубка лесов, распашка полей, прокладка железных и шоссейных дорог, газо- и нефтепроводов привели к тому, что многие популяции оказались отрезанными друг от друга, их численность снижалась, и обмен мигрантами между ними резко сократился.

Две популяции одного вида, обитающие на разных краях его ареала, могут отличаться друг от друга по морфологии, физиологии, поведению столь же значительно, как и разные родственные виды. Как правило, мы не знаем, способны ли представители крайних популяций скрещиваться и давать плодовитое потомство, просто потому, они некогда не встречаются друг с другом в природе.

Отдаленные популяции одного и того же вида оказываются репродуктивно изолированными друг от друга. При этом в разных популяциях вырабатываются разные механизмы этой изоляции. В одном случае – это различия в размерах тела, которые делают невозможными межпопуляционные скрещивания, в другом – несовместимость генетических систем, контролирующая спаривание хромосом в мейозе, которая приводит к стерильности гибридов. Если две популяции оказываются на долгое время географически изолированными друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, то они, в конечном счете, могут стать генетически несовместимыми, даже если они и живут в одинаковых условиях.

Классический пример аллопатрического видообразования — эндемичные виды, возникшие на островах. Вьюрки на Галапагосских островах, описанные впервые Ч. Дарвином, — свидетельство эффективности аллопатрического видообразования. Молекулярный анализ их ДНК показывает, что при всем удивительном морфологическом многообразии видов Дарвиновых вьюрков, все они являются потомками одного единственного континентального вида. Его представители попали на Галапагоссы несколько миллионов лет назад и дали

начало четырех основным линиям. Молекулярные часы эволюции позволяют установить последовательность их дивергенции. Наиболее древняя из них - линия насекомоядных вьюрков. Позднее выделилась линия вьюрков – вегетарианцев, которые питаются лепестками цветов, почками и плодами. Затем от этой линии выделилось еще две, с более мощными клювами. Древесные вьюрки использовали их для извлечения насекомых из стволов деревьев, а наземные для питания твердыми семенами. Образование разных видов вьюрков происходило на разных островах и шло, таким образом, по пути аллопатрического видообразования.

Симпатрическое видообразование. Большинство ученых сходятся во мнении, что аллопатрическое видообразование было основной причиной возникновения множества видов животных растений. Однако известны примеры обитания нескольких (а иногда и многих) близкородственных видов на одной территории. Например, в африканском озере Виктория, которое образовалось всего 12 тыс. лет назад, обитают более 500 видов рыб-цихлид, отличающиеся друг от друга по морфологии, образу жизни, поведению и ряду других признаков. Молекулярно-генетический анализ показывает, что все они произошли от одного общего предка.

Для объяснения такого рода явлений была предложена гипотеза *симпатрического* видообразования. Она предполагает, что репродуктивная изоляция может возникнуть в пределах одной территории. Были высказано несколько гипотез о том, как это происходит.

Репродуктивная изоляция может возникать на основе геномных и хромосомных перестроек. Так, например, полиплоидия может служить надежным и эффективным способом репродуктивной изоляции. Гибриды между растениями с разной степенью плоидности почти всегда стерильны. Здесь, однако, возникает серьезная проблема. Если перестройка вызывает стерильность у гетерозигот, то она практически не имеет шансов размножиться и распространиться в популяции. Эта проблема довольно легко разрешается, если носитель перестройки может размножаться вегетативно. В таком случае в пределах одной территории довольно быстро появляется группа его потомков, которые способны скрещиваться друг с другом и репродуктивно изолированы от всей остальной популяции, обитающей на той же территории. Видимо именно поэтому полиплоидия часто встречается у видов растений, способных к вегетативному размножению и у животных способных к партеногенезу, и крайне редко у видов с половым размножением.

Одним из вариантов симпатрического видообразования является *гибридогенное видообразование*. В этом случае частичное преодоление барьера репродуктивной изоляции между двумя симпатрическими видами может привести к возникновению нового вида, который оказывается изолированным от обоих родительских видов. Свидетельствами в пользу этого пути видообразования являются некоторые партеногенетические виды ящериц, аллополиплоидные виды растений.

