

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ИНГУШСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

Курс лекций по дисциплине «Теория эволюции»

Преподаватель – Батхиев А.М, к.б.н., доцент

Содержание

Тема 1: Введение в теорию эволюции. Антиэволюционные взгляды.....	4-10
Тема 2: Многообразие эволюционных теорий.....	11-14
Тема 3. Додарвиновский период в биологии.....	15-20
Тема 4: Естественнонаучные предпосылки возникновения дарвинизма.....	21-24
Тема 5: Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина.....	25-38
Тема 6: Основные этапы развития эволюционного учения Ч. Дарвина.....	39-43
Тема 7: Микроэволюция. Элементарные эволюционные факторы.....	44-52
Тема 8: Естественный отбор.....	53-61
Тема 9: Биологический вид. Видообразование.....	62-74
Тема 10: Основные закономерности макроэволюции.....	75-79
Тема 11: Главные направления эволюции.....	80-87
Тема 12: Эволюция онтогенеза, органов и функций.....	88-97
Тема 13: Механизмы макроэволюции	98-104
Тема 14: Развитие органического мира Земли	105-119
Литература.....	120

Введение

В данном курсе лекций рассмотрено современное состояние эволюционной теории, а также дан обзор основных групп организмов исторического развития. Рассматриваются многообразие эволюционных теорий; отражены важнейшие проблемы современной биологии: биологический вид и видообразование, движущие силы эволюционного процесса и ограничивающие его факторы, направленность и предсказуемость эволюции, эволюционный прогресс и др.

Данные конспекты лекций могут быть полезны студентам, обучающимся по следующим специальностям: «Биология», «Экология», а также учителям биологии.

Лекция 1.

Тема 1: Введение в теорию эволюции. Антиэволюционные взгляды.

История борьбы эволюционных и антиэволюционных взглядов

Еще в глубокой древности люди пытались ответить на вопрос: как возник окружающий их мир. Различные ответы на этот вопрос оформились как системы эволюционных и антиэволюционных взглядов.

Понятие «антиэволюционизм» объединяет множество бытовых представлений, религиозных, философских, научных концепций, отрицающих историческое развитие органического мира Земли под влиянием естественных причин. Таким образом, антиэволюционизм, по крайней мере, частично признает развитие органического мира, однако механизмы и закономерности этого развития предстают в искаженной (неадекватной) форме.

Все антиэволюционные взгляды, несмотря на их разнообразие, тесно переплетаются. Общим в них является то, что они или умозрительны, или базируются на ограниченном экспериментальном материале.

Часто антиэволюционные концепции представляют собой не что иное, как упрощенные и деформированные эволюционные теории. Поэтому некоторые антиэволюционные концепции внешне сходны с эволюционными, и различить их не всегда возможно.

Положительное значение антиэволюционных взглядов в истории биологии заключается в том, что в полемике с антиэволюционистами формировались первые, часто наивные и экспериментально неподтвержденные эволюционные теории (например, система взглядов древнеримского мыслителя Лукреция Кара, изложенная в его «Поэме о природе вещей», I век до н.э.). Антиэволюционные посылки использовались (и используются) в качестве доказательств от противного (*argumentum ex contrario*).

Антиэволюционные взгляды широко распространены в наше время. Они наиболее популярны в слоях общества, далеких от экспериментальной биологии. Иногда (особенно на бытовом уровне) при пропаганде антиэволюционных взглядов допускаются логические ошибки, основанные на невежестве аудитории.

Антиэволюционные взгляды: их содержание и анализ.

Рассмотрим некоторые наиболее распространенные антиэволюционные концепции.

I. Креационизм

Креационизм – это учение о творении (от лат. *creatio* – создание). Стихийный креационизм обнаруживается уже в самых примитивных мировоззренческих системах: в сказках и мифах. С момента возникновения на Земле разума люди пытались ответить на

вопрос: как возник окружающий их мир. Интуитивно подразумевалось, что когда-то нашего мира не было, кто-то каким-то образом создал его из ничего (*creatio ex nihilo*). Однако, как известно, «из ничего не происходит ничего» (*ex nihilo nihil fit*). Поэтому даже в креационистских построениях акт творения начинается не с нуля.

В качестве иллюстрации стихийно-креационистского мировоззрения приведем фрагмент одной из чукотских сказок (в изложении Т.З. Семушкина). «Когда-то было совсем темно. На полуденной стороне сидел Творец и думал, как бы сделать свет. Создал он ворона, послал его долбить зарю на востоке. Не справился с задачей ворон. Тогда сделал Творец маленькую птичку и послал ее долбить дыру на востоке. Весь нос избил птичка, тело ее иссохло, перья облезли. Однако долбила она зарю, и стало светло. Тогда Творец набросал на землю тюленьих костей и сказал: «Будьте люди!». Люди размножились, стали народом. Творец сделал из тальника оленей, моржей и тюленей: «Вот вам еда. Убивая их, живите». Всё».

В античном мире философской основой креационизма стал объективный идеализм Платона: «совершенны и вечны лишь идеи, а их материальные воплощения несовершенны и преходящи». Высшие формы креационизма основаны на формуле: «В начале было Слово, и Слово было у Бога, и Слово было Бог» (Евангелие от Иоанна).

В биологию креационизм проник в XVII–XVIII вв. Первоначально идеи креационизма служили аргументом в спорах со сторонниками наивного трансформизма (см. ниже), в борьбе с представлениями о самозарождении высших форм жизни. Современный креационизм претерпел существенные изменения по сравнению с креационизмом Нового времени. В частности, в роли Творца рассматривается не обязательно Бог (или богоравные существа) в библейском смысле. Функции Творца может выполнять любая сверхъестественная Сила, недоступная нашему пониманию: идеальный Всемирный Разум, различные фантастические структуры, например, волновые или фторуглеродные формы жизни, инопланетные цивилизации.

Креационизм в биологии представлен множеством вариантов.

Теизм – это учение об однократном акте творения, после которого однажды созданные виды не изменяются: «виды являются совершенно постоянными», «не возникает новых видов» (Карл Линней). Однако даже сторонники классического теизма допускали частичное изменение видов под влиянием почвенно-климатических условий и одомашнивания (доместикации); допускалось также возникновение новых видов путем гибридизации.

Концепция непрерывного творения (*creatio continua*) в биологии представлена различными формами катастрофизма. Катастрофизм (теория катастроф) – это учение о множественных актах творения. Теория катастроф рассматривает историю органического мира как чередование эпох относительно стабильного существования определенных таксономических комплексов (фаун и флор), разделенных их вымиранием и созданием новых групп организмов. Общие принципы теории катастроф сформулировал основоположник палеонтологии Жорж Кювье. Интересно, что его ученик палеонтолог-стратиграф Альсид д'Орбиньи, изучая слои осадочных пород, насчитал в истории Земли 27 катастроф, после которых организмы вновь возникали в результате актов творения. Различные формы неокатастрофизма широко распространены в настоящее время.

Концепции инволюции. Эта группа антиэволюционных взглядов основана на представлении о том, что созданные Творцом организмы наиболее совершенны и разнообразны, а в ходе развития органического мира происходит деградация организмов, снижение уровня видового разнообразия. В результате должна наступить гибель нашего мира.

Деизм – это учение об однократном акте творения, после которого мир развивается по естественным законам, независимо от воли Творца. Таким образом, Творец рассматривается лишь как Создатель, Ремесленник, Демиург, который в дальнейшем утратил контроль над миром. Философской основой деизма является томизм и агностицизм, провозглашающие примат веры над наукой. Деизм – наиболее распространенная форма современного креационизма; деистами является большинство современных ученых.

Автором концепции томизма является средневековый философ-схоласт Фома (Томас) Аквинский (1225–1274). Концепция томизма сложна и противоречива. С одной стороны, признается (XIII век!) необходимость развития науки как инструмента познания мира. Более того, Фома Аквинский предлагает использовать эксперимент, практику в качестве критерия истины. Фома Аквинский много сделал для популяризации трудов античных философов, в частности, Аристотеля. В то же время, томизм провозглашает примат веры над разумом: это означает, что, если научные и религиозные взгляды по какому-то вопросу не совпадают, то предпочтение следует отдать религиозным догмам. В настоящее время томизм широко распространен в виде неотомизма.

Сущность агностицизма заключается в невозможности познания мира (*ignoramus et ignorabimus* – не знаем и не узнаем). В биологии широко распространен частичный агностицизм: можно познать современные механизмы развития органического мира, но

невозможно проникнуть в прошлое, например, нельзя ответить на вопрос «Как возникла жизнь на Земле?»

Концепции духовного креационизма. Эта группа клерикальных (религиозных) теорий рассматривает Бога как изначальную причину и конечную цель эволюции. В частности, признается естественное происхождение человека как биологического существа, но сознание и духовная деятельность рассматриваются как результат божественного творения. Философской основой подобных теорий является неотолизм (см. выше).

II. Телеология

Телеология – это учение о конечной цели развития. Философские основы телеологии заложил Аристотель Стагирит (IV век до н. э.). В основе телеологии лежит принцип конечных причин (*causa finalis*) – все изменения происходят благодаря существованию конечной цели, то есть причина изменений находится в будущем. Конечное состояние системы называется энтелехия. Телеологические теории рассматривают эволюцию как смену поколений в единичных линиях («от амебы до человека»). Тогда вид рассматривается как сумма индивидов с их потомками, подобно генеалогическим деревьям. Графически телеологические взгляды отражаются в виде филогенетических рядов или филогенетических деревьев.

Все множество телеологических взглядов в биологии выражается в виде учения о направленном развитии органического мира. Это учение проявляется в различных формах: в виде концепций ортогенеза, номогенеза, финализма, преформизма и др.

Ортогенез. Сущность концепции ортогенеза заключается в том, что развитие живой природы по определенному пути обусловлено внутренними факторами, присущими самим организмам. Иначе говоря, направленность развития организмов определяется изначальной направленностью изменчивости. Основоположник этой концепции – Теодор Эймер (Германия, 1888 г.) – считал, что направленность исторического развития определяется взаимодействием внутренних особенностей организма и внешней среды. В настоящее время решающее значение придается внутренним факторам организма, причем эти факторы могут быть как идеальными, так и материальными (заложенными изначально в генетическом коде или физико-химических особенностях).

(Концепцию ортогенеза следует отличать от концепции ортоселекции, согласно которой направленность исторического развития обусловлена направленностью естественного отбора, причем эта направленность связана с изменением условий среды в одном направлении).

Номогенез – это учение о целесообразности изменений, отвергающее роль случайностей. Основатель этого учения – выдающийся отечественный ихтиолог Лев Семенович Берг (1922 г.). Изначальная целесообразность обусловлена физико-химическими свойствами белков. Эволюция рассматривается как продвижение группы организмов по заранее намеченному пути – каналу, или желобу. Отклонение от этого пути приводит к вымиранию группы. Л.С. Берг сформулировал «основной закон эволюции»: всем организмам присуща внутренняя сила, направленная на усложнение морфофизиологической организации. В результате один и тот же прогрессивный признак возникает в различных эволюционных линиях, что обуславливает изначально полифилетичность крупных таксонов (полифилия – происхождение таксона, то есть реально существующей группы организмов, от разных предков). С точки зрения концепции номогенеза, естественный отбор рассматривается как консерватор изменений, который не позволяет группе выйти за пределы предопределения (в настоящее время такая форма отбора называется канализирующей).

Финализм – это учение о завершённой эволюции (основоположники: Альберт Виганд, В.О. Ковалевский, XIX в.). Сущность финализма заключается в том, что группа организмов (обычно это отдельные виды) достигает совершенства эволюционным путем, и ее дальнейшая эволюция оказывается невозможной. Первостепенное значение отводится стабилизирующему отбору.

Преформизм – это также учение о предопределённости. Эволюция рассматривается как пространственно-временное развертывание уже существующих зачатков (развитие понимается буквально, например, как раз-витие веревки).

Идеи преформизма высказывали еще Аристотель, Гиппократ, Анаксагор. Философскую основу современного преформизма создал Готфрид Вильгельм Лейбниц (1714). Учение Лейбница многогранно, однако нас в нем интересует два положения:

1. Наш мир – лучший из миров, поскольку он создан Высшим Существом. Следовательно, эволюция невозможна.
2. Существует лестница существ – модель, в которой группы организмов располагаются линейно, по мере возрастания общего уровня организации. Каждая группа организмов находится на своей ступени развития и не может перейти на другую ступень. Первые представления о лестнице существ сформулировал еще Аристотель, однако Лейбниц довел эту идею до логического совершенства.

Концепцию преформизма неоднократно пытались обосновать экспериментально. Например, швейцарский естествоиспытатель Шарль Боннэ (1783), наблюдая за

партеногенетическим размножением тлей, создал теорию вложенных зародышей. Преформизм существовал в виде двух направлений: овизм и анималькулизм.

Овизм – это форма преформизма, основанная на представлении о том, что зародыш содержится в яйцеклетке: «все живое из яйца» (У. Гарвей). При этом у зародыша женского пола уже есть свои яйцеклетки, в которых имеются зародыши – и так до бесконечности (принцип матрешки). Образно говоря, в яичниках Евы уже содержались зачатки всех ее потомков.

Анималькулизм – это форма преформизма, основанная на представлении о том, что зародыш содержится в сперматозоиде. При этом у зародыша мужского пола уже есть свои сперматозоиды, в которых имеются зародыши – и так до бесконечности.

Концепции преформизма прямо противоположна концепция эпигенеза. Эпигенетики считали, что все структуры организма (клетки, ткани и органы) образуются в ходе индивидуального развития под воздействием внешних факторов (Каспар Фридрих Вольф, 1759). Таким образом, онтогенез особи оказывается независимым от судьбы предыдущих поколений, и эволюция оказывается невозможной.

Однако некоторые эпигенетики (например, французский естествоиспытатель П. Мопертюи) теорию эпигенеза дополняли теорией пангенезиса. Сущность этой теории заключается в том, что в «семени» собираются особые частицы от всех частей тела. В результате оказывается возможным наследование благоприобретенных признаков. В дальнейшем теорию пангенезиса поддерживал Ч. Дарвин.

В настоящее время концепции преформизма и эпигенеза объединяются в эколого-генетических моделях эволюции.

III. Трансформизм

Трансформизм – это учение о неограниченной изменчивости организмов.

Трансформистские представления об историческом развитии организмов – филогенезе – основаны на аналогиях с индивидуальным развитием – онтогенезом. Трансформизм предполагает прямое приспособление организмов к окружающим их условиям (Жорж Бюффон, XVIII в.) и наследование приобретенных признаков (изменения в онтогенезе становятся закрепленными в филогенезе). Например, французский натуралист Бенуа де Майе (1748) считал, что как гусеница превращается в куколку, а затем в бабочку, так и летучие рыбы могли превратиться в птиц, а от «морских обезьян» произошли обычные обезьяны.

Поздние трансформисты (первая половина XIX века) перешли от учения о всеобщей неограниченности изменений к возможности резких изменений в пределах

единого плана строения организмов (Этьен Жоффруа Сент-Илер, французский зоолог, один из основоположников сравнительной анатомии).

Классический трансформизм сыграл положительную роль в борьбе с креационизмом, однако в современных условиях концепции трансформизма могут нанести существенный урон в науке и в общественно-политической жизни (например, в форме «лысенковщины»).

Лекция 2.

Тема 2: Многообразие эволюционных теорий

1. Многообразие и классификации эволюционных теорий

2. Теория эволюции как теоретический фундамент современной биологии.

1. Многообразие и классификация эволюционных теорий

В настоящее время существует огромное разнообразие эволюционных теорий. При этом эволюционные взгляды причудливо переплетаются между собой, иногда сочетаясь с антиэволюционными концепциями.

Основное отличие эволюционных взглядов от антиэволюционных заключается в том, что эволюционисты пытаются вскрыть механизмы развития органического мира. Признается объективность этого развития. При объяснении эволюционных явлений не допускается привлечение потусторонних, сверхъестественных сил в любых формах. В логических построениях не допускается апелляция к невежеству аудитории (*argumentum ad ignorantium*– аргумент к незнанию), причем, «бремя доказательства лежит на том, кто утверждает, а не на том, кто отрицает» (*ei incumbit probatio, qui dicit non qui negat*).

Как правило, эволюционные теории основаны на огромнейшем объеме экспериментального материала, на сочетании разнообразных методов изучения эволюции. Нужно всегда помнить, что единой общепризнанной теории эволюции не существует. Объективно это связано, в первую очередь, с исключительной сложностью самого предмета исследований. Поэтому для понимания механизмов эволюции необходимо рассмотреть множество эволюционных концепций, дополняющих друг друга.

Экзогенные и эндогенные эволюционные теории.

Экзогенные (эктогенетические) теории основаны на представлении о том, что эволюция обусловлена действием внешних факторов. Различают две основные группы экзогенных теорий.

1). Жоффруизм: эволюция обусловлена прямым, непосредственным влиянием среды обитания. В природе существует всеобщая целесообразность. Каждый вид приспособлен к определенным условиям обитания. Например, троглобионты утратили органы зрения, потому что глаза в темноте не нужны. Представители: Ж.-Б. Ламарк (1809), Э.Ж. Сент-Илер (1818), Ч.Р. Дарвин (1859), Э. Геккель (1860-е гг.).

2). Мутационизм: внешние факторы (например, ионизирующее облучение) вызывают индуцированные мутации, что приводит к изменению видов.