Другим путем к симпатрическому видообразованию может быть экологическая специализация. Одни паразитические виды оказываются крайне специализированными по хозяину: они паразитируют только на нем одном. Другие виды могут использовать несколько видов-хозяев. Среди них выделяются такие, которые образуют так называемые «расы по хозяину». Представители этих рас могут использовать несколько видов, но в силу своих генетических особенностей, предпочитают какой-то один вид-хозяин. Углубление такой специализации за счет дизруптивного отбора может привести к симпатрическому видообразованию. Изоляция может формироваться и поддерживаться благодаря разобщению сезонов размножения.

Не следует думать, однако, что аллопатрическое и симпатрическое видообразование являются взаимоисключающими путями эволюции. В пределах общего сплошного ареала вида всегда существует микрогеографическая гетерогенность. Некоторые районы внутри ареала не подходят для большинства особей, однако, отдельные представители того же вида, в силу своих генетических особенностей оказываются способными жить и размножаться в этих районах. Если такие локальные группы существуют достаточно долго в относительной изоляции от остальных, они могут дать начало новым видам.

3.3 Макроэволюция

Макроэволюция это процесс формирования крупных систематических групп: типов, классов, отрядов.

К макроэволюционным закономерностям относятся следующие.

Прогрессивная направленность эволюции в целом, которая проявляется в появлении организмов со все более высоким уровнем организации и большей способностью приспосабливаться. В ходе эволюции образовались организмы разного уровня сложности — от простейших одноклеточных до млекопитающих. Все эти уровни (не путать с видами!) представлены в живом мире и продолжают эволюционировать. Высший уровень сложности связан с появлением и эволюцией мыслящего живого существа — человека.

Вопросы о возможных путях эволюционного процесса разработал А. Н. Северцов. Выделяют три главных направления развития, каждое из которых ведет к биологическому прогрессу: арогенез, аллогенез и катагенез, или морфофизиологический регресс.

Арогенез (от греч. *αίρο* —подъем и *genesis* — развитие), или морфофизиологический прогресс. Это эволюционное направление сопровождается приобретением крупных изменений строения, существенно повышающих уровень организации — *ароморфозов*. Изменения в строении животных в результате возникновения ароморфозов не являются приспособлениями к каким-либо специальным условиям среды, они носят общий характер и дают возможность расширить использование условий внешней среды.

Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к макроэволюции.

Аллогенез (от греч. *allos* – иной и *genesis* – развитие). Это эволюционное направление сопровождается приобретением идиоадаптаций, или алломорфозов. *Идиоадаптация* (от греч. *idios*–особенность и лат. *adaptation*–приспособление) – приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации. К идиоадаптациям относятся покровительственная окраска животных, колючки растений. Плоская форма тела скатов и камбалы.

После возникновения ароморфозов и особенно при выходе группы животных в новую среду обитания начинается приспособление отдельных популяций к условиям существования именно путем приобретения идеоадаптаций.

Крайняя степень приспособления к очень ограниченным условиям существования носит название специализации. Специализация снижает эволюционные возможности группы и при быстром изменении условий среды приводит к вымиранию.

Катагенез (от греч. *kata* – движение вниз и развитие), или морфофизиологический регресс. Это эволюционное направление сопровождается упрощением организации. Упрощение организации ведет к исчезновению органов активной жизни и носит название дегенерации. Общая дегенерация наблюдается у многих форм организмов и связана главным образом с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни. Однако общая дегенерация, существенно изменяющая облик организмов, не затрагивает кардинальных черт организации данной систематической группы.

4 Направления эволюции

Направление эволюции каждой систематической группы определяется взаимоотношениями между особенностями среды, в которой протекает эволюция данного таксона, и его генетической организацией, которая сложилась в ходе его предшествующей эволюции.

Дивергенция (от лат. *divergo*- расхождение) расхождение признаков у видов, происходящих от общего предка. Дивергенция начинается на популяционном уровне, Она обусловлена различиями в условиях среды, в которых обитают и к которым по-разному приспособляются под действием естественного отбора дочерние виды. Определенную роль в дивергенции играет и дрейф генов. Дивергенция обуславливает увеличение числа видов и продолжается на уровне надвидовых таксонов. Именно дивергентной эволюцией обусловлено поразительное разнообразие живых существ.

Ярким примером дивергенции может служить изменение конечностей млекопитающих в ходе их приспособления к разным условиям среды. *Структуры и органы, имеющие общее происхождение называют гомологичными.* Примерами гомологичных органов у растений являются усики

гороха, иглы барбариса, колючки кактуса – это все видоизмененные листья. Гомология конечностей у позвоночных столь выражена, что сходные элементы прослеживаются спустя сотни миллионов лет после начала дивергенции.

С развитием молекулярной генетики и расшифровкой отдельных генов и целых геномов стало ясно, что дивергенция – это основное направление эволюции. Было показано, например, что различия в формировании конечностей у разных таксонов позвоночных (рыб, птиц, млекопитающих) обусловлены дивергенцией основных генов, направляющих этот процесс. Появилась возможность выяснить, какой из факторов эволюции обуславливал дивергенцию тех или иных элементов генов на разных этапах эволюции. Гены, контролирующие давно сложившиеся функции, например, гены домашнего хозяйства, дивергировали очень медленно, находясь под постоянным давлением стабилизирующего отбора. При этом дивергенция, как правило, ограничивалась нейтральными, синонимическими заменами нуклеотидов и, следовательно, была обусловлена дрейфом генов. В то же время дивергенция эволюционно молодых генов имела явно приспособительный характер.

Дивергировать могут не только виды, но и роды, семейства, отряды. Дивергенция любого масштаба есть результат действия естественного отбора в форме группового отбора. Групповой отбор основан также на индивидуальном отборе внутри популяции. Вымирание вида происходит вследствие гибели отдельных особей. При этом своеобразие морфологических особенностей организмов, приобретаемых в процессе дивергенции, имеет единую основу – генофонд родственных форм.

Конвергенция (схождение признаков) наблюдается в тех случаях, когда неродственные таксоны приспосабливаются к одинаковым условиям. О конвергенции говорят в тех случаях, когда обнаруживается внешнее сходство в строении и функционировании какого-либо органа, имеющего у сравниваемых групп живых организмов совершенно разное происхождение. Например, крыло стрекозы и летучей мыши имеют общие черты в строении и функционировании, но формируются в ходе эмбрионального развития из совершенно разных клеточных элементов и контролируются разными группами генов. Такие органы называют *аналогичным*. Они внешне сходны, но различны по происхождению, они не имеют филогенетической общности. Сходство в строении глаз у млекопитающих и головоногих моллюсков — другой пример конвергенции. Они возникли независимо в ходе эволюции и формируются в онтогенезе из разных зачатков.

Параллелизм - такое эволюционное явление, когда сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на сходных изменениях одних и тех же гомологичных структур. В качестве примера морфологического параллелизма можно указать на большое сходство формы тела у акулы, ихтиозавра (вымершей рептилии) и дельфина. Предки ихтиозавров и предки дельфинов были наземными животными. По мере освоения ими водной среды эволюция осевого скелета этих животных шла на основе гомологичных зачатков позвоночного столба в сходных условиях. Сходные направления

естественного отбора привели к возникновению форм животных с близкими гидродинамическими характеристиками. Примером функционального параллелизма может служить возникновение крыльев птеродактилей, птиц и летучих мышей. Несмотря на то, что они устроены по-разному, они, очевидно, являются модификациями одного и того же органа - передней конечности, возникли в результате естественного отбора в сходных экологических нишах и выполняют одинаковые функции.

Другой причиной параллелизма может быть относительно высокая вероятность сходных мутаций одних и тех же генов. Согласно закону гомологических рядов Н.И.Вавилова родственные виды характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Так, например, для многих видов бабочек характерно наличие на крыльях глазков разной формы, величины и окраски. При этом ближайшие родственники этих бабочек этих глазков не имеют. Очевидно, что этот признак возникал независимо у разных видов, а не был унаследован от общих предков. От них все виды бабочек унаследовали гены, мутации которых приводят к образованию глазков.

Пути эволюции органического мира либо сочетаются друг с другом, либо сменяют друг друга, причем ароморфозы происходят значительно реже идиоадаптации. Но именно ароморфозы определяют новые этапы в развитии органического мира. Возникнув путем ароморфоза, новые, высшие по организации группы организмов занимают другую среду обитания. Далее эволюция идет по пути идиоадаптации, иногда и дегенерации, которые обеспечивают организмам освоение новой для них среды обитания.