Эндогенные (автогенетические) теории основаны на представлении о том, что эволюция обусловлена внутренними причинами развития.

- 1). Ламаркизм – развитие обусловлено волевыми причинами, стремлением организмов к совершенствованию.
- 2). Дефризианство – развитие обусловлено спонтанными мутациями. Мутабельность – свойство всего живого, независимо от действия внешних факторов. Основатели: Сергей Иванович Коржинский (1899), Гуго де Фриз (1901).

Генетические теории эволюции

Генетические теории основаны на представлении о том, что эволюцию можно свести к изменению генетического материала.

- 1). Мутационизм и дефризианство (см. выше).
- 2). Гибридогенез. Основная причина эволюции – комбинативная изменчивость. Каждый гибрид – потенциальный родоначальник нового вида (Ян Лотси, голландский ботаник, сторонник полифилетических концепций, 1916).
- 3). Преадапционизм, или теория «многообещающих уродов» – вначале новый признак возникает как уродство, но в изменившихся условиях этот признак становится полезным (французский генетик Л. Кено, начало XX века).
- 4). Нейтрализм – теория, основанная на представлении о том, что подавляющее большинство мутаций нейтрально, не подвергается действию отбора и закрепляется в популяциях случайным образом (Мотоо Кимура, вторая половина XX века).

Теории естественного отбора

Теории естественного отбора основаны на представлении о том, что ведущим и направляющим фактором эволюции является естественный отбор.

Детерминистские и стохастические теории

Эволюционный детерминизм – это представление о том, что каждое эволюционное событие имеет одну причину и одно следствие. Философскую основу детерминизма создал Пьер Симон Лаплас (конец XVIII века). Эволюционный детерминизм тесно связан с концепциями преформизма, ортогенеза и номогенеза. Фатализм – крайняя форма эволюционного детерминизма: ничтожно малое воздействие на ранних этапах эволюции может иметь глобальные последствия в будущем.

Стохастический эволюционизм – оперирует с вероятностями эволюционных событий. Одна и та же причина может привести к различным последствиям, а одно и то же эволюционное событие может иметь разные причины.

Синтетические теории эволюции

Синтетические теории эволюции – учитывают влияние разнообразных факторов на эволюционный процесс. К ним относится подавляющее большинство эволюционных теорий.

- 1). Классический ламаркизм. Учитывает и прямое влияние среды, и волевые причины.
- 2). Классический дарвинизм. Учитывает влияние среды, случайное изменение наследственности, естественный отбор.
- 3). Учение Т.Д. Лысенко. Включает трансформизм, детерминизм, учитывает влияние среды, волевые причины, естественный отбор. Подобные эволюционные теории являются эклектическими.
- 4). Классическая синтетическая теория эволюции. Учитывает влияние множества эволюционных факторов. Полностью исключает телеологию, креационизм, жоффруизм и ламаркизм.

2. Теория эволюции как теоретический фундамент современной биологии

Все множество эволюционных теорий представляет собой теоретический фундамент современной биологии: «Нет ничего практичнее хорошей теории» (Л. Больцман).

Теория эволюции тесно связана с другими разделами биологии: молекулярной биологией, цитологией, биологией развития, генетикой, экологией, палеонтологией и палеоботаникой, систематикой, анатомо-морфологическими дисциплинами, биологией человека, – а также с другими естественными науками: физикой, химией, географией.

С одной стороны, теория эволюции широко использует методы перечисленных наук для своего собственного развития. С другой стороны, теория эволюции является организующим началом для всего современного естествознания, что способствует формированию целостной картины мироздания.

Теория эволюции проникает и в те области человеческой деятельности, которые не связаны непосредственно с биологией: в философские и религиозные системы, в литературу и искусство.

Практическое значение теории эволюции заключается, прежде всего, в том, что она, наряду с классической генетикой, образует теоретический фундамент современной селекции (по образному выражению Н.И. Вавилова «...селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека»).

В связи с исключительно высокими темпами развития биотехнологии теория эволюции образует теоретический фундамент и этой области человеческой деятельности,

поскольку позволяет предсказать возможные последствия вторжения человека в самые сокровенные тайны жизни.

И, наконец, теория эволюции непосредственно используется при решении проблем, связанных с необходимостью сохранения биологического разнообразия на всех его уровнях: популяционном, видовом и экосистемном. Таким образом, теория эволюции непосредственно используется при разработке природоохранных мероприятий.

1. Античные и средневековые взгляды на живую природу

2. Описательный период в биологии

1. Античные и средневековые взгляды на живую природу.

Античные взгляды на живую природу

Первые, часто наивные и экспериментально неподтвержденные эволюционные теории существовали еще в античном мире. Догадки о естественном развитии органического мира можно обнаружить в трудах древнегреческих философов. Например, Гераклит утверждал, что «этот мир, один и тот же для всех, не создан никем из богов и никем из людей»; при этом развитие мира обусловлено взаимными превращениями первоэлементов – огня и воды. Фалес считал, что все живое возникло из воды; Анаксимандр предполагал, что жизнь возникла из воды и земли под воздействием тепла; Анаксимен утверждал, что человек и животные произошли из земной слизи; Демокрит учил, что живые организмы возникли за счет перекомбинаций атомов; Эмпедокл высказывал мысли о существовании удачных и неудачных комбинаций признаков. Аристотель создал стройную классификацию организмов в виде лестницы существ; положение организмов в этой системе зависело от уровня организации. Он же разработал сравнительно-морфологический и сравнительно-эмбриологический методы изучения живой природы.

Особенности средневековых воззрений на природу

Европейским Средневековьем условно называют исторический период с V по XV в., который характеризовался, в первую очередь, феодальной раздробленностью в административно-политическом отношении. В результате господствовало натуральное хозяйство, хозяйственные и культурные связи между отдельными регионами были сведены к минимуму.

Для повседневных нужд средневекового крестьянина было достаточно знание нескольких десятков видов растений и животных. Таким образом, для обозначения каждого вида было достаточно одного слова в национальном языке (кошка, собака, коза); а в некоторых случаях даже разные половозрастные группы одного вида назывались разными словами (свинья, кабан и поросенок; овца, баран и ягненок; корова, бык и теленок). Однако, по выражению братьев Стругацких, чувственно-осязаемый мир средневекового европейца простирался лишь до околицы его деревни (фантастический роман «Трудно быть богом»). Дальше начинался фантастический мир, населенный вымышленными чудовищами.

Ограниченность чувственного опыта сочеталась с насаждением церковью религиозно-догматического мышления, объективно-идеалистического мировоззрения и соответствующего образного, символично-мистического мировосприятия. Природа рассматривалась как «книга, написанная перстом Божиим» («Зеркало природы», Венсан де Бове, XIII в.). Широко были распространены «Шестодневны» – книги, в которых излагалась библейская легенда о шести днях творения.

Примером образного мышления служит объединение в одну группу птиц, летучих мышей и насекомых, поскольку все эти существа способны к полету. Символическое видение мира выражалось в приписывании отдельным видам мистических атрибутов: виноградная лоза, агнец и единорог – символы Христа; голубь – символ Святого Духа; дракон, змей и медведь – символы дьявола и т.д.

На взгляды средневековых европейских натурфилософов большое влияние оказывали работы античных авторов: Платона и Аристотеля. Например, растение рассматривалось как несовершенное животное. В средние века были популярны труды арабских врачей-естествоиспытателей: Авиценны (Ибн-Сина) и Аверроэса (Ибн-Рушд).

В подобных условиях живая природа изучалась лишь с прагматической точки зрения. Например, дикорастущие растения часто изучались как источники ядов и лекарственных препаратов. Иногда растениям приписывались фантастические свойства (сон-трава, одолень-трава, разрыв-трава, ключ-трава...). При описании растений большое внимание уделялось сигнатурам – сигналам, указывающим на те, или иные свойства; например, считалось, что растения с желтыми цветками помогают при болезнях печени, а растения с красными цветками – при заболеваниях крови. Люди, изучавшие свойства растений, постоянно рисковали попасть в категорию «колдунов и ведьм» с вытекающими последствиями. Однако накопленный ими опыт лег в основу многочисленных сочинений по фитотерапии – «травников». В XVI в. широкое распространение получило составление гербариев.

2. Описательный период в биологии

Описательный период в биологии охватывает промежуток времени с конца XVI до конца XVII в. Этот период характеризуется всеобщей революцией в культуре, идеологии и естествознании. Период феодальной раздробленности сменяется эпохой Великих географических открытий, которые познакомили европейцев с образцами «заморской» флоры и фауны, которые нужно было использовать в промышленности и сельском хозяйстве. Средневековые установки на геоцентризм, антропоцентризм и антропоморфизм сменяются представлениями о множественности миров. Объективно-идеалистическое мировоззрение сменяется стихийно-материалистическим. Догматизм

сменяется верой во всемогущество чувственного опыта. Например, Лондонское Королевское общество избирает своим девизом слова «Ничему не верить на слово» («Nullius in verba»), а флорентийская Академия – «Проверять и снова проверять» («Provare e riprovare»).

Проблема самозарождения жизни и возможности неограниченной изменчивости видов. В процессе становления стихийно-материалистического мировоззрения часто использовалось простое отрицание религиозно-догматических взглядов. Например, догма о божественном творении органического мира заменялась представлением о самозарождении высших организмов из неживой материи (лягушки – из тины болотной, мыши – из грязных тряпок и заплесневелого зерна, мокрицы – из влажных гниющих остатков). Подобные взгляды разделяли Рене Декарт, Эразм Дарвин (дед Ч. Дарвина) и другие известные естествоиспытатели.

В то же время самозарождение высших форм жизни не было доказано. Более того, итальянский врач и естествоиспытатель Франческо Реди (1668) точными опытами доказал, что личинки мух не зарождаются в гниющем мясе (дохлые змеи, рыбы, угри, телятина), а выводятся из отложенных на него яиц. Однако представления о самозарождении высших форм жизни были широко распространены вплоть до работ Ладзаро Спалланцани с кипячением мясных и растительных отваров (1765) и Луи Пастера (1860), а в околонуучных (или парануучных) кругах они сохраняются и по сей день.

Некоторые трансформисты (Бенуа де Майе) допускали, что в море существуют вечные семена жизни. Из этих семян развиваются морские организмы, которые путем резких трансформаций превращаются в наземных, например, «морские обезьяны» дали начало наземным обезьянам. Возможность резких трансформаций определенного прототипа допускал Э. Ж. Сент-Илер. Другим заблуждением стихийных материалистов было представление о неограниченной изменчивости видов, о быстром превращении одного вида в другой путем трансформации. Допускалось перерождение пшеницы в рожь, а ржи – в костер.

Разработка бинарной номенклатуры. Работы К. Баугина. В начале XVII века число описанных видов растений и животных достигло уже нескольких тысяч. Потребовалось придумать название для каждого вида, однако это оказалось невозможным (ни в одном языке мира нет такого количества слов). Поэтому вместо однословных названий-«кличек» стали использоваться многословные названия-«описания»: как выглядит организм, где обитает, чем отличается от близких форм и т.д. – до 10 слов и более. Следует добавить,

что описания составлялись на латинском языке. Поэтому такие названия были крайне неудобны для повседневного использования. Швейцарский ботаник Каспар Баугин (конец XVI – начало XVII века) совершил одну из первых попыток использования бинарной номенклатуры при классификации растений.

Бинарная номенклатура основывается на представлениях Аристотеля об отношениях «вид – род». Вид – это основная, базовая единица любой классификации. Несколько сходных видов объединяется под общим родовым названием. Бинарная номенклатура удобна для практического использования. Например, каждый человек, не будучи ботаником, знает, что существуют группы растений с родовыми названиями «пшеница», «рожь», «ячмень».

К. Баугин изучил и описал около 6000 видов растений. Однако в полной мере применить бинарную номенклатуру он не смог. В некоторых случаях для названия вида использовалось до 4 слов: например, К. Баугин различал Ветреницу альпийскую белую большую и Ветреницу альпийскую белую малую. Ввести бинарную номенклатуру предпринимали и другие ученые, но безуспешно. Одним из препятствий для выделения и различения видов было отсутствие критериев вида.

Разработка критериев вида. Работы Дж. Рэя. Английский естествоиспытатель Джон Рэй (1627-1705) впервые поставил вопрос о критериях вида: «Наиболее надежным критерием вида служат те характерные черты, которые проявляются при прорастании из семени... Изменения, происшедшие в индивидах, которые возникли из семени одного и того же растения, следует считать случайными и непригодными для различения видов... Один вид никогда не возникает из семени другого». Таким образом, Дж. Рэй выделил морфологический и репродуктивный критерии вида и отделил индивидуальную изменчивость от таксономических различий. Однако полностью решить вопрос о критериях вида Дж. Рэй не смог, например, На пример, всех летучих мышей он относил к одному виду.

По философским взглядам Дж. Рэй был последовательным теистом, одна из его работ называлась «Мудрость Бога, открывающаяся в его творении». Определение вида в школьном учебнике ботаники В.А. Корчагиной дано по Рэю: «Сходные по строению и жизнедеятельности особи относятся к одному виду, если они дают плодовитое потомство, похожее на родителей».

Работы К. Линнея. Их значение для создания эволюционной теории

К XVIII веку число описанных видов растений и животных достигло 10 тысяч. Столь высокий уровень видового разнообразия поставил вопрос: «А существуют ли виды объективно? Или выделение видов осуществляется на основе наших субъективных восприятий, а в действительности один вид плавно переходит в другой?».

На этот вопрос ответил Карл Линней (1707–1778) – выдающийся шведский естествоиспытатель, основоположник современной систематики. Перечислим лишь некоторые заслуги К. Линнея перед наукой:

Линней описал около 4000 видов животных и 7540 видов растений. Он дал каждому описанному виду название в строгом соответствии с бинарной номенклатурой. Многие из этих названий сохранились и поныне. Линней впервые описал человека как биологический вид и дал ему название – Человек разумный (*Homo sapiens*).

Линней доказал объективность существования видов. Однако по своим взглядам К. Линней был убежденным креационистом (от лат. *creatio* – создание, творение). «Виды являются совершенно постоянными... Не возникает новых видов... Видов столько, сколько разных форм вначале произвело Бесконечное Существо». В то же время К. Линней допускал некоторое изменение видов под влиянием среды (почвы и климата), а также в результате гибридизации.

Убежденность Дж. Рэя и К. Линнея в объективности существования видов согласовывалась с их философскими взглядами: они были объективными идеалистами, теистами и преформистами. Это означает, что объективно существуют идеальные (нематериальные) типы (идеи), а в материальном мире эти типы, или идеи воплощаются в конкретных особях. Внутривидовая изменчивость объясняется несовершенством материи. Такая концепция вида называется типологической. Для типолога существует вечный идеальный тип, а изменчивость – это иллюзия, «тень на стенах пещеры» (Платон). Типологическое мышление в биологии сохраняется до сих пор. По крайней мере, каждый вид мы называем в единственном числе.

Линней окончательно ввел в науку бинарную номенклатуру и создал иерархическую искусственную систему органического мира, которая в своей основе используется до сих пор. Основными таксономическими категориями в этой системе являются класс, отряд, род и вид (а в пределах вида – разновидности).

Искусственность системы К. Линнея проявлялась в том, что для классификации использовались произвольно выбранные признаки, не отражающие степень действительного сходства организмов. Например, по строению клюва в один отряд объединялись страус и павлин; по строению зубной системы в один отряд объединялись

слон, морж, ленивец и муравьед; по внешнему виду в один род объединялись крокодил, ящерица и хамелеон. При классификации растений особое внимание уделялось числу тычинок в цветке. Такая система не соответствует действительным связям между разными группами организмов, однако она удобна в практической деятельности человека и поэтому элементы искусственных систем используются до сих пор.

Таким образом, величайшая заслуга К. Линнея состоит в том, что он доказал объективность существования видов и опроверг веру в неограниченную способность видов к изменению. Тем самым Линней подготовил почву для создания эволюционной теории (Э. Майр, 1968).

Убежденность Дж. Рэя и К. Линнея в объективности существования видов согласовывалась с их философскими взглядами: они были объективными идеалистами, теистами и преформистами. Это означает, что объективно существуют идеальные (нематериальные) типы (идеи), а в материальном мире эти типы, или идеи воплощаются в конкретных особях. Внутривидовая изменчивость объясняется несовершенством материи. Такая концепция вида называется типологической. Для типолога существует вечный идеальный тип, а изменчивость – это иллюзия, «тень на стенах пещеры» (Платон). Типологическое мышление в биологии сохраняется до сих пор. По крайней мере, каждый вид мы называем в единственном числе.

Описательный период в биологии охватывает промежуток времени с конца XVI до конца XVII в. Главным результатом описательного периода является первоначальная инвентаризация живой природы – описание и классификация большого количества видов. В это время были разработаны основные понятия морфологии, заложены начала научной терминологии, выработаны принципы и методы классификации органического мира Земли.

Лекция 4.

Тема 4: Естественнонаучные предпосылки возникновения дарвинизма

1. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка

2. Формирование основных эволюционных понятий

1. Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка

Французский естествоиспытатель Жан Батист Ламарк (1744–1829) впервые превратил проблему эволюции в предмет специального изучения и создал первое в истории стройное целостное эволюционное учение.