Законы эволюции на уровнях выше видового вытекают из принципов, работающих на популяционно-видовом уровне. Однако, чем дальше в прошлое, тем менее определенно мы видим детали эволюционного процесса, тем менее точно мы можем датировать ископаемые останки. Когда их возраст около 1 млн. лет, точность датировки колеблется в пределах нескольких тысяч лет. Ископаемые останки динозавров, которые жили около 120 млн. лет назад, ученые могут датировать с точностью до десятков или сотен тысяч лет. Для эпохи трилобитов (400 млн. лет назад) максимальная точность датировки падает до полумиллиона лет. Чем дальше в глубь времен, тем меньше мы находим ископаемых останков. Изменения морфологии, которые в далеком прошлом, происходили в течение десятков и сотен тысяч лет, десятков и сотен тысяч поколений, иногда кажутся в палеонтологической летописи, практически мгновенными. Это создает большие трудности в изучении конкретных механизмов эволюционных изменений имевших место в далеком.

Иногда создается иллюзия, что тот или иной таксон образовался в результате резкого изменения организации предковой формы. Некоторые ученые пытались объяснить такие изменения появлением единичных крупных мутаций. Это предположение не выдерживает критики. Любой фенотипический признак есть результат согласованного действия множества генов. Чем сильнее фенотипический эффект мутации любого гена, вовлеченного в эти

взаимодействия, тем выше вероятность, что она окажется губительной для ее носителей.

Новый крупный таксон, например, класс птиц, не мог возникнуть сразу, этому предшествовал длительный процесс, причем существовала серия промежуточных видов, у которых темпы эволюции отдельных органов и структур резко отличались. Развитие одних органов шло с большим опережением, другие развивались медленно. На примере ископаемого существа — археоптерикса видно, что по многим признакам (наличие зубов, несросшиеся позвонки хвоста, строение грудины, и др.) этот вид очень похож на рептилий. В то же время у археоптерикса есть и признаки, типичные только для птиц: перья, вилочковая кость, большие глаза, крылья и т. д. Обнаруживается также немало промежуточных признаков. Таким образом, археоптерикс обладает значительной *мозаичностью* организации — новые, типичные для птиц свойства сочетаются с большим количеством черт организации рептилий. Если бы развитие птиц в ходе эволюции не состоялось, то, обнаружив останки археоптерикса, ученые без колебаний отнесли бы этот вид к рептилиям.

Освоение новой среды обитания сопровождается интенсивным естественным отбором по некоторым признакам. Для предков птиц таким признаком было крыло и структуры с ним прямо связанные. Соответствующий орган, структура или функция эволюционируют очень быстро, тогда как другие отстают. Таким образом, отмечается не взаимосвязанное и плавное образование всех элементов формирующегося нового типа организации, в данном случае птиц, а *мозаичная эволюция*, т. е. смешение старых и новых признаков.

5 Правила эволюции

Правило необратимости эволюции. Эволюция – процесс необратимый: группа организмов не может вернуться к прежнему состоянию. Уже осуществленному в ряду их предков. Первым на необратимость эволюции указал сам Ч. Дарвин: «Если вид исчез с лица Земли, то нет оснований думать, что та же самая тождественная форма когда-либо появится вновь». Это легко понять, ибо при полном вымирании данного вида исчезает та генетическая линия, которую он представляет. Условия существования также никогда не остаются неизменными, постоянно меняются и отношения со средой, изменяется, следовательно, и вид. Если какая либо группа организмов в процессе эволюции вновь возвращается в среду существования предков, то приспособление к ней будет неизбежно иным.

Принцип необратимости в более узком смысле по отношению к эволюции отдельных органов был обоснован бельгийским палеонтологом Луи Долло. Согласно принципу Долло, орган, подвергшийся редукации, никогда не появляется вновь, если даже потомки попали в прежние экологические условия,

и вновь возникла потребность в утраченном органе. В этом случае развивается новый орган, функционально заменяющий старый, но формирующийся совсем из других зачатков и, следовательно, ему не гомологичный.

Из генетики известно о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций. Обратная мутация по конкретному признаку может привести к повторному возникновению данного аллеля, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не всего фенотипа. Главное заключается в том, что мутантный ген, идентичный гену предков, будет действовать среди большого числа совершенно новых генов, возникших в процессе эволюции, т.е. в иной генотипической среде. Уже поэтому не может развиваться признак, тождественный предковому.

Правило происхождения новых видов от неспециализированных предков (Э.Коп, 1896). Новые крупные группы организмов берут начало не от специализированных представителей предков, а от их сравнительно не специализированных групп. Подтверждение этого правила прослеживается в ряду эволюции: кистеперые рыбы – амфибии – рептилии - млекопитающие. Эти новые группы либо остаются не специализированными, либо идут по пути прогрессирующей специализации.

Правило прогрессирующей специализации. Это правило сформулировал в 1876г. Ш. Депере: группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокого приспособления к узким условиям существования (питание только одним родом пищи, обитание в постоянных и однородных условиях среды и т.п.). Но при изменении условий жизни такие группы подвержены опасности вымирания. Этот факт обобщен в правиле «более высоких шансов вымирания глубоко специализированных форм» О. Марша: при изменении условий среды быстрее вымирают специализированные формы, генетические резервы которых для дальнейшей адаптации снижены. В.И. Вернадский указывал: «По мере хода геологического времени выживающие формы увеличивают размеры (следовательно, и вес) и затем вымирают». В итоге нарушается *закон оптимальности* (Н.Ф. Реймерс, 1994), согласно которому любая система функционирует с наибольшей эффективностью в некоторых характерных для нее пространственно-временных пределах. Другими словами, никакая система не может сужаться или расширяться до бесконечности. Размер системы должен соответствовать выполняемым функциям.

Правило чередования главных направлений эволюции. Чередование главных направлений отражает распространенную эволюционную тенденцию в филогенезе практически всех групп.

Таким образом, эволюция представляет собой непрерывный процесс возникновения и развития новых адаптаций. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную

зону и непрерывно ведут к быстрому эволюционному развитию этих групп в новом направлении, к более высокому уровню организации.

6 Словарь терминов

Автогенез — учение, пытающееся объяснить эволюцию организмов действием только внутренних факторов.

Адаптация₁ – морфологический или функциональный признак организма, позволяющий ему лучше приспособиться к условиям существования; эволюционный процесс, посредством которого организмы приспособляются к окружающей среде.

Адаптация₂ (лат. *adaptatio* — приспособление) — приспособление функций и строения организма к условиям существования.

Адаптивная радиация – возникновение адаптации среди видов, происходящих от общего предка, но расселившихся по разных экологических нишам.

Аллогенез (от греч. *allo* — разный и *genesis* — развитие) — развитие группы живых организмов внутри одной адаптивной зоны с возникновением большого числа близких форм, различающихся приспособлениями одного масштаба.

Аллопатрическое видообразование (от греч. *allos* – другой, *patris*-родина) происходит в том случае, когда нарождающиеся виды оказываются пространственно разобщенными, отделенными друг от друга и от исходного вида труднопреодолимыми географическими барьерами.

Аналогичные органы — это органы, имеющие внешнее сходство и выполняющие одинаковые функции, но имеющие разное происхождение. Эти органы свидетельствуют лишь о сходном направлении приспособлений организмов, определяемом в процессе эволюции действием естественного отбора.

Ареал - часть земной поверхности (или акватории), в пределах которой встречается данный вид.

Арогенез (от греч. *airo* — поднимаю и *genesis* — развитие) — эволюционный путь развития группы организмов с выходом в новую адаптивную зону под влиянием приобретения каких-то принципиально новых приспособлений.

Ароморфоз (арогенез) — морфо-физиологический прогресс, одно из главных направлений биологического прогресса живых существ, при котором в ходе эволюции усложняется их организация; качественный скачок в развитии живых существ, повышающий как уровень организации, так и приспособленность вида к новым условиям, что способствует расширению его ареала (переход от рептилиеподобных к млекопитающим). После изменений по типу ароморфоза наступает период образования частных приспособительных изменений — идиоадаптаций.

Атавизм - появление у отдельных организмов данного вида признаков, которые существовали у отдаленных предков, но были утрачены в процессе эволюции.

Биологический прогресс - возрастание приспособленности организмов к окружающей среде (А.Н. Северцов).

Биологический регресс — явление, противоположное биологическому прогрессу. Он характеризуется снижением численности особей вследствие превышения смертности над рождаемостью, сужением или разрушением целостности ареала, постепенным или быстрым уменьшением видовой многообразия группы.

Биогенез - 1) процесс возникновения, зарождения живого; 2) теории, отрицающие появление жизни на Земле в результате возникновения живых существ из неживой материи.