Жан Батист Пьер Антуан де Монэ шевалье де Ламарк родился 1 августа 1744 г. в небольшом селении Базантен (Пикардия) в обедневшей дворянской семье. Первоначально Ламарк обучался в иезуитском коллеже и готовился к карьере священнослужителя. В 1760 г. Ламарк поступил в армию и участвовал в семилетней войне с Пруссией. Выйдя в отставку по состоянию здоровья, Ламарк начинает заниматься медициной и ботаникой. Главные труды Ламарка: «Флора Франции», «Система беспозвоночных животных», «Гидрогеология», «Естественная история растений», «Философия зоологии», «Естественная история беспозвоночных», «Анализ сознательной деятельности человека». Ж.Б. Ламарк ввел термин «биология» и сформулировал представления о биосфере как области жизни и наружной оболочке Земли. Ламарк скончался в 1829 г. в бедности, забытый всеми. Лишь через три года после его смерти Ж. Кювье написал о нем некролог, в котором сосредоточился на ошибках ученого.

Величайшая заслуга Ламарка в том, что он совершил одну из первых попыток преодолеть «призрак извечной целесообразности», отрицая преформизм и неизменность видов. Ламарк был, в сущности, первым ученым, который начал последовательную борьбу с креационизмом.

Вместо «лестницы существ» Ламарк ввел понятие градации – восхождения от простого к сложному, от несовершенного к совершенному. Градация отражает общий порядок природы, «насажденный Творцом всего сущего». Таким образом, по своим взглядам Ламарк был одновременно и деистом, и телеологом.

Линнеевский вид не может эволюционировать. Но других концепций вида в XIX веке не было. Поэтому Ламарк, отрицая неизменные линеиевские виды, отрицал существование видов вообще.

Ламарк впервые попытался выявить движущие силы эволюции, используя учение о флюидах, широко распространенное в его время.

Флюиды – это гипотетические вездесущие материальные частицы. Флюиды способны взаимодействовать с любым предметом, а затем переносить частицу информации об этом предмете к другим предметам. Флюиды способны проникать в организм и изменять его в соответствии с характером информации. Высшие организмы способны самостоятельно вырабатывать флюиды. Эти флюиды становятся частицами

силы воли, и высшие организмы способны сами изменять себя, то есть управлять собственным онтогенезом.

В начале XIX века в биологии было распространено убеждение о наследуемости благоприобретенных признаков. Благоприобретенные признаки – это признаки, сформированные под влиянием флюидов. Тогда изменения в онтогенезе передаются потомкам и могут многократно усиливаться в чреде онтогенезов, то есть в филогенезе. В качестве движущих сил эволюции Ламарк рассматривал следующие гипотетические явления.

1. Прямое влияние среды на наследственность у растений и низших животных. Пример: изменчивость листьев стрелолиста в зависимости от степени погруженности в воду, а точнее – в зависимости от освещенности. Подобные взгляды высказывали трансформисты Ж. Бюффон, Э.Ж. Сент-Илер (жюффруизм).
2. Закон упражнения и неупражнения: упражняемый орган совершенствуется, а неупражняемый – редуцируется. Пример: формирование длинной шеи у жирафа.
3. Волевые усилия у высших животных. Пример: рога у парнокопытных. В учении о возможности добиться успеха путем личных усилий проявляется антропоморфизм Ламарка.
4. В конце жизни Ламарк допускал явление естественного отбора: неудачные изменения приводят к гибели организмов и не передаются последующим поколениям.

Однако эволюционные взгляды Ж. Б. Ламарка не были подкреплены экспериментальным материалом, поэтому предложенные им движущие силы эволюции и механизмы эволюции оказались вымышленными.

В то же время, эволюционные построения Ламарка обладают кажущейся стройностью и логичностью. Для понимания эволюционной теории Ламарка не требуется глубокого знания биологии. Поэтому в XX в. учение Ж.-Б. Ламарка получило дальнейшее развитие в виде различных форм неоламаркизма:

1. Механоламаркизм – прямое приспособление и наследование благоприобретенных признаков.
2. Ортоламаркизм – включает идеи предопределенности: телеологию, ортогенез, номогенез, преформизм.
3. Психоламаркизм – использует понятия «жизненная сила», «клеточная душа».
4. Организмоцентризм. Единица эволюции – особь; ведущая форма отбора – соматический отбор.

2. Формирование основных эволюционных понятий

Создание эволюционной теории Ч. Дарвина основывалась на многочисленных работах его предшественников. Основные эволюционные понятия были сформулированы в трудах философов и естествоиспытателей Нового времени. Перечислим лишь некоторых из предшественников Ч. Дарвина.

Томас Гоббс (английский философ-материалист, 1588-1679 гг.). В природе существует «борьба всех против всех» (*bellum omnia contra omnes*), но в человеческом обществе при наличии сильной власти эта борьба прекращается, и отношения между людьми становятся цивилизованными.

Томас Роберт Мальтус (английский священник, экономист, автор книги «Опыт о законе народонаселения», автор теории «убывающего плодородия почв», 1766-1834).

В человеческом обществе рост населения происходит в геометрической прогрессии (2-4-8-16-32-64...), а объем освоенных ресурсов увеличивается в арифметической прогрессии (1-2-3-4-5-6...). Рано или поздно численность новорожденных превышает

объем доступных ресурсов, что приводит к голоду, социальным конфликтам, войнам, эпидемиям. Мальтус видел выход из этого положения в регуляции рождаемости.

В начале XIX века формируются представления о естественном отборе, сформулированные в работах У. Уэллса (1813), П. Мэттью (1831) и Э. Блита (1835-1837).

Уильям Уэллс считал, что расовые различия у людей возникли в ответ на действие условий обитания: особи, менее устойчивые к местным заболеваниям, постепенно вымирали. В дальнейшем расовые различия закрепились вследствие социальной изоляции.

Патрик Мэттью предположил, что в ходе борьбы за существование выживают особи, наиболее соответствующие условиям своей среды, то есть действует «отбор при помощи закона природы». Одновременно Мэттью поддерживал и взгляды Ламарка, и теорию катастроф.

Эдвард Блит утверждал, что в природе существует жестокая конкуренция, и поэтому только сильнейшие, наиболее приспособленные к условиям данной местности

особи могут оставить потомство. Блит был сторонником теории неизменности видов и считал, что отбор способствует сохранению постоянства видов.

Чарльз Лайель (точнее, Лайл Чарльз, Lyell Charles, английский геолог) в своей книге «Основы геологии» (1830-1833) опроверг идею неизменности нашего мира и теорию катастроф. Лайель сформулировал принципы униформизма, актуализма и принцип накопления мелких изменений. Сущность принципа униформизма – причины геологической эволюции в настоящем – те же, что и в прошлом. Сущность принципа

актуализма – изучая настоящее, можно восстановить и прошлое. Сущность принципа накопления мелких изменений – даже очень медленные процессы за длительное время приводят к глобальным изменениям. В то же время Лайель отрицал возможность биологической эволюции: «Свойства, первоначально приданные, длятся до тех пор, пока каждый вид остается на Земле».

Другой современник Дарвина Альфред Уоллес (1823-1913) сформулировал собственную теорию эволюцию, сходную с дарвиновской.

Таким образом, заслуга Ч. Дарвина не в том, что он придумал основные эволюционные понятия, а в том, что он обобщил опыт своих предшественников и создал стройную, логически непротиворечивую теорию эволюции, базирующуюся на достижениях научной мысли Нового времени

Лекция 5.

Тема 5: Основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина

1. Логическая структура дарвинизма

Чарльз Дарвин – выдающийся английский естествоиспытатель – создал эволюционную теорию, основные положения которой не утратили своего значения и в наше время.

Чарльз Роберт Дарвин родился 12 февраля 1809 г. в английском городке Шрусбери в семье врача. Умер великий ученый 19 апреля 1882 г. и был погребен в Вестминстерском аббатстве рядом с могилой Ньютона.

Ч. Дарвин изучал медицину в университете Эдинбурга, а затем теологию (богословие) в Кембридже, где и получил степень бакалавра. В 1831–1836 гг. Дарвин совершает кругосветное путешествие на корабле «Бигл» в качестве натуралиста. Во время этого путешествия он собрал огромный фактический материал по изменчивости ископаемых и современных организмов. По возвращении в Англию Дарвин собирает материал по изменчивости домашних животных и культурных растений, обобщает результаты сельскохозяйственной практики, современного ему состояния селекции.

На основании всестороннего анализа материала, собранного во время кругосветного путешествия и после него, Дарвин создает эволюционную теорию, основные положения которой не утратили своего значения и в наше время.

Принцип эволюционного развития органического мира был обоснован Ч. Дарвином в ряде работ (17 крупных трудов), в частности:

- «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигл» – 1839
- «Строение и распределение коралловых рифов» – 1842
- «Усоногие раки» – 1854
- «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» – 1859
- «Опыление орхидей» – 1862
- «Изменение домашних животных и культурных растений» – 1868
- «Происхождение человека и половой отбор» – 1871
- «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни» – 1881

Эволюционное учение Ч. Дарвина основано на огромном фактическом материале. В то же время, дарвинизм отличается от всех остальных эволюционных теорий строгой логичностью и последовательностью.

Ч. Дарвин исходил из того, что в процессе размножения численность особей увеличивается в геометрической прогрессии, если условия благоприятствуют выживанию всех потомков: «Не существует ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо размножается столь быстро, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство одной пары очень скоро бы заняло всю Землю». Ч. Дарвин проиллюстрировал это положение следующим примером: пара слонов дает за весь период размножения не более 6 детенышей, но за 750 лет общая численность ее потомства достигла бы 19 млн.

особей. [В дальнейшем стремление организмов к неограниченному увеличению своей биомассы и численности В.И.Вернадский назвал давлением жизни].

Однако из-за действия самых разнообразных лимитирующих и элиминирующих факторов потенциальная возможность быстрого увеличения численности реализуется очень редко: «На каждом виде отражается влияние самых разнородных препятствий, действующих в различные возрасты, в разные времена года или в разные годы». В частности, лимитирующим фактором является ограниченность объема доступных ресурсов, что приводит к конкуренции за пищу, за места для обитания и размножения. Снижение численности происходит также за счет воздействия элиминирующих факторов: хищников, паразитов, болезнетворных агентов, а также неблагоприятных факторов неживой природы (климатические факторы, пожары, наводнения...). [Термин «элиминация» (буквально – «удаление») означает или физическую гибель особей, или их генетическую гибель, то есть невозможность оставить потомство.]

Противоречие между размножением организмов в геометрической прогрессии и действием самых разнообразных лимитирующих факторов приводит к борьбе за существование. «Так как производится больше особей, чем может выжить, в каждом случае должна возникать борьба за существование... Я употребляю этот термин в самом широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства».

В пределах вида (популяции) существует наследственная изменчивость в форме индивидуальных различий: «Индивидуальные отличия крайне для нас важны, так как они часто наследственны».

Благодаря изменчивости борьба за существование приводит к естественному отбору: «Особь, обладающая хотя бы самым незначительным преимуществом перед остальными, будут иметь больше шансов на выживание и продолжение своего рода». Таким образом, в ходе естественного отбора происходит дифференциальное выживание и дифференциальное воспроизведение особей, различающихся по самым разнообразным признакам.

Действию естественного отбора подвергается каждое поколение, то есть цикл «изменчивость – естественный отбор – наследственность» становится бесконечным. В чреде поколений изменяется сама изменчивость: и количественное соотношение между носителями разных признаков (структура популяции), и степень выраженности признаков.

В результате последовательного действия трех основных эволюционных факторов (изменчивость – отбор – наследственность) даже самые незначительные изменения

множественно усиливаются, что приводит к появлению и дальнейшему совершенствованию адаптивных изменений.

Накопление адаптаций неизбежно приводит к тому, что исходный вид становится новым видом, то есть завершается видообразованием.

Однако любой вид выделяется по отношению к другим видам. Поэтому ныне существующие виды так или иначе возникли вследствие изоляции друг от друга.

Независимая эволюция изолированных видов приводит к дивергенции – усилению различий между организмами разных видов – и к повышению видового разнообразия.

Смена менее приспособленных видов более приспособленными (вследствие принципа конкурентного исключения) приводит к общей прогрессивной эволюции органического мира Земли.

Логическая схема эволюционной теории Ч. Дарвина может быть представлена следующим образом:

Резюме. Таким образом, предпосылками эволюции, по Дарвину, являются: размножение организмов в геометрической прогрессии и ограниченность природных ресурсов. К движущим силам эволюции относятся: борьба за существование и естественный отбор. Факторы эволюции: изменчивость, наследственность и изоляция. Следствия эволюции: повышение приспособленности видов, образование новых видов и общая прогрессивная эволюция органического мира. Центральным моментом в дарвиновской теории эволюции является учение о естественном отборе.

Значение теории Ч. Дарвина

Эволюционная теория Ч. Дарвина относится к величайшим естественно-научным открытиям XIX века. Идеи Ч. Дарвина оказали влияние на развитие эволюционной палеонтологии, эволюционной эмбриологии и сравнительной анатомии. Исследования в этих областях биологии долгое время служили основными методами изучения эволюции (метод тройного параллелизма, или триада Геккеля).

В течение XIX века шло накопление экспериментального материала в биологии. В развитии эволюционных взглядов большую роль сыграли работы российских исследователей.

Карл Францевич Рулье – один из первых российских эволюционистов, пропагандировавший саму идею эволюции.

Карл Максимович Бэр впервые разграничил понятия онтогенеза и филогенеза, открыл закон зародышевого сходства.

На основании изучения эмбрионального развития ланцетника Александр Онуфриевич Ковалевский – создатель эволюционной эмбриологии – показал, что, во-

первых, ланцетник является примитивным хордовым животным, а во-вторых, в эмбриональном развитии ланцетника повторяется краткая история развития беспозвоночных (стадии яйца, бластулы, гастрюлы и нейрулы соответствуют одноклеточным, колониальным, двуслойным и трехслойным беспозвоночным).

На основании данных А.О. Ковалевского немецкий эволюционист Э. Геккель создал теорию происхождения многоклеточных животных – теорию гастреи. Однако Илья Ильич Мечников показал, что гастрюляция может идти путем иммиграции, и создал другую теорию происхождения многоклеточности – теорию фагоцителлы. И.И. Мечников на примере фагоцитоза показал эволюцию защитных реакций организма.

Владимир Онуфриевич Ковалевский – создатель эволюционной палеонтологии – на основании ископаемых остатков реконструировал ход эволюции семейства лошадиных.

Климент Аркадьевич Тимирязев показал роль отбора в возникновении эколого-физиологических адаптаций.

Сергей Иванович Коржинский разработал учение о наследственной изменчивости и предвосхитил мутационную теорию.

Николай Иванович Вавилов сформулировал закон гомологических рядов, разработал учение о виде как системе.

Сергей Сергеевич Четвериков показал эволюционное значение популяционных волн, в работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» доказал генетическую неоднородность природных популяций дрозофил.

Юрий Александрович Филипченко вводит термин «микроэволюция» для обозначения эволюционных процессов внутри видов и популяций и термин «макроэволюция» для обозначения эволюционных процессов в надвидовых системах.

Александр Сергеевич Серебровский создал учение о генофонде и геногеографии: «Совокупность всех генов данного вида я назвал генофондом, чтобы подчеркнуть мысль о том, что в лице генофонда мы имеем такие же национальные богатства, как и в лице наших запасов угля, скрытых в наших недрах».

Николай Петрович Дубинин доказал делимость гена; независимо от западных исследователей установил, что важную роль в эволюции играют вероятностные, генетико-автоматические процессы.

Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский заложил основы современной генетики популяций.

Алексей Николаевич Северцов разработал теорию эволюционных преобразований органов; выявил основные направления эволюции; обосновал принцип смены фаз в эволюции.

Иван Иванович Шмальгаузен разработал теорию стабилизирующего отбора; творчески развил идеи А.Н. Северцова об основных направлениях эволюции; открыл принцип интеграции биологических систем.

2. Формы борьбы за существование

Под выражением «борьба за существование» понимается все многообразие отношений между организмами и средой их обитания. Для изучения форм борьбы за существование немецкий эволюционист Э. Геккель создал особый раздел биологии – экологию.

Борьба за существование не прекращается даже в оптимальных условиях, однако при изменении действия лимитирующих или элиминирующих факторов одни ее формы могут заменяться на другие. Результатом борьбы за существование является физическая или генетическая элиминация части организмов.

Существует множество классификаций форм борьбы за существование. Классификация Л. Моргана и Л. Плате (1906–1916).

Эти авторы выделили три основные формы борьбы за существование:

1. Конституциональная борьба с климатическими факторами, или борьба с неблагоприятными условиями среды. Именно от конституции организма (то есть от его анатомо-морфологических, физиологических и биохимических особенностей), в первую очередь, зависит его общая жизнеспособность.
2. Межвидовая борьба с конкурентами, хищниками и паразитами. Ведущее место в межвидовой борьбе занимает конкуренция с близкими видами.
3. Внутривидовая борьба (конкуренция) за пищу, пространство и возможность размножения. Эта форма борьбы наиболее напряженная.

Приведенная классификация является искусственной и не дает представления о всех формах взаимодействия организмов между собой и окружающей их средой. Поэтому неоднократно предпринимались попытки создать более совершенную классификацию.

Например, все формы борьбы за существование можно разделить на конкуренцию и прямую борьбу между организмами одного вида, близких видов, разных видов. При этой классификации отдельно выделяется прямая борьба с неблагоприятными физико-химическими факторами среды.