Биогенетический закон — закономерность развития живой природы, состоящая в том, что индивидуальное развитие особи (онтогенез) является коротким и быстрым повторением важнейших этапов эволюции вида (филогенез).

Борьба за существование – основной фактор эволюции. Термин «борьба за существование» Ч. Дарвин понимал в широком смысле как любую зависимость организмов от всего комплекса условий окружающей его живой и неживой природы. Борьба за существование – это совокупность многообразных и сложных отношений, существующих между организмами и условиями среды.

Вид - это генетически стабильная система, совокупность популяций, особи которых способны в природных условиях к скрещиванию с образованием плодovитого потомства и занимают определённую область географического пространства (ареал).

Видообразование - процесс образования новых видов из предковых.

Ген₁ - функциональная единица наследственности; участок молекулы ДНК (у высших организмов) и РНК (у вирусов и фагов), определяющий развитие одного или нескольких признаков (признаки биохимические, физиологические, биофизические).

Ген₂ (греч. *genos* — род, происхождение) — единица наследственного материала, ответственная за формирование какого-либо элементарного признака.

Генетика - наука о наследственности и изменчивости.

Генетический дрейф - изменение частот генов в ряду поколений, происходящее в результате случайных флуктуаций.

Генетическим кодом - определенные сочетания нуклеотидов и последовательность их расположения в молекуле ДНК, несущие информацию о структуре белка.

Генная инженерия - создание новых форм живого путём непосредственного изменения их генетического аппарата.

Геном — совокупность генов, содержащихся в одинарном наборе хромосом данного организма.

Генотип - совокупность всех наследственных свойств особи, наследственная основа организма, составленная совокупностью генов (геномом).

Генотип — совокупность всех генов, локализованных в хромосомах данного организма; совокупность всех наследственных факторов организма; генотип определяет фенотип.

Генотипическая изменчивость - при генотипической изменчивости происходит изменение наследственного материала и, обычно, эти изменения наследуются. Это основа разнообразия живых организмов.

Генофонд₁ - совокупность генотипов всех особей популяции.

Генофонд₂ — качественный состав и относительная численность разных форм (аллелей) различных генов в популяциях того или иного вида организмов.

Гетерозис — ускорение роста и увеличение размеров, повышение жизнестойкости и плодовитости гибридов первого поколения при различных скрещиваниях, как животных, так и растений. Во втором и последующих поколениях гетерозис обычно затухает.

Дивергенция₁— расхождение признаков организмов в ходе эволюции.

Дивергенция₂ — независимое образование различных признаков у родственных организмов.

Дрейф генов - процесс случайного, ненаправленного изменения частот аллелей в популяциях. Дрейф генов действует в популяциях любой численности, но чем меньше популяция, тем сильнее его эффекты.

Естественный отбор₁ – 1) дифференциальное воспроизведение различных генотипов, обусловленное их различной приспособленностью; 2) изменение частоты генетических признаков в популяции в результате избирательного выживания и размножения особей, обладающих этими признаками.

Естественный отбор₂ — процесс выживания и воспроизведения организмов, наиболее приспособленных к условиям среды, и гибели в ходе эволюции неприспособленных; следствие борьбы за существование.

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

Изменчивость - разнообразие свойств и признаков у особей различной степени родства. Способность живых организмов изменять свои свойства. Выделяют наследственную (генотипическую) и ненаследственную (модификационную) изменчивости.

Изменчивость модификационная – изменение фенотипа (совокупность внешних и внутренних признаков, процессов жизнедеятельности организма), не связанное с изменением генотипа (совокупность генов в организме). Пределы модификационной изменчивости признака – норма реакции.

Изменчивость неопределенная – это возникновение разнообразных незначительных отличий у особей одного и того же вида, сорта, породы, которыми, существуя в сходных условиях, одна особь отличается от других. Характер изменчивости определяется не столько условиями среды, сколько наследственными особенностями организма, его состоянием.

Изменчивость комбинативная – результат рекомбинации генов при скрещивании организмов. Причины рекомбинации генов – перекрест и обмен участками гомологичных хромосом, случайный характер распределения хромосом между дочерними клетками в ходе мейоза, случайное сочетание гамет при оплодотворении, взаимодействие генов.