Классификация А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена

Выдающиеся отечественные эволюционисты Алексей Николаевич Северцов и Иван Иванович Шмальгаузен рассматривали три группы форм борьбы за существование: пассивное соревнование, активную конкуренцию и прочие формы. [Данная классификация является открытой, она постоянно дополняется и уточняется.]

1. Пассивное соревнование

При пассивном соревновании наблюдается дифференциальная смертность особей при воздействии различных элиминирующих факторов.

1.2. Прямая элиминация абиотическими факторами (экстремальные температуры, недостаток или избыток влаги, недостаток света, ветер, течение воды, прибой, ливни...).

1.2. Прямая элиминация биотическими факторами (хищники, паразиты, патогенные микроорганизмы...).

1.3. Косвенная элиминация при голоде (голод усиливает действие прямых элиминирующих факторов).

Пассивное соревнование может быть межвидовым и внутривидовым. Организмы одного вида или экологически близких видов «соревнуются» между собой за право выжить и оставить потомство. Эта форма борьбы называется пассивной, поскольку организмы не могут отменить негативное воздействие элиминирующих факторов, и успех особи в выживании и размножении зависит от её общей конституции. В результате пассивного соревнования формируются самые различные адаптации к факторам среды.

2. Активная конкуренция

Активная конкуренция наблюдается при наличии у разных групп организмов общих ресурсов, дефицит которых является лимитирующим фактором.

2.1. Прямая, или интерференционная конкуренция. Особи вступают «в схватку» (прямой контакт) за свет, воду, пищу, возможность для размножения.

2.2. Косвенная, или эксплуатационная конкуренция. Особи соревнуются при добывании пищи и других ресурсов, не вступая в непосредственную «схватку».

2.3. Диффузная конкуренция. Возникает при взаимодействии нескольких конкурирующих групп.

Конкуренция может быть межвидовой (при перекрывании экологических ниш) и внутривидовой. Наиболее острой является внутривидовая конкуренция в пределах одной половозрастной группы. Менее остро протекает конкуренция между экологически близкими видами. Чем меньше перекрываются экологические ниши, тем меньше степень конкуренции. Эта форма борьбы называется активной, поскольку успех особи зависит не просто от её конституции, но и от интенсивности использования энергетических резервов.

В результате конкуренции вырабатываются механизмы, предотвращающие прямой контакт между организмами (например, приспособления для расселения особей, а у высокоорганизованных форм возникают различные поведенческие реакции), в итоге происходит диверсификация (разобшение) видовых экологических ниш и внутривидовых субниш.

3. Различные формы биотических взаимодействий

3.1. Внутривидовой каннибализм, в том числе, и в пределах одной возрастной группы.

3.2. Внутривидовой альтруизм («самопожертвование»), например, у рабочих пчел и муравьев.

3.3. Межвидовой альтруизм (протокооперация). Мюллеровская мимикрия (сходство многих защищенных видов перепончатокрылых, например, ос, шмелей, пчел).

3.4. Комменсализм («нахлебничество»).

3.5. Информационный паразитизм: бэтсовская мимикрия, или миметизм (сходство защищенных и незащищенных видов, например, жалящих перепончатокрылых и бабочек-стеклянниц).

3.6. Различные формы симбиоза (мутуализм).

В результате биотических взаимодействий формируются самые различные совместные адаптации: межвидовые (коадаптации) и внутривидовые (конгруэнции).

3. Формы изменчивости по Ч. Дарвину

Ч. Дарвин установил, между особями одного вида всегда существуют как хорошо заметные различия (спорты), так и малозаметные. Ч. Дарвин считал, что именно мелкие различия между особями являются материалом для отбора.

Эти различия Ч. Дарвин назвал изменчивостью и выделил несколько форм изменчивости: определенную, неопределенную, комбинативную и коррелятивную.

Ненаследственная изменчивость является определенной, поскольку, изменяя условия развития организмов, можно предвидеть направление изменчивости. В то же время, она является и групповой, поскольку вся группа особей, подвергаемая одинаковому изменению условия развития, изменяется в одном направлении. [В XX веке такую изменчивость долгое время называли модификационной.]

Например, если группу поросят одной породы выращивать в хороших условиях, то через полгода все они будут характеризоваться сходными чертами: большая масса (около 200 кг), удлиненное тело, укороченные конечности, слабо развитый шерстный покров, спокойное поведение, хороший аппетит. Если же группу поросят той же породы выращивать в плохих условиях, то взрослые особи также будут сходны между собой:

низкий вес (около 50 кг), укороченное тело, удлиненные конечности, сильно развитый шерстный покров, злобный нрав, плохой аппетит.

Наследственная изменчивость прямо противоположна ненаследственной. Эта изменчивость неопределенная. Например, мы не можем заранее предсказать: когда и в каком стаде появится овца с резко укороченными конечностями. Наследственная изменчивость является индивидуальной: изменение признака наблюдается лишь у одной особи из многих. [В XX веке эту форму изменчивости долгое время называли мутационной.]

Ч. Дарвин противопоставлял наследственную изменчивость ненаследственной и считал, что к отбору приводит только наследственная изменчивость: «Ненаследственное изменение для нас несущественно».

Коррелятивная изменчивость. Пример с изменением целого комплекса признаков у поросят показывает, что при изменении условий развития изменяется не один признак, а целый комплекс признаков. Одновременное изменение нескольких признаков Ч. Дарвин назвал соотносительной, или коррелятивной изменчивостью.

Наследственная изменчивость также может быть коррелятивной: изменение одного признака влечет за собой изменение других признаков. Например, все белые голубоглазые коты – глухие, у бесшерстных собак определенной породы – недоразвиты зубы. [В настоящее время установлено, что наследственная коррелятивная изменчивость может быть обусловлена множественным действием генов, а также сцеплением генов – истинным сцеплением или квазисцеплением.]

Комбинативная изменчивость. Во времена Дарвина (еще до опытов Менделя) было известно, что разные наследственные признаки могут образовывать различные

комбинации (например, разнообразные сочетания окраски и длины шерсти у животных).

Независимую изменчивость признаков Ч. Дарвин назвал комбинативной изменчивостью.

[В настоящее время установлено, что коррелятивная изменчивость часто сочетается с комбинативной, т.е. совместная изменчивость двух и более признаков часто носит комбинативно-коррелятивный характер.]

Отсутствие генетической теории в XIX веке привело Ч. Дарвина к некоторым ошибочным представлениям о наследственности. Например, Ч. Дарвин считал, что степень проявления признаков у потомков равна среднему арифметическому значению этого признака у родителей. Эта посылка («кошмар Дженкина») была серьезным препятствием для дальнейшего развития дарвинизма.

Кроме того, Ч. Дарвин допускал возможность наследования благоприобретенных признаков, поддерживая теорию пангенезиса. Согласно этой теории, в крови существуют особые частицы – геммулы (буквально – «зачатки», «почки»), которые переносят информацию от всех частей тела к половым железам. В результате информация об онтогенезе особи может передаваться через кровь к половым клеткам. Заметим, что геммулы Дарвина сходны по своим свойствам с флюидами Ламарка. Ламаркизм Ч. Дарвина проявлялся и в частичном признании закона упражнения и неупражнения. Например, редукцию органов зрения у троглобионтов Ч. Дарвин объяснял ненужностью этого признака в темноте.

В 1900 г. происходит переоткрытие законов И.Г. Менделя, формирование представлений о дискретном характере наследственности и изменчивости. Тем самым был устранен «кошмар Дженкина». В 1901 г. Г. де Фриз создает мутационную теорию. К 1908 г. формируются основные представления о генетической структуре популяций (закон Харди-Вайнберга). Учение о наследственности до сих пор не завершено. Однако современная генетика утверждает, что любой признак в той или иной степени наследуется. Отрицать эволюционную роль ненаследственных изменений (модификаций) нельзя. «Все ненаследственное в своем возникновении связано с наследственным. Модификация организма всегда определяется его наследственной структурой» (Шмальгаузен).

4. Адаптации и их классификация

Приспособленность определяется множеством показателей: жизнеспособностью (выживаемостью), конкурентоспособностью, плодовитостью, участием в размножении, заботой о потомстве и т.д. Приспособленность может оцениваться только для сопоставимых групп организмов, в определенных условиях, на определенных стадиях жизненного цикла, в определенные промежутки времени. Разнообразные признаки, повышающие приспособленность организмов, называются адаптации. Существует множество классификаций адаптаций:

1. По уровню проявления

- биохимические – изменяется структура белков, углеводов, липидов и других химических компонентов организмов;
- физиолого-биохимические – изменяется характер обмена веществ;
- анатомо-морфологические – изменяется внутреннее и внешнее строение организмов; анатомо-морфологические признаки условно делятся на качественные (например, окраска шерсти) и количественные (например, длина конечностей);

– физиолого-репродуктивные – изменяются плодовитость, сроки начала и окончания репродуктивного периода, сроки размножения;

– онтогенетические – изменяется характер индивидуального развития;

– этологические – изменяется поведение организмов.

2. По влиянию генотипа особи на формирование адаптаций

– генетические (высокая зависимость фенотипа от генотипа особи);

– экологические (высокая зависимость фенотипа от среды);

– эколого-генетические (фенотип зависит и от генотипа, и от среды).

3. По взаимодействию групп организмов

– индивидуальные, или организменные адаптации – каждый организм адаптирован независимо от других организмов; например, покровительственная окраска многих насекомых зависит только от цвета фона, на котором они находятся, но не зависит от окраски других бабочек;

– внутривидовые, или групповые адаптации – признак является адаптивным только при наличии определенных признаков у других особей данного вида; внутривидовые адаптации обеспечивают размножение, заботу о потомстве, возможность совместного добывания пищи, постройки жилища, переживания неблагоприятных условий; особую группу внутривидовых адаптаций представляют конгруэнции – соответствие копулятивных органов самцов и самок, взаимные приспособления матери и детеныша к вскармливанию молоком;

– межвидовые адаптации, или коадаптации – признак является адаптивным только при наличии определенных признаков у особей другого вида; межвидовые адаптации обеспечивают опыление покрытосеменных растений насекомыми, возможность мимикрии, возможность всех видов симбиоза, паразитизма.

4. По влиянию половозрастных особенностей

– половые – характерны для определенного пола, приводят к возникновению полового диморфизма; например, яркая привлекающая (распознавательная) окраска самцов и покровительственная окраска самок у многих птиц;

– возрастные – характерны только для определенных стадий онтогенеза; например, наружные и внутренние жабры головастиков, которые утрачиваются при метаморфозе.

5. У животных различают активные и пассивные адаптации. Активные адаптации связаны с поведенческими реакциями. Пассивные адаптации связаны с появлением разнообразных защитных структур (раковины, панцири, шипы, колючки, чешуя, роговые щитки, перья, шерсть).

Изменение формы тела может служить для маскировки – подражанию формы несъедобного предмета.

б. В отдельную группу адаптаций выделяются различные типы окраски. Эффект действия окраски обычно связан с некоторыми морфологическими адаптациями (форма тела) и поведенческими реакциями, например, с принятием определенной позы: или миметической (подражательной), или отпугивающей.

а). Покровительственная (криптическая) окраска; совокупность признаков, обеспечивающих маскировку (особенности окраски, формы тела и особенности позы), называются миметизмом. В маскировке нуждаются как виды-жертвы, так и виды-хищники (богомолы, хамелеоны).

– сплошная – соответствует цвету фона в местообитании;

– расчленяющая – появление пятен, полос, ложных (отвлекающих) глаз.

б). Привлекающая, или распознавательная – служит для распознавания особей определенного вида. Обычно служит для узнавания представителей противоположного пола данного вида в период размножения. Иногда обеспечивает распознавание комменсалов, например, хищные рыбы должны отличать безобидных чистильщиков от возможных имитаторов.

в). Отпугивающая – наличие ярких пятен, ложных (отпугивающих) глаз; отпугивающая окраска обычно сочетается с покровительственной, например, у многих ночных бабочек передние крылья имеют покровительственную окраску, а задние – отпугивающую; в 1957 г. зоолог Блест экспериментально доказал, что именно круги обладают максимальным отпугивающим эффектом.

г). Предостерегающая –

– миметическая, или лжепредостерегающая – незащищенные виды-имитаторы подражают защищенным видам-моделям (бэтсовская мимикрия);

В 1862 г. английский натуралист Генри Уолтер Бэйтс (Бейтс) одиннадцать лет изучавший животных в бассейне р. Амазонки, установил, что несъедобным для птиц бабочкам из семейств геликонид и итомид подражают обликом и манерой полета съедобные бабочки – белянки и другие; гусеницам данаид, питающимся ядовитыми растениями семейства ластовневые, подражают гусеницы махаонов и нимфалид. Бэйтс первым пришел к выводу, что вид-имитатор, благодаря отклонению от облика родственных ему форм, приобретает лучшие возможности для выживания. Часто мимикрия присуща только женским особям, например, самкам парусников, нимфалид и белянок; при этом самки одного и того же вида парусников подражают разным видам

данаид (женский полиморфизм). При скрещивании парусников были получены самые разнообразные морфы этих бабочек, что указывает на полигенный контроль подражательной окраски, следовательно, высокая степень сходства имитатора с моделью достигается путем накопления мелких изменений.

– собственно предостерегающая – у защищенных видов (несъедобных, жалящих...); эффект предостерегающей окраски усиливается при мюллеровской мимикрии – внешнем сходстве защищенных видов. [В 1878 г. немецкий зоолог Фриц Мюллер, также изучавший бабочек в Бразилии, заметил, что два неродственных несъедобных вида могут быть очень сходны между собой. В результате образуется целое «предостерегающее сообщество».]

Примечание. Кроме перечисленных типов мимикрии, существуют и некоторые другие. Мимикрия Мертенса. Исключительным сходством в окраске обладают разные виды южноамериканских змей: неядовитые ужи, умеренно ядовитые агрессивные ложные ужи и крайне ядовитые неагрессивные коралловые аспиды. В этом случае роль модели играют умеренно ядовитые агрессивные ложные ужи. Мимикрия Пекэма, или агрессивная мимикрия. Мимикрия этого типа описывается поговоркой «волк в овечьей шкуре».

Примером служат «приманки» рыб-удильщиков. Гнездовой паразитизм. Яйца гнездовых паразитов (например, кукушек) сходны с яйцами вида-хозяина.

7. По объему таксонов

– широкие адаптации первого порядка – связаны с изменением уровня организации и выходом в новую адаптивную зону; являются общими для всех членов крупных таксонов: ароморфозы всех семенных растений (семязачатки, пыльца и пыльцевая трубка), ароморфозы покрытосеменных (пестик, околоцветник, аттрактанты), ароморфозы всех позвоночных (скелет, головной мозг из пяти отделов мускулатура, почки), ароморфозы млекопитающих (прогрессивное развитие коры больших полушарий, полное разделение кругов кровообращения, шерстный покров, дифференцированные зубы, плацента, молочные железы...);

– широкие адаптации второго порядка – не связаны с изменением уровня организации и являются общими для всех членов относительно небольших таксонов: алломорфозы порядков растений, повышающие точность опыления (цветки орхидных, губоцветных...), алломорфозы млекопитающих, обеспечивающих пищевую специализацию (зубная система грызунов, хищных);

– узкие адаптации – характеризуют отдельные семейства, роды, секции; это признаки узкой специализации (теломорфозы), например, адаптивные комплексы муравьедов, кротов...;

– элементарные адаптации – проявляются на уровне отдельных видов и внутривидовых группировок, например, индустриальный меланизм, устойчивость насекомых к определенным инсектицидам.

8. По проявлению на разных стадиях онтогенеза

– эмбрионально-личиночные – проявляются у эмбрионов, личинок и отдельных этапов метаморфоза (например, куколок), но отсутствующие у взрослых особей;

– адаптации взрослых (половозрелых) особей – проявляются у взрослых особей, но отсутствуют у личинок;

– адаптации, повышающие устойчивость онтогенеза в целом.

Относительный характер адаптаций

В большинстве случаев наблюдаемые адаптации недостаточно совершенны. Ни одна адаптация не обеспечивает 100 %-ной выживаемости и не гарантирует 100 %-ого успеха в размножении. Например: зазубренное жало у медоносной пчелы, поверхностное сходство защищенных видов при бэтсовской мимикрии. Кроме того, сохраняются многочисленные рудименты – нецелесообразные структуры, доставшиеся в наследство от предковых форм (пятый палец у собак, остатки задних конечностей у китов и удавов, третье веко у обезьян, плавательные перепонки у горных гусей). Ориентировочно можно утверждать, что до 90 % видовых признаков не являются в полной мере адаптивными.

В большинстве случаев наблюдаемые признаки повышают приспособленность особей лишь при соблюдении ряда условий. Например, зеленая окраска является покровительственной лишь при наличии зеленого фона, лжепредостерегающая окраска незащищенных видов при бэтсовской мимикрии отпугивает хищников лишь при наличии защищенной модели, миметическая (подражательная) окраска делает организм незаметным лишь при соблюдении определенной позы. Некоторые адаптации характеризуются исключительной целесообразностью. Например, строение органов захвата пищи у богомолов точно соответствует размерам жертвы. Однако изменение размеров жертвы может привести к полной гибели популяции богомолов от голода.

Таким образом, можно лишь утверждать, что рассматриваемый признак дает особи преимущество в борьбе за существование перед теми особями, которые не имеют этого признака. При оценке адаптивного значения признака обычно оценивают относительную приспособленность носителей этого признака, например, по отношению к максимально известной выживаемости, плодовитости, конкурентоспособности.

При искусственном отборе новые признаки могут носить совершенно нецелесообразный (инадаптивный) характер, особенно, у декоративных сортов растений и

пород животных. В естественных условиях такие организмы обладали бы нулевой приспособленностью, но при наличии постоянного ухода они могут успешно выживать и оставлять потомство.

Лекция 6.

Тема 6: Основные этапы развития эволюционного учения Ч. Дарвина

1. Формирование и кризис классического дарвинизма

2. Создание синтетической теории эволюции

1. Формирование и кризис классического дарвинизма

Идеи Ч. Дарвина оказали влияние на развитие эволюционной палеонтологии, эволюционной эмбриологии и сравнительной анатомии. Исследования в этих областях биологии долгое время служили основными методами изучения эволюции (метод тройного параллелизма, или триада Эрнста Геккеля).

Эволюционная палеонтология. В палеонтологии было описано множество филогенетических рядов: моллюсков-аммонитов (Вааген), моллюсков-палюдин (Неймайр), лошадей (В.О. Ковалевский), динозавров (Долло), пермских рептилий (Коп) и других. Эти же исследователи сформулировали основные «правила эволюции».

В 1860-1877 гг. были обнаружены остатки археоптерикса: отпечатки пера и двух скелетов (еще один скелет был найден в 1956 г.). В 1891 г. Эмиль Дю-Буа обнаружил остатки яванского питекантропа, чье существование было предсказано Э. Геккелем.

Эволюционная эмбриология. Первой эволюционно-эмбриологической работой можно считать исследование эмбрионального развития ланцетника. А.О. Ковалевский показал, что, во-первых, ланцетник является примитивным хордовым животным, а во-вторых, в эмбриональном развитии ланцетника повторяется краткая история развития беспозвоночных (стадии бластулы, гастрюлы и нейрулы соответствуют колониальным жгутиконосцам, двухслойным и трехслойным беспозвоночным).

На основании данных А.О. Ковалевского Эрнст Геккель создал теорию происхождения многоклеточности – теорию гастреи. Однако Илья Ильич Мечников показал, что гастрюляция может идти путем иммиграции, и создал другую теорию происхождения многоклеточности – теорию фагоцителлы. Отто Бючли предложил умозрительную теорию плакулы, которая частично подтвердилась с открытием трихоплаксов.

Итогом развития эволюционной эмбриологии стал биогенетический закон Мюллера–Геккеля, разделивший понятия филогенеза и онтогенеза.

Сравнительная анатомия. В сравнительной анатомии формировались представления о гомологии и аналогии. Понятие гомологии детально разработал Людвиг Плате на примере сходства ластов плезиозавров, ихтиозавров и китообразных. Был открыт закон смены функций (Дорн) и принцип субституции – замещения структур (Кляйнберг).

На основе метода тройного параллелизма шло интенсивное построение филогенетических деревьев (сам принцип построения эволюционных деревьев был предложен российским натуралистом П. Палласом еще в конце 18 века). Однако механизмы эволюционных преобразований оставались в тени. Основной задачей эволюционной теории считалось построение «большой естественной классификации растений и животных».

«Филогенетическая система должна быть синтезом наибольшего возможного числа признаков. Искусственных систем может быть сколько угодно, а филогенетическая система только одна» (Лев Александрович Зенкевич, зоолог, 1939).

Основные эволюционные исследования велись в области зоологии. В ботанике влияние эволюционных идей было менее заметным по ряду причин:

1. Растения – это неоднородная группа, объединяющая водоросли и высшие растения. Кроме того, традиционно в Конспекты ботаники рассматриваются некоторые

прокариоты (например, цианобактерии), а также грибы, лишайники и многие низшие эукариоты.

2. У растений практически всегда имеется сложный жизненный цикл (чередование гаплоидной и диплоидной стадии, сочетание различных способов размножения), что затрудняет выявление стадий онтогенеза.

3. Именно для растений характерна мозаичность эволюции (гетеробатмия) – корень, побег и цветок эволюционируют с разной скоростью.

4. Для растения характерна широкая норма реакции, что затрудняет отделение наследственной изменчивости от ненаследственной.

На протяжении XIX века в эволюционной ботанике преобладало филогенетическое направление. Была разработана система низших растений Де-Бари, система

Покрытосеменных растений Адольфа Энглера (признавалась первичность безлепестных), система высших растений Евгения Варминга (Покрытосеменные не выводятся от Голосеменных).

В XIX веке сложилось три основных направления в теории эволюции:

1. Классический дарвинизм (Томас Гексли, К.А. Тимирязев, А.О. и В.О. Ковалевские, И.И. Мечников, Фриц Мюллер): ведущую роль в эволюции играет естественный отбор на основе неопределенной изменчивости и борьбы за существование; при этом допускается наследование благоприобретенных признаков.

2. Филогенетическое направление (Э. Геккель): ведущую роль в эволюции играет естественный отбор и прямое приспособление организмов.

3. Неодарвинизм (Альфред Уоллес, Август Вайсман, Фрэнсис Гальтон): ведущую роль в эволюции играет естественный отбор (Вайсман верил во «всемогущество естественного отбора»), полностью отрицается наследование благоприобретенных признаков, признается мозаичность эволюции (отбору подвергаются не организмы, а признаки).

Таким образом, в любом случае подчеркивалась ведущая роль естественного отбора. Однако доказательства эффективности естественного отбора были немногочисленны:

1. Роль покровительственной окраски куколок бабочек–крапивниц (Паультон, Сандерс, 1898).

2. Уменьшение ширины головогруды у крабов при загрязнении воды (Уэлдон, 1898).

3. Избирательная выживаемость воробьев после бури. В первую очередь погибли особи со слишком длинными или слишком короткими крыльями, а выжили особи с наиболее развитой грудиной (Бэмпес, 1898).

К сожалению, эти эксперименты ничего не доказывали. Известно, что окраска насекомых в значительной мере зависит от условий развития (температура, цвет фона). Крабы с узкой и широкой головогрудью существовали и до загрязнения воды. Наследуемость длины крыльев и длины грудины у воробьев не была доказана.

Поэтому дальнейшее развитие теории естественного отбора было невозможным без знания механизмов изменчивости и наследственности признаков в популяциях.

Рождение генетики привело к открытию дискретного характера наследования признаков (был преодолен «кошмар Дженкинса»). Но одновременно создаются разнообразные генетические теории эволюции, отводящие естественному отбору роль «механического сита» – браковщика неудачных мутаций (С.И. Коржинский, «Гетерогенезис и эволюция», 1899; учение Г. де Фриза, 1901; учение о невозможности отбора в чистых линиях В.Л. Иоганссена, 1908). Глубокий кризис дарвинизма был преодолен только в ходе создания синтетической теории эволюции.

2. Создание синтетической теории эволюции

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) – наиболее распространенное эволюционное учение XX века. СТЭ сложилась к началу 1940-х гг. на основе синтеза классического дарвинизма и популяционной генетики

Краткая история создания СТЭ

1900 г. – переоткрытие законов И.Г. Менделя, формирование представлений о дискретном характере наследственности и изменчивости.

1901 г. – создание мутационной теории Г. де Фриза.

1908 г. – формирование основных представлений о генетической структуре популяций. Учение В.Л. Иоганссена о невозможности отбора в чистых линиях. Закон Харди-Вайнберга.

1920 г. – закон гомологических рядов Н.И. Вавилова: формирование представлений о виде как системе.

1926 г. – работа С.С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики»: доказана генетическая неоднородность природных популяций.

1927 г. – Ю.А. Филипченко вводит термин «микрорэволюция» для обозначения эволюционных процессов внутри видов и популяций.

1942 г. – выходит книга Джулиана Гексли «Эволюция: Современный синтез», в которой были систематизированы достижения эволюционной теории.

В создании СТЭ принимали участие крупнейшие биологи: Н.П. Дубинин, А.С. Серебровский, Н.В. Тимофеев-Ресовский, И.И. Шмальгаузен, Ф. Добжанский, Э. Майр, Дж. Симпсон и другие.

Становление СТЭ сопровождалось широкомасштабными популяционными исследованиями. Было установлено, что:

– покровительственная, предостерегающая и лжепредостерегающая окраска повышают выживаемость особей в соответствующих условиях: опыты с богомолами (Чеснола, 1904; Беляев, 1927), с березовой пяденицей (Гаррисон, 1920), с осовидной и шмелевидной окраской насекомых (Мостлер, 1936);

– формирование адаптивных форм сорняков (льняного рыжика и большого погремка (Цингер, 1909, 1913), одуванчика (В.Н. Сукачев, 1927)) происходит путем отбора.

Однако данные этих экспериментов использовались в качестве аргументов не только эволюционистами, но и антидарвинистами, в том числе, и механоламаркистами.

С 1940-ых гг. исследование анатомо-морфологических признаков постепенно вытесняется физиолого-биохимическими исследованиями. Для выявления скрытой изменчивости стали применять методы гель-электрофореза. В результате произошел отрыв признака от его носителя, т.е. вместо эволюции организмов стали изучать эволюцию нуклеиновых кислот и белков. Широкомасштабные исследования биохимического полиморфизма природных популяций привели к современному кризису СТЭ. Однако до сих пор не создано эволюционных теорий, способных заменить СТЭ.

Основные положения (постулаты) СТЭ

Синтетическая теория эволюции основана на ряде основных положений:

1. Направление эволюции определяется её движущими силами: борьбой за существование и естественным отбором.
2. Борьба за существование – это метафорическое выражение для обозначения всего многообразия отношений между организмами и средой их обитания. Этот термин отражает зависимость одного существа от другого, а также успех особи в оставлении после себя потомства
3. Естественный отбор – это совокупность биологических процессов, в результате которых наблюдаются дифференциальная смертность и дифференциальный успех в размножении.
4. Объектом действия естественного отбора является фенотип особи на всех стадиях онтогенеза.

5. Естественный отбор действует по фенотипам, однако фенотип особи в известной мере определяется её генотипом. Поэтому в результате отбора происходит дифференциальное воспроизведение генотипов.
6. Первичная изменчивость в популяциях появляется за счет действия элементарных эволюционных факторов, к которым относятся: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и другие.
7. Элементарные эволюционные процессы включают движущие силы эволюции (борьбу за существование и естественный отбор) и элементарные эволюционные факторы.
8. Элементарным эволюционным материалом являются мутации.
9. Элементарной единицей эволюции является популяция. В ходе эволюции повышается средняя приспособленность популяций.
10. Элементарное адаптационное явление – это появление генетически обусловленного признака, повышающего приспособленность популяции.
11. Элементарное эволюционное явление – это устойчивое изменение генетической структуры популяции (например, изменение частоты аллеля).
12. Эволюция протекает в конкретных естественно-географических условиях; биогеоценоз – это арена первичных эволюционных преобразований.
13. Биологическая эволюция представляет собой необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.

Лекция 7.

Тема 7: Микроэволюция. Элементарные эволюционные факторы

- 1. Общая характеристика элементарных эволюционных факторов. Мутационный процесс. Рекомбинации**
- 2. Дрейф генов. Генетическая гетерогенность и уникальность природных популяций**
 - 1. Общая характеристика элементарных эволюционных факторов.**

Элементарные эволюционные факторы – это стохастические (вероятностные) процессы, протекающие в популяциях, которые служат источниками первичной внутрипопуляционной изменчивости.

К основным ЭЭФ относятся: мутационный процесс, рекомбинации и давление мутаций. Эти факторы обеспечивают появление в популяциях новых аллелей (а также хромосом и целых хромосомных наборов). К дополнительным ЭЭФ относятся:

популяционные волны, изоляция, эффект основателя, дрейф генов. Эти факторы обеспечивают эффект «бутылочного горлышка», способствующий изменению частот аллелей в популяции. К ЭЭФ относятся и другие процессы, способные изменить генетическую структуру популяции: миграции (поток генов), мейотический драйв и прочие.

МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Мутационный процесс – это процесс возникновения в популяциях самых разнообразных мутаций: генных, хромосомных и геномных. Мутационный процесс является важнейшим элементарным эволюционным фактором, поскольку поставляет элементарный эволюционный материал – мутации. Именно мутации обеспечивают появление новых вариантов признака, именно мутации лежат в основе всех форм изменчивости.

Мутации, которые не подвергаются заметному действию отбора, называются селективно нейтральными. В теории эволюции обычно рассматриваются только генеративные мутации; генетические мозаики в эволюционных моделях не рассматриваются. Если тип мутации не оговаривается специально, то обычно мутацией называют изменение исходного аллеля некоторого гена; такое изменение записывают следующим образом: $A \rightarrow a$ или $a \rightarrow A$ или $a_0 \rightarrow a_k$ (где k – некоторый символ, например, номер мутации). Ген может мутировать в различных направлениях; в результате могут возникать обратные мутации, при которых действие одной мутации отменяется другой мутацией. Например, действие прямой мутации $A \rightarrow a$ отменяется обратной мутацией $a \rightarrow A$. При этом обратная мутация может быть истинной, но может быть и следствием внутригенной супрессии (например, потеря одной пары оснований компенсируется вставкой другой пары).

Частота мутаций конкретных генов очень низка: она колеблется от 10^{-3} (мутирует один ген из тысячи) до 10^{-10} (мутирует один ген из десяти миллиардов). В среднем можно считать, что лишь несколько гамет из миллиона содержит новую мутацию по данному гену, тогда частота мутации составляет $n \times 10^{-6}$ или просто $\sim 10^{-6}$. (Более подробная характеристика мутаций рассматривается в Конспекты генетики.)

Носителями мутации называются организмы, все клетки которых несут рассматриваемую мутацию (например, гетерозиготы Aa), но эта мутация не проявляется в фенотипе и не может подвергаться действию отбора. Мутантами мы будем называть организмы, у которых мутация обнаруживается в фенотипе и может подвергаться действию отбора (заметим, что термин «мутант» используют в самых различных

значениях). В разных группах организмов возможность фенотипического проявления мутантного аллеля различна.

Судьба мутантного аллеля в популяциях диплобионтов

Диплобионты – это диплоидные организмы, к которым относятся все животные, а также растения и грибы в диплоидной фазе. В простейших эволюционных моделях анализируются популяции, близкие к идеальным (бесконечно большие, стационарные, амфимиктические, панмиктические). У диплобионтов каждый ген представлен двумя аллелями, которые различным образом взаимодействуют между собой.

1. Рецессивные аутосомные мутации. Практически не имеют шансов проявиться в фенотипе. Вероятность встречи мутантных аллелей равна квадрату вероятности (или частоты) мутирования данного гена – q^2 (aa). В среднем, вероятность образования новой рецессивной гомозиготы колеблется от $(10^{-5})^2 = 10^{-10}$ до $(10^{-6})^2 = 10^{-12}$. Иначе говоря, вероятность фенотипического проявления мутантного рецессивного аллеля не превышает одного шанса из десяти миллиардов.

У носителей рецессивной мутации (гетерозигот Aa) мутантный аллель a не проявляется в фенотипе и не подвергается действию естественного отбора. В стационарной популяции этот аллель может совершенно случайно не перейти в следующее поколение.

Это связано с тем, что вероятность утраты мутантного аллеля L зависит от числа потомков N в семье: $L=1$ при $N=0$; $L=1/2$ при $N=1$; $L=1/4$ при $N=2$; $L=1/8$ при $N=3$; $L=(1/2)^X$ при $N=X$. Средняя плодовитость пары особей равна 2 потомкам, достигшим репродуктивного возраста, но фактическая плодовитость изменяется от 0 до X. Если фактическая плодовитость пары велика, то велика и вероятность передачи мутации в хотя бы одному потомку. Если же плодовитость снижена (или равна 0), то снижена (или равна 0) и вероятность сохранения мутации.

2. Рецессивные мутации, сцепленные с полом. Такие мутации сразу проявляются у гетерогаметного пола. У человека такие мутации приводят к развитию тяжелых заболеваний: гемофилии (A и B), мышечной дистрофии Дюшена. Примеры подобных мутаций, имеющих адаптивное значение, нам неизвестны.

3. Мутантный аллель доминирует над исходным ($a \rightarrow A$). Доминантная мутация сразу проявляется в фенотипе и подвергается действию естественного отбора. Эти типы мутаций встречаются в 1000 раз реже, чем рецессивные, практически все они летальны или полуметальны; примеры таких мутаций у человека: поликистоз почек,

нейрофиброматоз, множественный полипоз толстой кишки. Однако некоторые доминантные мутации могут проявляться как преадаптации; адаптивное значение может иметь черная окраска насекомых (например, у березовой пяденицы), а также позвоночных. В этом случае отбор действует подобно механическому сити и отбирает уже готовые варианты – преадаптации.

4. Мутантный аллель проявляет сверхдоминирование, частичное доминирование или кодоминирование по отношению к исходному. В данном случае мутация также сразу проявляется в фенотипе и подвергается действию отбора. Некоторые полудоминантные мутации могут иметь адаптивное значение, например, у человека полудоминантная мутация серповидноклеточной анемии в гетерозиготном состоянии обеспечивает устойчивость к малярии. В целом данная ситуация изучена недостаточно.