Изоляция₁ — возникновение любых барьеров, ограничивающих свободное скрещивание. Различают пространственную и биологическую изоляцию.

Изоляция₂ — это постоянное ограничение свободного скрещивания особей разных популяций или внутри одной популяции.

Инадаптация — совокупность несовершенных приспособлений, возникающая у отдельных групп животных в ходе эволюции и обуславливающая впоследствии вымирание этих групп.

Ископаемые переходные формы — формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп.

Катагенез (от греч. kata — движение вниз и genesis — развитие) — особый путь эволюции, связанный с проникновением организмов в более простую среду обитания и резким упрощением строения и образа жизни.

Конвергенция₁ – возникновение у различных по происхождению видов и биотических сообществ сходных внешних признаков в результате аналогичного образа жизни и приспособления к близким условиям среды.

Конвергенция₂ (в биологии) — схождение признаков в процессе эволюции неблизкородственных групп организмов, приобретение ими сходного строения в результате существования в сходных условиях и одинаково направленного естественного отбора.

Козволюция – относительно параллельная и вместе с тем совместная, взаимосвязанная эволюция. Термин сейчас, как правило, применяется для системы «общество-природа». Предполагается, что природа и общество развиваются согласованным образом воздействуя друг на друга.

Макроэволюция - происхождение надвидовых таксонов (родов, отрядов, классов, типов, отделов). В общем смысле макроэволюцией можно назвать развитие жизни на Земле в целом, включая ее происхождение.

Микроэволюция - эволюционные преобразования внутри вида на уровне популяций и дефов, ведущие к внутривидовой дивергенции и видообразованию. В рамках микроэволюции рассматривают аллопатрию и симпатрию.

Мимикрия - подражание менее защищенного организма одного вида более защищенному организму другого вида (или предметам среды).

Мутагенез — процесс возникновения наследственных изменений (мутаций), появляющихся естественно или вызываемых различными физическими и химическими факторами — мутагенами.

Мутагены - химические вещества, вызывающие изменения в наследственном веществе (мутации).

Мутуализм - один из видов взаимосвязи организмов. Каждый организм может жить отдельно, но связанные друг с другом, они извлекают из своего сожительства взаимную выгоду.

Мутации₁ — стойкие изменения наследственных структур живой материи, ответственных за хранение и передачу генетической информации.

Мутации₂ (лат. *mutatio* — изменение, перемена) — возникающие естественно или вызываемые искусственно изменения наследственных свойств организма в результате перестроек и нарушений в генетическом материале организма — хромосомах и генах; мутации — основа изменчивости в живой природе.

Наследственность — свойство организма повторять в роду поколений сходные типы обмена веществ и индивидуального развития в целом; обеспечивается самовоспроизведением материальных единиц — генов, катализированных в специфических структурах ядра клетки (хромосомах) и цитоплазмы.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма; последовательность морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента его зарождения до конца жизни.

Отбор естественный - это дифференциальное выживание и размножение особей, которые отличаются друг от друга генетически детерминированными признаками.

Отбор искусственный — это процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путем систематического сохранения и размножения особей с определенными, ценными для человека свойствами.

Палеоантропология — раздел антропологии, изучающий физический тип и эволюцию ископаемых людей — архантропов, палеоантропов и древних неантропов.

Палеоботаника — отрасль биологии, изучающая ископаемые растения.

Палеолит — древний каменный век. Начало палеолита — около 2 млн. лет до н.э., конец палеолита — 10—8 тыс. лет до н.э.

Палеонтология — наука об организмах минувших геологических периодов, сохранившихся в виде ископаемых остатков, следов их жизнедеятельности и др.

Палеонтологические ряды — ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза (от греч. *phylon* — род, племя, *genesis* — происхождение).

Параллелизм - такое эволюционное явление, когда сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на сходных изменениях одних и тех же гомологичных структур.

Популяционные волны — колебания численности особей в популяции.

Популяция₁ — совокупность особей одного вида, более или менее длительно занимающая определенное пространство и воспроизводящая себя в

течение многих поколений; особи одной популяции с большей вероятностью скрещиваются друг с другом, чем с особями других популяций.

Популяция₂ (лат. *populus* — народ, население) — совокупность особей одного вида, населяющая некоторую территорию, относительно изолированная от других и обладающая определенным генофондом; рассматривается как элементарная единица эволюции.