При анализе мутационного процесса у диплобионтов нужно учитывать явление множественного аллелизма. Один и тот же ген мутирует различным образом, что приводит к существованию в популяции серий множественных аллелей (например, a_1 , a_2 , a_3 и т.д.). Эти аллели могут встретиться в компаунд-гетерозиготе (например, a_1a_2). Тогда между разными мутантными аллелями возможны все типы перечисленных выше взаимодействий. Особый случай представляет возникновение разных мутаций с одинаковым фенотипическим эффектом (например, $a_1a_1 = a_2a_2 = a_1a_2$).

Судьба мутантного аллеля в популяциях гаплобионтов и полиплоидов

К гаплобионтам относятся все прокариоты; водоросли и грибы в гаплоидной фазе; половые клетки животных. У многих таких организмов половое размножение отсутствует.

У гаплобионтов мутантный аллель обычно сразу проявляется в фенотипе и подвергается действию естественного отбора. В этом случае отбор действует подобно механическому сити. В результате некоторые мутации сразу же приобретают адаптивный характер, например, у бактерий появляется устойчивость к лекарственным препаратам (тетрациклину, пенициллину и др.).

Однако довольно часто у гаплоидов наблюдается многократное дублирование (амплификация) одного и того же гена, что позволяет мутантным аллелям находиться в квазигетерозиготном состоянии. В этом случае рецессивная мутация может не проявиться в фенотипе, что делает ее недоступной для действия естественного отбора.

К полиплоидам относятся многие растения и некоторые животные. У автополиплоидов наблюдаются те же закономерности, что и у диплоидов, но шансы на проявление в фенотипе рецессивных мутаций еще меньше. При частоте мутации 10–6 вероятность ее фенотипического проявления у тетраплоидов равна $q^4 (aaaa) = 10^{-24}$.

Мутационный процесс дополняется некоторыми специальными механизмами, способствующими сохранению мутаций или изменению экспрессии мутантных аллелей.

Давление мутаций

Одна и та же мутация с одной и той же частотой p возникает в каждом поколении. В то же время мутантный аллель может быть утрачен под воздействием случайных факторов (в т.ч. и вследствие обратных мутаций). Если не учитывать обратных мутаций, то фактическая частота мутантного аллеля нелинейно возрастает. Зависимость частоты мутантного аллеля от порядкового номера поколения может быть примерно аппроксимирована логарифмической функцией.

Мейотический драйв

Этим термином обозначают механизмы, с помощью которых мутантные гены могут избегать элиминации естественным отбором. Если такой ген одновременно обеспечивает преимущество несущей его хромосомы в течение мейоза, то процент гамет с таким геном окажется выше, чем можно было бы ожидать. Мейотический драйв – это сила, способная изменить механизм мейотического деления клетки таким образом, что соотношение производимых гетерозиготой гамет отклоняется от обычного (50 : 50). Ряд генов, обладающих таким действием, выявлен у мышей, у дрозофил.

Генетический импринтинг

При генетическом импринтинге экспрессия генов зависит от пола особи, передающей данный ген потомкам. Например, некоторый мутантный аллель, переданный матерью, будет включен у ее потомка, но такой же аллель, переданный отцом, будет инактивирован у его потомка (инактивированный аллель называется импринтным).

Импринтинг проявляется на разных уровнях организации генетического материала: различают импринтинг целого генома, отдельных хромосом и отдельных генов. Механизмы импринтинга интенсивно изучаются; универсальным механизмом, вероятно, является метилирование азотистых оснований. Не вызывает сомнений, что существуют особые гены, контролирующие импринтинг – импринторы, или гены молчания.

Прогрессирующая амплификация

Прогрессирующая амплификация – это особый класс мутаций, суть которых заключается в многократном повторении отдельных триплетов в некодирующих участках ДНК. Например, у нормальных людей один и тот же триплет в интронах может повторяться от 5...6 до 10...13 раз. Однако некоторые триплеты начинают повторяться сотни и тысячи раз, причем, в ряду поколений повторов становится все больше. В

результате развиваются такие заболевания как болезнь Хантингтона, миотоническая дистрофия и др.

Рекомбинации

Как правило, один фенотипический признак формируется под влиянием множества генетических факторов, то есть является полигенным. Поэтому разные мутации могут взаимодействовать между собой. В результате рекомбинаций (которые имеются у всех известных групп организмов) возможны следующие эффекты взаимодействия мутаций:

1. Различные способы межгенных взаимодействий: комплементарность, эпистаз, а также различные формы полимерии: аддитивная (простое суммирование фенотипических эффектов, при котором $1+1=2$) и неаддитивная (нелинейное взаимодействие, при котором $1+1\neq 2$).
2. Мутации в управляющих генах: ослабителях (супрессорах), усилителях (бустерах), модификаторах. Например, мутация в гене-модификаторе X может превратить рецессивную мутацию а в доминантную.

Итак, для понимания значения мутационного процесса необходимо рассматривать не отдельные мутации, а все разнообразие возможных мутаций и их сочетаний в популяциях.

2. ДРЕЙФ ГЕНОВ.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

Дрейф генов. Случайные ненаправленные изменения частот аллелей в популяциях называются дрейфом генов в широком смысле этого слова.

Дрейфом генов в узком смысле слова Сьюэлл Райт назвал случайное изменение частоты аллелей при смене поколений в малых изолированных популяциях. В малых популяциях велика роль отдельных особей. Случайная гибель одной особи может привести к значительному изменению аллелофонда. Чем меньше популяция, тем больше вероятность флуктуации – случайного изменения частот аллелей. В сверхмалых популяциях по совершенно случайным причинам мутантный аллель может занять место нормального аллеля, т.е. происходит случайная фиксация мутантного аллеля.

В отечественной биологии случайное изменение частоты аллеля в сверхмалых популяциях некоторое время называли генетико-автоматическими (Н.П. Дубинин) или стохастическими процессами (А.С. Серебровский). Эти процессы были открыты и изучались независимо от С. Райта.

Дрейф генов доказан в лабораторных условиях. Например, в одном из С. Райта опытов с дрозофилой было заложено 108 микропопуляций – по 8 пар мушек в пробирке. Начальные частоты нормального и мутантного аллелей были равны 0,5. В течение 17

поколений случайным образом в каждой микропопуляции оставляли 8 пар мушек. По окончании эксперимента оказалось, что в 98 пробирках сохранился только нормальный аллель, в 10 пробирках – оба аллеля, а в 3 пробирках произошла фиксация мутантного аллеля.

В природных популяциях наличие дрейфа генов до сих пор не доказано. Поэтому разные эволюционисты по-разному оценивают вклад дрейфа генов в общий процесс эволюции.

Дрейф генов связан с утратой части аллелей и общим снижением уровня биоразнообразия. Следовательно, должны существовать механизмы, компенсирующие действие дрейфа генов.

Эффект Болдуина. Частным случаем дрейфа генов является эффект «бутылочного горлышка» – изменение частот аллелей в популяции.

Эффект бутылочного горлышка достигается за счет множества дополнительных ЭЭФ.

1. Популяционные волны.

Популяционными волнами (волнами жизни, волнами численности) называют колебания численности природных популяций. Различают следующие типы популяционных волн:

1. Аperiodические с высокой амплитудой. Характерны для некоторых организмов с высокой скоростью размножения в благоприятных условиях и высокой смертностью в неблагоприятных условиях (r-стратегия). Например, у майского жука в течение 5 лет численность популяции может изменяться в 1 миллион раз!

2. Аperiodические и периодические с низкой амплитудой. Характерны для некоторых организмов с низкой скоростью размножения и низкой смертностью независимо от условий (K-стратегия).

3. Периодические с высокой амплитудой. Встречаются у самых разнообразных организмов. Часто носят периодический характер, например, в системе «хищник–жертва». Могут быть связаны с экзогенными ритмами. Именно этот тип популяционных волн играет наибольшую роль в эволюции.

Историческая справка. Выражение «волны жизни» («Wave of life»), вероятно, употребил впервые исследователь южноамериканских пампасов Хэдсон (W.H. Hudson, 1872–1873). Хэдсон отметил, что в благоприятных условиях (свет, частые ливни) сохранилась обыкновенно выгорающая растительность; обилие цветов породило обилие шмелей, затем мышей, а затем и птиц, кормившихся мышами (в т.ч., кукушек, аистов, болотных сов). С.С. Четвериков обратил внимание на волны жизни, отметив появление в 1903 г. в Московской губернии некоторых видов бабочек, не обнаруживаемых там на

протяжении 30...50 лет. Перед этим, в 1897 г. и несколько позже, отмечалось массовое появление непарного шелкопряда, оголившего громадные площади лесов и нанесшего существенный вред плодовым садам. В 1901 г. отмечалось появление в значительном количестве бабочки–адмирала. Результаты своих наблюдений он изложил в кратком очерке «Волны жизни» (1905).

Если в период максимальной численности популяции (например, миллион особей) появится мутация с частотой 10^{-6} , то вероятность ее фенотипического проявления составит 10^{-12} . Если в период спада численности до 1000 особей носитель этой мутации совершенно случайно выживет, то частота мутантного аллеля возрастет до 10^{-3} . Эта же частота сохранится и в период последующего подъема численности, тогда вероятность фенотипического проявления мутации составит 10^{-6} .

2. Изоляция. Обеспечивает проявление эффекта Болдуина в пространстве.

В большой популяции (например, с численностью миллион диплоидных особей) частота мутации порядка 10^{-6} означает, что примерно одна из миллиона особей является носителями нового мутантного аллеля. Соответственно, вероятность фенотипического

проявления этого аллеля в диплоидной рецессивной гомозиготе составляет 10^{-12} (одна триллионная).

Если эту популяцию разбить на 1000 малых изолированных популяций по 1000 особей, то в одной из изолированных популяций наверняка окажется один мутантный аллель, и его частота составит 0,001. Вероятность его фенотипического проявления в ближайших последующих поколениях составит $(10^{-3})^2=10^{-6}$ (одна миллионная). В сверхмалых популяциях (десятки особей) вероятность проявления мутантного аллеля в фенотипе возрастает до $(10^{-2})^2=10^{-4}$ (одна десятитысячная).

Таким образом, лишь за счет изоляции малых и сверхмалых популяций шансы на фенотипическое проявление мутации в ближайших поколениях возрастут в тысячи раз. В то же время, трудно предположить, чтобы в разных малых популяциях совершенно случайно проявился в фенотипе один и тот же мутантный аллель. Скорее всего, каждая малая популяция будет характеризоваться высокой частотой одного или немногих мутантных аллелей: или a, или b, или c и т.

3. Эффект основ

Эффект основателя представляет собой частный случай совместного действия изоляции и популяционных

Популяция в период становления может состоять из немногих аллогамных особей, потомства одной оплодотворенной самки и даже одной автогамной особи. Тогда из-за

объективной ошибки выборки частота мутантного аллеля может оказаться очень высокой. Эта же частота сохранится и в период последующего становления численности популяции.

Эффект основателя доказан для популяций человека (например, для религиозных сект) и многих островных видов (например, дрозофилы, некоторых птиц).

Некоторые дополнительные элементарные эволюционные факторы

Миграции, или поток генов. В основе миграции генов лежат межпопуляционные обмены носителями генетической информации: особями, пыльцой и различными диаспорами. Предположим, что в одной из малых популяций под воздействием перечисленных элементарных эволюционных факторов сложилась высокая частота аллеля a , а в другой – аллеля b . При нарушении изоляции происходят межпопуляционные обмены, и в результате обе малые популяции будут содержать и a , и b .

Инбридинг. При инбридинге возможно скрещивание организмов с близкими генотипами (крайним случаем инбридинга является автогамия – самооплодотворение).

Тогда вероятность фенотипического проявления мутации значительно возрастает (при самооплодотворении она достигает 0,25). Инбридинг усиливает действие всех ЭЭФ.

Бесполое размножение. Способствует сохранению мутаций за счет быстрого увеличения числа их носителей.

Таким образом, благодаря совместному действию множества элементарных эволюционных факторов маловероятные события на протяжении длительного эволюционного времени становятся вполне реальными. В результате, по образному выражению С.С. Четверикова (1926), природные популяции насыщены мутациями, как губка водой.

В малых и сверхмалых популяциях число разных мутантных генов меньше, чем в больших популяциях, но зато частоты отдельных мутантных аллелей могут быть достаточно высокими. Каждая малая изолированная популяция характеризуется уникальным аллелофондом, на создание которого потребовались многие поколения. Каждый такой аллелофонд складывается под действием множества случайностей. Восстановить утраченные сочетания аллелей – невозможно.

Лекция 8.

Тема 8: Естественный отбор

1. Концепция естественного отбора

2. Концепция генетического нейтрализма и «недарвиновские» теории эволюции

3. Основные формы естественного отбора

4. Высшие формы естественного отбора

5. Современные проблемы теор

1. Концепция естественного отбора

Первые представления о естественном отборе как движущей силе эволюции сложились в начале XIX века.

Англичане Уильям Уэллс, Патрик Мэттью, Эдвард Блит в начале XIX в. независимо друг от друга пришли к выводу, что в природе существует жестокая конкуренция, и поэтому только сильнейшие, наиболее приспособленные к условиям данной местности особи могут оставить потомство; в ходе борьбы за существование выживают особи, наиболее соответствующие условиям своей среды, то есть действует «отбор при помощи закона природы».

Герберт Спенсер (английский психолог, 1820–1903) понимал естественный отбор как переживание наиболее приспособленных. Ч. Дарвин использовал это же понятие отбора, но подчеркивал, что «...особи, обладающие хотя бы самым незначительным преимуществом перед остальными, будут иметь больше шансов на выживание и продолжение своего рода».

В начале XX века распространилась теория «механического сита» (Г. де Фриз, 1903), отводящая естественному отбору роль сортировщика уже имеющихся вариантов. Однако в большинстве случаев отбор не использует уже готовые варианты признаков (преадаптации), а создает новые признаки, которые не могли возникнуть лишь за счет мутационной и комбинативной изменчивости. В этом заключается творческая роль естественного отбора.

И. И. Шмальгаузен при разработке теории отбора большое внимание уделял дифференциальной смертности вследствие элиминации. При этом некоторые формы элиминации (общая стихийная) могут не приводить к отбору.

Дж. Гексли (1942) различал отбор как дифференциальное выживание и отбор как дифференциальное размножение. В настоящее время некоторые современные эволюционисты понимают отбор как избирательное выживание биологических единиц (например, Футуима, 1979). Другие эволюционисты (например, Эрик Пианка, 1978) подчеркивают, что отбор действует «только посредством дифференциального успеха в размножении».

Однако размножение и передача генов последующим поколениям – разные понятия. И. Лернер (1958) пришел к выводу, что отбор есть дифференциальное воспроизведение генотипов. Эта формулировка сущности отбора в настоящее время наиболее распространена.

Вопрос о единице действия отбора до сих пор однозначно не решен. Классическая СТЭ подразумевает, что единицей действия отбора является фенотип особи. Однако сами понятия «фенотип» и «особь» строго не определены. Поэтому существуют теории группового отбора (единица отбора – индивид, клон, семья, колония, популяция) и теории «эгоистического гена» (единица отбора – репликон, самовоспроизводящийся участок ДНК).

Большинство эволюционных теорий принимает следующее определение:

Естественный отбор – это совокупность биологических процессов, обеспечивающих дифференциальное выживание и дифференциальное воспроизведение генотипов.

2. Концепция генетического нейтралитета и «недарвиновские» теории эволюции

Наличие естественного отбора не отрицается ни одной современной эволюционной теорией. Однако концепция генетического нейтралитета подчеркивает ведущую эволюционную роль случайного дрейфа генов (Мотоо Кимура, 1985). Концепция нейтралитета исходит из того, что лишь некоторые признаки имеют селективное значение: около 90 % видовых признаков не имеют адаптивной ценности.

Современный нейтраллизм базируется, как правило, на изучении биохимических признаков. Белковая молекула состоит из двух подсистем: очень небольшой активной (активный и аллостерический центр) и огромной пассивной (основная часть молекулы). Если мутация затрагивает активную часть белка (вероятность этого очень мала), то его свойства и функции существенно изменяются. Но если мутация затрагивает лишь пассивную часть белка, то его свойства и функции изменяются очень незначительно. При этом обычно не обнаруживается никаких преимуществ одной формы белка над другими формами. Из-за вырожденности генетического кода около 30 % мутаций не приводят вообще к изменению аминокислотного состава белков.

К методологическим ошибкам нейтраллизма относятся следующие:

1. Единицей отбора являются не фенотипы особей, а их признаки (обычно биохимические). То есть организм расценивается как совокупность признаков.
2. Селективная ценность признака определяется безотносительно к условиям эволюции.
3. Не разграничиваются понятия генотипа и фенотипа. Например, понятие «гена» и «фермента» часто подменяют друг друга.
4. Игнорируются данные по творческой роли естественного отбора.
5. Преувеличивается значение преадаптаций.

Тем не менее, концепция нейтраллизма находит широкую поддержку, особенно, среди специалистов по молекулярной и теоретической биологии.

Все «недарвиновские» теории эволюции отличаются внешней логичностью, обилием фактов и примеров. Однако они часто включают исходно неверные предпосылки. Например, А.А.Любищев считал, что симбиоз горчака и беззубки не мог возникнуть путем отбора, поскольку одновременное появление двух коадаптаций у разных видов практически невероятно. Логическая ошибка заключается в введении условия «одновременное появление». В действительности, появление коадаптаций может быть разделено значительными временными промежутками.

Неверной предпосылкой является также допущение о том, что «целесообразность есть основное свойство живого» (Л. С. Берг).

3. Основные формы естественного отбора

1. Движущий отбор – является исходной формой отбора.

Проявляется в виде устойчивого и, в известной мере, направленного изменения частоты аллеля (генотипа, фенотипа) в популяции. Конечным результатом движущей формы отбора является полное замещение аллеля (генотипа, фенотипа) другим аллелем (генотипом, фенотипом). Таким образом, движущий отбор приводит к изменению генетической и фенотипической структуры популяции.

В ходе движущего отбора повышается средняя приспособленность популяции (но не обязательно всех ее членов!).

Механизм движущего отбора заключается в накоплении и усилении отклонений от первоначального (нормального) варианта признака. Эти отклонения появляются в ходе действия элементарных эволюционных факторов. В дальнейшем первоначальный вариант признака может стать отклонением от нормы.

Движущий отбор приводит к появлению в популяции транзитивного, или переходного полиморфизма. Полиморфизм – это одновременное сосуществование в популяции двух и более аллелей одного гена, двух и более генотипов или фенотипов. Выявить этот тип полиморфизма трудно, поскольку он существует в популяции в течение немногих (нескольких десятков) поколений.

2. Стабилизирующий отбор (центростремительный отбор) – суммарный результат действия двух и более направлений движущего отбора в пользу одного гено/фенотипа или группы генотипов со сходным фенотипом. Стабилизирующий отбор направлен на сохранение генетической и фенотипической структуры популяции.

Стабилизирующий отбор проявляется в виде сохранения частот аллелей (генотипов, фенотипов) в популяции. Результатом стабилизирующего отбора является сохранение такого состояния популяции, при котором ее средняя приспособленность максимальна.

Различают две формы стабилизирующего отбора: очищающий отбор и отбор на разнообразие.

При очищающем отборе сохраняется первоначальный (нормальный) вариант признака. Отклонения от нормального варианта признака снижают приспособленность особей и удаляются (элиминируются) из популяции. В этом случае частота одного из аллелей стремится к 1, а частоты других аллелей данного гена – к нулю.

При отборе на разнообразие отбор часто действует в пользу гетерозигот (превосходство гетерозигот над гомозиготами называется сверхдоминированием). Тогда в популяции длительное время сохраняется два и более аллеля одного гена в постоянном соотношении. Стабилизирующий отбор на разнообразие приводит к появлению и сохранению в популяции сбалансированного (устойчивого) полиморфизма. Этот тип полиморфизма сохраняется в популяциях неопределенно долгое время.

Мощный стабилизирующий отбор способствует сохранению таксонов. Известны многочисленные персистентные формы – "живые ископаемые" (плеченогие, мечехвосты, гаттерия, латимерия, гинкго). У мечехвостов внутривидовой полиморфизм не

меньше, чем у молодых видов членистоногих, однако любое отклонение от среднего значения признака (от адаптивной нормы) приводит к снижению приспособленности.

Теорию стабилизирующего отбора разработал Иван Иванович Шмальгаузен.

К стабилизирующему отбору часто относят и канализирующий отбор – отбор на устойчивость развития, на автономизацию онтогенеза (этот вопрос подробнее будет рассмотрен на соответствующей лекции).

3. Дизруптивный отбор (центробежный отбор) – суммарный результат действия двух и более направлений движущего отбора в пользу двух и более равноприспособленных гено/фенотипов или групп генотипов со сходными фенотипами.

Дизруптивный отбор приводит к появлению в популяции несбалансированного (неустойчивого) полиморфизма. Для длительного сохранения в популяции этого типа полиморфизма необходимо выполнение ряда условий:

- а) все формы должны быть действительно равноприспособлены: $w(AA) = w(Aa) = w(aa)$;
- б) обе формы должны не скрещиваться между собой: $k(aa \times AA) \rightarrow 0$;
- в) среда обитания должна быть неоднородной в пространстве и/или во времени.

Выполнение даже одного из условий встречается довольно редко, поэтому несбалансированный полиморфизм в пределах популяции – редкое явление. Наиболее часто встречается сезонный полиморфизм у насекомых (бабочки, божьи коровки), экологически обусловленный полиморфизм в больших популяциях растений, полиморфизм при нулевой приспособленности гетерозигот (тропические бабочки).

Теорию дизруптивного отбора разработал Дж. Симпсон.

4. Высшие формы естественного отбора

1. Половой отбор – форма естественного отбора, основанная на соперничестве особей одного пола за спаривание с особями противоположного пола. При этом приспособленность генотипа (фенотипа) оценивается не по его выживаемости, а по его участию в размножении.

Обычно направление полового отбора не зависит от выживаемости. Но совершенно случайно (!) фенотипы и генотипы с наибольшей приспособленностью могут пользоваться наибольшим успехом при размножении, и наоборот, гено/фенотипы с наименьшей выживаемостью могут оставлять больше потомства (напр., носители сверхстимула). В первом случае при наличии дизруптивного отбора возможен распад исходной популяции на две и более субпопуляции. Во втором случае общая приспособленность популяции может снизиться настолько, что это приведет к ее гибели.

В результате полового отбора или при его участии у многих видов животных в процессе эволюции возникли и развились вторичные половые признаки. При наличии различий между мужскими и женскими особями раздельнополых видов возникает половой диморфизм. Половой диморфизм служит для опознавания половой принадлежности особей в пределах вида, а при совместном сосуществовании множества близких видов способствует опознаванию особей своего вида, что повышает степень межвидовой изоляции.

Концепция полового отбора, объясняет происхождение многих признаков, которые, на первый взгляд, являются бесполезными или даже вредными и для особи, и для вида. К таким признакам относятся: сильная разветвлённость рогов у оленей,

ослабляющая их значение как органов защиты или нападения, длинный тяжёлый хвост у самцов некоторых птиц во время брачного периода.

Половой отбор является прогрессивной формой отбора, поскольку «борьба» между самцами не ставит вопрос о выживаемости, о борьбе за условия, необходимые для жизни (пища, жизненное пространство и т. д.). Следовательно, половой отбор не требует гибели «побеждённых»: «побеждённые», как правило, выживают и могут быть даже более долговечными, чем победители, а в последующий сезон спаривания могут оказаться «победителями».

Половой отбор сыграл значительную роль в эволюции человека. Основы концепции полового отбора разработаны Ч.Дарвином (Происхождение человека и половой отбо

2. Частотно-зависимый отбор – форма отбора, обусловленная зависимостью приспособленности гено/фенотипа от его частоты в популяции. Например, генотип АААа обладает приспособленностью (выживаемостью) $W=0,7$ в «экологическом вакууме», но при увеличении количества особей с генотипом АААа между ними возникает внутривидовая конкуренция, и величина W снижается.

3. Отбор родственников (kin-selection) – отбор в колониях, семьях и сверхмалых популяциях. Приводит к накоплению альтруистических признаков (альтруизм – самопожертвование).

Если в семье появляется "аллель альтруизма" (в действительности, альтруизм обусловлен сложными генетическими комплексами), то он будет в наличии у половины родственников. Носитель этого аллеля, проявляя заботу о внуках или племянниках, способствует их выживанию и накоплению "аллеля альтруизма" в последующих поколениях.

В высшей форме альтруизм проявляется у общественных перепончатокрылых (пчелы, муравьи), поскольку у этих насекомых сестры более близкие родственники, чем мать и дочери. Этот эффект обусловлен гаплоидностью самцов – все сестры несут половину совершенно одинаковых аллелей.

Отбор родственников сыграл значительную роль в эволюции человека, наряду с половым отбором.

4. К–отбор и r–отбор.

К–отбор – отбор на эффективность – характеризуется следующими результатами: уменьшение числа потомков, медленное развитие, позднее размножение, длительный репродуктивный период.

К–отбор протекает в насыщенных сообществах. Этому типу отбора способствует высокая выживаемость–приспособленность, "излишек" особей, острая конкуренция.

r–отбор – отбор на плодовитость – характеризуется следующими результатами: увеличение числа потомков, быстрое развитие, раннее размножение, однократное размножение.

r–отбор протекает в экологическом вакууме. Этому типу отбора способствует низкая выживаемость, "недостаток" особей по отношению к емкости ниши, пассивное соревнование.

5. Дестабилизирующий отбор. Это отбор на разрушение исторически сложившихся адаптивных комплексов. Теорию дестабилизирующего отбора разработал акад. Д.К. Беляев, изучавший генетические аспекты domestikации лисиц. Не исключено, что дестабилизирующий отбор действует и в природе при смене адаптивных зон.

Нужно отметить, что в природных популяциях перечисленные формы отбора практически не встречаются в чистом виде. Обычно наблюдается сложное взаимодействие форм отбора.

5. Современные проблемы теории отбора

1. Проблема генетического груза

Рассмотрим движущий отбор по признаку А в пользу аллеля А при полном доминировании. Пусть генотипы АА и Аа обеспечивают 100%-ную выживаемость. Но это означает, что выживаемость исходного генотипа – W (aa) – меньше 100%. Допустим, что W (aa) составляет 99% (при этом коэффициент отбора $s = 0,01$, что соответствует интенсивности отбора в природных популяциях). Таким образом, предпосылкой отбора

является исходное несовершенство членов популяции, что выражается в снижении средней приспособленности популяции.

Такое снижение средней приспособленности популяции за счет особей, приспособленность которых ниже оптимальной, называется генетическим грузом. По образному выражению Холдейна, генетический груз – «это та цена, которую вынуждена платить популяция за право эволюционировать».

[Холдейн Джон Бердон Сандерсон (Haldane J. B. S.) (1892-1964), англ. биохимик, генетик] Если естественный отбор действует по одному признаку, то исходная обреченность 1% новорожденных незаметна. Однако если отбор действует по нескольким признакам одновременно, то при отсутствии корреляции между признаками вероятность выживания особей с неблагоприятными генотипами составляет W^N , где N – количество признаков. Тогда одновременное действие отбора по 70 признакам возможно при исходной гибели 50% особей нулевого возраста ($0,9970 = 0,495$). Однако не исключен и более жесткий отбор, например, при $W(x) = 0,90$. Тогда приходится допустить, что до начала отбора 50% особей нулевого возраста погибало, если $N = 6...7$.

При стабилизирующем и дизруптивном отборе генетический груз популяции сохраняется на длительное время. При движущей форме отбора генетический груз постепенно снижается. Однако в последнем случае может возникнуть проблема субституционного груза, связанного с пониженной приспособленностью гетерозигот. В этом случае средняя приспособленность популяции может на некоторое время снижаться.

Таким образом, возникает дилемма: или популяция должна характеризоваться очень высокой плодовитостью и высокой смертностью, или естественный отбор может действовать одновременно лишь по немногим признакам (концепция лимитирующих факторов). Если допустить последнее, то большинство полиморфных признаков следует признать селективно нейтральными. Если же снижение приспособленности по полиморфным признакам ничтожно мало, то такие признаки называются псевдонейтральными.

2. Проблема первичного результата отбора.

Уже подчеркивалось, что естественный отбор – это совокупность биологических процессов, в результате которых происходит дифференциальное воспроизведение генотипов. Однако в этом определении отбора не содержится указаний на видимые результаты дифференциального воспроизведения генотипов.

Один из постулатов СТЭ гласит, что объектом отбора является фенотип особи, то есть совокупность признаков или хотя бы один признак. Тогда первичным результатом отбора должно стать изменение признака. Поэтому для иллюстрации действия отбора

используют сравнение диаграмм распределения некоторого количественного признака до и после отбора. Например, движущий отбор часто иллюстрируют смещением среднего значения признака при сохранении его дисперсии, стабилизирующий отбор – сохранением среднего значения признака при уменьшении его дисперсии, дизруптивный отбор – сохранением среднего значения признака при переходе унимодального распределения в бимодальное.

Однако другой постулат СТЭ утверждает, что элементарным эволюционным явлением является устойчивое изменение генетической структуры популяции, например, изменение частоты аллеля. Тогда первичным результатом отбора должно стать именно изменение структуры популяции, а изменение характера распределения признака должно расцениваться как иллюстрация механизмов отбора.

3. Проблема творческой роли естественного отбора.

Отрицая естественный отбор как движущую силу эволюции, противники СТЭ настаивают на невозможности одновременного случайного объединения в одном органе множества мелких признаков. Тогда часть признаков должна появляться на основе макромутаций (например, в эволюционных преобразованиях артериальной системы позвоночных), а часть – на основе некоторых мифических «твердых законов». Естественный отбор рассматривается как фактор, тормозящий эволюцию.

Для понимания творческой роли естественного отбора необходимо рассматривать организм не как сумму признаков, не как последовательность стадий онтогенеза, а как единое целое. Точно также орган необходимо рассматривать не как набор его компонентов, а как единое целое, причем, орган нельзя отделять от его функции.

4. Проблема сопряженной изменчивости комплекса коррелирующих признаков

Адаптивные преобразования в популяциях по совокупности локусов осуществляются не только за счет динамики частот генов, но и, в большей степени, за счет изменения частот гаплотипов; фенотипически это отражается на изменчивости комплекса коррелирующих признаков. В популяциях наиболее велика роль стабилизирующего отбора по генам–модификаторам, создающим полигенные локусы (комплексы). Эволюция популяций – это, в первую очередь, изменения частот гаплотипов (типов гамет).

Лекция 9.

Тема 9: Биологический вид. Видообразование

1. Биологический вид

2. Видообразование

3. Проблемы вида и видообразования в современной биологии

1. Биологический вид

В биологии существует несколько подходов к определению понятия «вид».

Типологическая концепция вида

В основе типологической концепции вида лежат представления о существовании объективных различий между группами особей по ряду существенных признаков, то есть признаков, характерных для одного вида и отсутствующих у других видов. Вид – это нечто отличное, нечто иного сорта (в этом случае можно говорить о видах учебной деятельности, о видах минералов; не случайно русскому слову вид соответствует латинское *species*).

С типологической точки зрения, вид – это совокупность особей, сходных между собой, населяющих определенный ареал, способных скрещиваться между собой, давать плодовитое потомство, похожее на родителей и отличающихся по ряду существенных признаков от других подобных совокупностей.

Основы типологической концепции вида были разработаны К. Линнеем. Линнеевский вид – это вид совершенный и неизменный, т.е. не способный эволюционировать; это идеальный вид, которому соответствует понятие «эйдос» (идея). Типологическая концепция вида лежит в основе всей систематики: вид – это основная единица систематики, минимально возможный совершенный таксон.

Систематика – это наука, которая описывает группы организмов, дает им названия и классифицирует их; иначе говоря, систематика изучает многообразие организмов.

Таксономия – это раздел систематики, посвященный принципам, методам и правилам классификации.

Таксоном называется целостная (полная) группа реально существующих организмов. Таксонам соответствуют таксономические, или систематические категории, образующие иерархическую систему. Например, просто «класс» – это систематическая категория, а «класс Млекопитающие» и «класс Птицы» – это таксоны.

Различают совершенные и несовершенные таксоны. Совершенные таксоны – это генетически закрытые системы, между которыми в норме невозможен обмен генетическим материалом (роды, семейства, порядки, классы, отделы). В составе

совершенного таксона все особи обладают признаками этого таксона. Несовершенные таксоны – это генетически открытые системы, которые в норме могут обмениваться генами, например, близкие подвиды, разновидности и формы. В составе несовершенного таксона не все особи, а лишь большая их часть обладает признаками данного таксона.

Принадлежность особей к тому или иному виду определяется на основании ряда критериев. Критерии вида – это разнообразные таксономические признаки, которые характерны для одного вида, но отсутствуют у других видов. При выделении видов с позиций типологической концепции в первую очередь учитываются морфологические особенности, и выделенные на основании морфологического критерия виды часто называются морфологическими видами, или морфовидами. Подразумевается, что особи, принадлежащие к одному виду, относительно однородны по анатомическому строению и четко отличаются от особей других видов.

Заметим, что при выделении видов многое зависит от интуиции: «Вид – это то, что систематик считает видом» (Кронквист). Объем видов неодинаков в систематике прокариот, низших эукариот, высших и низших растений, грибов, позвоночных и беспозвоночных животных.

Классификации видов

Рассмотрим классификации видов на основании некоторых критериев

1. Классификация видов по площади видового ареала

- а. Виды-космополиты, встречающиеся практически во всех биогеографических областях Земли. Чаще всего это синантропные виды (подорожник большой, пастушья сумка, комнатная муха, серая крыса).
- б. Широкоареальные виды, населяющие территории целых биогеографических царств, областей, провинций. Например, циркумбореальным ареалом характеризуются волки, лисы, медведи.
- в. Узкоареальные виды-эндемики, ограниченные в своем распространении небольшой географической областью.

Различают палеоэндемики и неоэндемики. Палеоэндемики, или реликты – это виды с ограниченным современным распространением, но населявшие в прошлом обширные территории (например, гинкго и метасеквойя в Западном и Центральном Китае, секвойя в Калифорнии, латимерия в р-не Коморских островов, утконос в Австралии и Тасмании). Неоэндемики – это молодые прогрессивные формы, возникающие на недавно изолированных территориях – островах, горных районах, водоемах. Например, в биоте оз. Байкал около 75% видов-эндемиков: байкальская нерпа, байкальский омуль, 2 вида

голомянок, ~ 50 видов бычков, ~ 250 видов бокоплавов, ~ 80 видов планарий, множество эндемичных полихет, моллюсков и др. Отметим, что видовое разнообразие выше у малоподвижных форм.