Симпатрическое видообразование (от греч. *syn* — вместе) - новый вид зарождается в пределах одной популяции материнского вида с возникновением биологической изоляции.

Факторы эволюции - движущая сила, вызывающая и закрепляющая изменения в популяциях как элементарных единицах эволюции. Важнейшими факторами эволюции являются: мутационный процесс и естественный отбор.

Фенотип₁ - совокупность всех фенотипов, сформировавшихся в процессе его индивидуального развития.

Фенотип₂ — совокупность всех признаков организма, обусловленных его генотипом.

Филогенез₁ — процесс исторического формирования некоторой систематической группы организмов (таксона).

Филогенез₂ – это необратимое направленное развитие живой природы, сопровождающееся образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни.

Эволюция₁ (лат. *evolutio* — развертывание) — одна из форм движения в природе и обществе — непрерывное, постепенное количественное изменение в отличие от революции.

Эволюция₂ - непрерывное, постепенное количественное изменение. Необратимое и направленное историческое развитие живой природы.

Эволюционная теория - комплекс знаний об общих закономерностях и движущих силах исторического развития живой природы. Основой эволюционной теории служит утверждение о том, что все ныне существующие организмы произошли от ранее существовавших путем длительного их изменения под воздействием внешних и внутренних факторов.

7 Литература, рекомендуемая для изучения темы

1. Белкин П.Н. Концепции современного естествознания: учеб. пособие для вузов/ П.Н. Белкин.- М.; Высш. шк.,2004.-335с.
2. Мамонтов С.Г.Биология: учебник для высш. учеб. заведений / С.Г. Мамонтов, В.Б. Захаров, Т.А.Козлов; под ред. С.Г. Мамонтова.- М.: Издательский центр «Академия», 2006.-576с.
3. Дубнищева Т.Я. Концепции современного естествознания: учебник / Т.Я. Дубнищева, под ред. акад. РАН М.Ф.Жукова - Новосибирск: ООО «Издательство ЮКЭА», 1997;-832с.
4. Концепции современного естествознания: учебник для вузов /под ред. В.Н Лавриненко, В.П. Ратникова. - М.: Культура и спорт, ЮНИТИ, 1997. -271с.
5. Горелов А.А. Концепции современного естествознания: учебное пособие, практикум, хрестоматия для вузов/А.А. Горелов - М.: Гуманит. изд. центр ИПАДОС, 1993.-512С.
6. Потеев М.И. Концепции современного естествознания/М.И. Потеев - СПб.: И-1Д-В0 «Питер», 1993. - 352с.
- 7.Концепции современного естествознания: учебник для вузов /под ред. В.Н. Лавриненко, В.П. Ратников. - М.: ЮНИТИ-ДАНА, 1999. -303с.
8. Рузавин Г.И. Концепции современного естествознания: учебник для вузов/Г.И. Рузавин - М.: Культура и спорт, ЮНИТИ, 1999. - 228с.
9. Солопов Е.Ф. Концепции современного естествознания: учебник для вузов/Е.Ф. Солопов - М.: ВЛАДОС, 1999. - 232с.
10. Бабушкин А.Н. Современные концепции естествознания: лекции по курсу/А.Н. Бабушкин - СПб.: Изд-во «Лань», 2000. - 208с.
11. Карпенков С.Х. Концепции современного естествознания: учебник для вузов/С.Х. Карпенков - изд. 2-е, испр. и доп. - М.: Академический Проект, 2000. - 639с.
12. Концепции современного естествознания: учебное пособие для студентов гуманитарных факультетов университетов /под. общей ред. В.А. Любичанковского; В.А. Любичанковский, М.Г. Кучеренко, Ю.Д. Белоусов, Л.А. Горохов - 4-е изд., доп.— Оренбург: Изд-во ОГУ, 2000. — 166с.
13. Любичанковский В.А. Культурология: естественнонаучная составляющая культуры личности: учебное пособие/В.А. Любичанковский — Оренбург: Изд-во ОГУ, 2001. 103с.
14. Найдыш В.М. Концепции современного естествознания: учебное пособие для вузов/В.М. Найдыш - М.: Гардарики, 2002. - 467с.
15. Солопов Е.Ф. Концепции современного естествознания: учебное пособие для студ. высш. учеб. заведений/Е.Ф. Солопов - М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001.-232с.