2. Классификация видов по экологической валентности

а. Эврибионтные виды с широким экологическим спектром, населяющие различные местообитания (сосна). Характеризуются сплошным ареалом и более или менее равномерным распределением плотности популяций.

б. Стенобионтные виды с узким экологическим спектром, населяющие строго определенные местообитания; это узкоспециализированные виды, симбионты и паразиты.

3. Классификация видов по подвижности особей

а. Малоподвижные или сидячие формы с ограниченной способностью к расселению (например, при отсутствии личинки, обеспечивающей расселение – паренхимулы, планулы, трохофоры). Популяции подобных видов называются «вязкими».

б. Организмы, подвижные во взрослом состоянии или имеющие личиночные стадии, способные к расселению. Популяции подобных видов называются «текучими».

4. Монотипические и политипические виды

а. Концепция монотипического вида основана на представлении о существовании единого типа вида. Тип вида представляет собой коллекционный экземпляр (голотип), на основании которого выполнено первое описание вида, и который хранится в гербарии или зоологическом музее. Реально существующие организмы могут несколько отличаться от типового экземпляра, тогда отличия рассматриваются как отклонения от нормы, вариации. Монотипический вид – это идеальный вид для ученого-систематика. Примерами монотипических видов являются островные виды-эндемики или узкоспециализированные (стенобионтные) виды.

б. Концепция политипического вида основана на представлении о существовании нескольких типов вида. Все выделенные типы должны быть представлены соответствующими коллекционными экземплярами. Политипический вид неоднороден по всем критериям и представляет собой систему несовершенных таксонов. Виды с более или менее широким ареалом характеризуются сложной таксономической, экологической и хорологической (пространственной) структурой.

Понятие вида у унипарентальных организмов

Унипарентальные организмы – это формы, у которых отсутствует регулярное половое размножение с перекрестным оплодотворением, т.е. для воспроизведения которых не требует наличия двух родителей. К унипарентальным организмам относятся

агамные формы (размножающиеся вегетативным путем или спорным путем), облигатно-партеногенетические и самооплодотворяющиеся формы. У таких форм вид определяется как система близких биотипов, населяющих определенное пространство, занимающих сходные экологические ниши и связанные общностью эволюционных судеб. Такие виды (agamospecies) характерны для всех прокариот, многих низших эукариот (эвглена, хлорелла...), лишайников, дейтеромицетов, растений–апомиктов (манжетки, ястребинки...) и даже позвоночных (некоторые рыбы и амфибии).

Понятие вида у ископаемых форм (палеонтологический вид)

При изучении вымерших групп организмов выделение видов возможно только при обнаружении большого количества хорошо сохранившихся фоссилий, например, у фораминифер, плеченогих, трилобитов, динозавров. При неполноте палеонтологической летописи многим находкам присваиваются внетаксономические статусы (археоптерикс, питекантроп). Для обозначения видов в палеонтологии часто используются термины «филум» или «фратрия». Этим терминам соответствуют определенные участки филогенетического ствола. При этом палеонтологические виды не всегда эквивалентны современным (неонтологическим) видам.

Концепция биологического вида

Эволюционирующий вид должен представлять собой последовательность поколений. Однако такой подход носит теоретический характер и малопригоден для практики. Поэтому понятие эволюционирующего вида подменяется понятием биологического вида.

Биологическая концепция вида построена на критерии репродуктивной изоляции.

Концепция одномерного (безмерного) вида. Эта концепция пригодна для разграничения совместно обитающих (симпатрических) видов. Если две сосуществующие популяции не скрещиваются между собой, то они принадлежат к разным видам. Итак, главное в данной концепции – нескрещиваемость.

Концепция многомерного вида. Эта концепция используется для объединения в один вид пространственно изолированных (аллопатрических) популяций. Главное в данной концепции – единство этих популяций, то есть вид рассматривается как система потенциально скрещивающихся популяций, эволюционные судьбы которых тесно связаны в генетическое и экологическое единство. Такой вид принципиально неоднороден по всем критериям: изменчивость является нормой, а тип – среднестатистической абстракцией.

2. Видообразование

Видообразование – это качественный этап эволюционного процесса. Это означает, что образованием видов завершается микроэволюция и начинается макроэволюция.

Микроэволюцию можно рассматривать как эволюцию популяций – открытых генетических систем, способных обмениваться генетическим материалом, а макроэволюцию – как эволюцию совершенных таксонов – закрытых генетических систем, которые не способны обмениваться генами в естественных условиях. Вид занимает промежуточное положение между открытыми и закрытыми генетическими системами, поэтому биологический вид можно рассматривать как устойчивую генетическую систему, эволюционирующую относительно независимо от других подобных систем.

В то же время биологический вид представляет собой основную единицу сообщества, поскольку именно виду соответствует собственная экологическая ниша. Таким образом, для понимания сущности видообразования необходимо рассмотреть его популяционно-генетические и экологические аспекты.

Видообразование – это сложный, не изученный до конца процесс. Известно множество механизмов образования новых видов. Но в любом случае новый вид должен отличаться от материнского или сестринского вида хотя бы некоторыми наследуемыми признаками и, следовательно, хотя бы некоторыми аллелями. Таким образом, в ходе видообразования исходный набор аллелей должен быть замещен новым набором аллелей. Согласно общепринятой точке зрения, в основе видообразования лежит принцип дивергенции. В результате дивергенции увеличивается число видов.

Дивергенция (от лат. *divergo* – отклоняюсь, отхожу) – это расхождение признаков организмов в ходе эволюции разных групп (филетических линий), возникших от одного предка. Дивергенцией называют также разделение в процессе эволюции единого таксона на два или несколько. Термин «дивергенция признаков» введен Ч. Дарвином (1859).

В больших стационарных популяциях (мегапопуляциях) видообразование затруднено. Например, в средней полосе европейской части России многие роды высших растений и крупных животных представлены или одним видом (ель, сосна, дуб, лещина; липа, медведь, волк, лиса, белка...), или немногими видами (березы пушистая и бородавчатая; заяц-беляк и заяц-русак...). Это связано с тем, что при большой и постоянной численности популяций элементарные эволюционные факторы практически не действуют.

Таким образом, для начала видообразования исходная большая популяция (мегапопуляция) должна быть разделена на множество малочисленных изолированных

популяций (дробление крупных популяций на множество мелких, или островных популяций называется инсуляризацией). Такая изоляция является первичной и носит случайный характер.

Существует несколько типов первичной изоляции, которым соответствуют разные формы видообразования:

1. Пространственная, или географическая – формируются изолирующие барьеры в виде горных цепей, водных преград, перешейков, ледников, пустынь и т.д. Этот тип изоляции является универсальным для всех видов. Пространственная изоляция приводит к географическому, или аллопатрическому видообразованию (алло – разный, патриа – родина).
2. Экологическая – формируются изолирующие барьеры в виде разрывов между экологическими нишами. Этот тип изоляции характерен для паразитических, узкоспециализированных и малоподвижных видов. Экологическая изоляция приводит к экологическому, или симпатрическому видообразованию (сим – вместе, патриа – родина).
3. Генетическая – формируются изолирующие барьеры в виде хромосомных и геномных мутаций. Этот тип изоляции характерен для растений (при полиплоидизации) и некоторых животных (при хромосомных перестройках и анеуплоидизации). Генетическая изоляция приводит к генетическому, или парапатрическому видообразованию (пара – около, патриа – родина).

Каждая изолированная популяция обладает собственной эволюционной судьбой, то есть эволюционирует независимо от других популяций. Эволюция таких популяций включает три группы процессов.

I. В первую очередь происходит дивергенция популяций по непосредственно адаптивным признакам, которые определяют (лимитируют) само существование популяции в данных условиях. При этом в каждой популяции действует собственное давление движущего отбора. Например, в популяции, обитающей на равнине, сохраняется только аллель, обеспечивающий покровительственную окраску, а в горной или низкоширотной популяции – аллель, обеспечивающий черную окраску (как средство защиты от избыточного ультрафиолета). Этот начальный этап видообразования протекает сравнительно легко и быстро (за десятки поколений), что связано с рядом обстоятельств: от непосредственно адаптивных признаков зависит само существование популяции; исходная популяция могла быть изначально полиморфной по адаптивным признакам; репродуктивная изоляция на данном этапе не возникает; численность популяции на этом этапе может быть любой.

II. Если популяции достаточно малы, то в каждой из них происходит накопление адаптивно нейтральных мутаций. Эти процессы определяются действием ЭЭФ, отбор в этом случае играет вспомогательную роль (ясно, что мутации, заметно снижающие приспособленность организмов, будут отсеиваться отбором). При длительной первичной изоляции возможно полное замещение исходных аллелей новыми вариантами. Такое изменение в генофондах популяций создает предпосылки для возникновения межпопуляционной посткопуляционной изоляции (например, возникают хромосомные наборы или иммунные системы, совместимые при скрещивании особей из одной популяции, но не совместимые при скрещивании особей из разных популяций). Дивергенция по указанным признакам происходит далеко не всегда: известны виды, которые различаются по многим критериям, но в искусственных условиях успешно скрещиваются и дают полноценное потомство, например, зубры и бизоны, различные виды птиц, многие растения. Данный этап видообразования наименее изучен, поскольку требует очень длительной и неоднократной изоляции малых и сверхмалых популяций – именно в этих случаях срабатывает «эффект бутылочного горлышка».

III. В изолированных популяциях создаются предпосылки для прекопуляционной изоляции. Например, в одной популяции сроки размножения смещаются на начало весны, а в другой – на начало лета. Дивергенция по таким признакам происходит как под воздействием элементарных эволюционных факторов (то есть совершенно случайно), так и под воздействием движущей формы отбора (то есть закономерно). При этом не обязательна полная элиминация (утрата) исходных аллелей. Рассматриваемый этап видообразования протекает сравнительно быстро (за десятки и сотни поколений) в популяциях любого размера.

На этом этапы видообразования, требующие обязательной изоляции популяций, завершаются. Для завершения видообразования требуется устранение первичной изоляции. Например, при географическом видообразовании исчезают преграды в виде водных пространств, перешейков, ледников, пустынь и т.д. Процесс объединения ранее изолированных популяций иногда называют вторичной интерградацией (подробнее этот термин будет рассмотрен ниже).

В смешанной популяции существуют предпосылки для репродуктивной изоляции. Если скрещиваются особи из разных популяций, то их аллели не смогут перейти в последующие поколения из-за посткопуляционной изоляции, возникшей случайным образом в изолированных популяциях. В результате аллели, способствующие скрещиванию особей из сестринских популяций, будут элиминироваться из смешанной

популяции, а аллели, препятствующие такому скрещиванию, будут сохраняться. Таким образом, заключительные этапы видообразования протекают при участии дизруптивного отбора по признакам, определяющим прекопуляционную изоляцию. Процессы, направленные на предотвращение межвидовой гибридизации в природных условиях, иначе называются «процессами Уоллеса».

В результате смешанная популяция окончательно распадается на популяции, которые уже могут считаться популяциями разных видов. В простейшем случае исходный вид дает начало вееру сестринских видов. На практике ситуация оказывается более сложной, например, возможно сохранение исходного вида, а дочерние виды могут возникать как одновременно (параллельно), так и последовательно.

Вновь образовавшиеся симпатрические виды вступают в жесткие конкурентные отношения между собой, поскольку они происходят непосредственно от одного предка (сестринские виды, виды-сисбы) и, следовательно, их экологические ниши сходны, и в этом случае вступает в игру принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе).

Формирование экологической ниши нового вида, его «встраивание» в новое сообщество – сложный и мало изученный (даже в теоретическом отношении) процесс. Возможны следующие результаты конкурентной борьбы между зарождающимися сестринскими видами.

1. Менее конкурентоспособные виды вымирают, не успев полностью сформироваться. Из множества зарождающихся видов остается один, наиболее конкурентоспособный. В результате создается иллюзия линейной филогенетической эволюции, или эволюции путем анагенеза.
2. Менее конкурентоспособные виды оттесняются на периферию географического ареала, образуя периферийные изоляты в неблагоприятных условиях, где снижен уровень конкуренции (горы, тундры, болота, пустыни и т.п.). На практике такие вторичные изоляты трудно отличить от первичных изолятов, которые возникают в результате действия первичной изоляции на первом этапе видообразования.
3. Менее конкурентоспособные виды «уходят» в другую адаптивную зону. Например, морские виды переходят к обитанию в пресных водах и почве; наземно-воздушные виды «возвращаются» в водную среду обитания, переходят к обитанию на открытых пространствах, к обитанию в почве, в других организмах. Для ухода в другую адаптивную зону необходимо наличие преадаптаций, т.е. организмы должны быть заранее приспособлены к обитанию в новых условиях. Если преадаптации носят характер

ароморфозов, то наблюдается адаптивная радиация. Например, предковые формы млекопитающих, благодаря целому комплексу ароморфозов дали начало множеству групп, завоевавших все мыслимые адаптивные зоны: древесно-лазающие растительноядные (белки, приматы), древесно-лазающие хищные (куницы), наземно-лесные растительноядные (лоси, косули), наземно-лесные хищные (волки), наземные обитатели открытых пространств (лошади), подземные (кроты, слепыши), околородные и полуводные (ластоногие), водные (китообразные, летающие (рукокрылые), обитатели переходных местообитаний (лисы, зайцы, кабаны) и т.д. Адаптивная радиация тесно связана с действием дизруптивного отбора.

4. При более или менее равной конкурентоспособности происходит диверсификация (тонкая дифференцировка) экологических ниш – симпатрические популяции сестринских видов «возвращаются» в ту адаптивную зону, в которой сформировались их адаптации, к которой они приспособлены лучше всего; в данном случае также действует дизруптивный отбор, и усиливаются межвидовые различия по экологическим критериям;

5. При более или менее равной конкурентоспособности, но невозможности диверсификации экологических ниш «на месте» (например, при высокой экологической однородности среды или при ограниченности ресурсов) происходит дифференцировка географических ареалов: каждый вид «возвращается» в тот популяционный ареал, где происходило его становление. Дифференцировка географических ареалов, очевидно, связана как с адаптацией видов к тем почвенно-климатическим факторам, под воздействием которых они сформировались, так и с тем, что автохтонные (т. е. сформировавшиеся в данной местности) виды при исходно высокой плотности механически «не пускают» к себе конкурентов. Дифференцировка географических ареалов связана с образованием надвидов животных и рядов (серий) видов у растений.

Незавершенное видообразование и гибридогенез

Объединение изолированных и дивергировавших популяций далеко не всегда приводит к завершению видообразования. В частности, видообразование нельзя считать завершенным, если не возникает полной прекопуляционной или посткопуляционной изоляции. В зависимости от степени дивергенции первично изолированных популяций незавершенность видообразования может проявляться в виде гибридогенеза или образования гибридных зон.

Если в первично изолированных популяциях не произошло дивергенции по признакам, определяющим репродуктивную изоляцию, то при устранении первичной изоляции происходит простое слияние популяций. Процесс объединения ранее

дивергировавших популяций называется вторичной интерградацией. Если дивергенция популяций по множеству признаков (кроме признаков, определяющих репродуктивную изоляцию) зашла настолько далеко, что по большинству критериев их можно считать разными видами, то вторичная интерградация может рассматриваться как процесс образования нового вида путем гибридогенеза.

При неполной репродуктивной изоляции, при перекрывании географических ареалов (для аллопатрических популяций) или экологических ниш (для смежно-симпатрических и биотически-симпатрических популяций) возможно образование гибридных зон. Гибридная зона – часть эколого-географического пространства, в которой возможно образование межвидовых гибридов (например, гибриды черной и серой вороны, зайца-беляка и зайца-русака, соболя и куницы, тетерева и глухаря, разных видов лягушек и многие другие). Такие межвидовые гибриды характеризуются пониженной жизнеспособностью и (или) пониженной плодовитостью.

Особенности формирования современных видов в различных регионах Земли

Описанная модель видообразования является наиболее общей. В разных группах организмов и в разное время видообразование протекает с рядом особенностей.

На формирование современных видов животных и растений Палеарктики (в том числе, и России) большое влияние оказала неоднократная изоляция популяций в эпоху плейстоценовых оледенений. Наступающий ледник расчленил большие популяции на множество малых изолированных популяций, в каждой из которых протекали собственные микроэволюционные процессы. В периоды потеплений изолированные популяции вновь объединялись. Таким образом, неоднократно создавались условия для видообразования.

В Северной Америке горные цепи (Скалистые горы, Аппалачи) ориентированы (суб)меридионально, поэтому ледник продвигался почти до 40-й параллели. В результате большинство доледниковых популяций было уничтожено, и современная биота Северной Америки в значительной мере сложилась в результате миграции Евразийских видов через Берингов мост. В то же время, на юге Северной Америки сохранились и доледниковые группы организмов, даже такие древние как опоссумы.

В Африке на формирование наземной части биоты значительное влияние оказала изоляция популяций при изменении соотношения между лесами и безлесными пространствами. Заметный вклад в видообразование внесли также изменения границ пустынь в Южной Африке. Кроме того, в Юго-Восточной Африке сложилась уникальная

система полуизолированных озер (Танганьика, Ньяса, Виктория), которые характеризуются исключительно высоким числом эндемичных видов.

В Австралии формирование современных видов происходило, в основном, под влиянием границ пустынь (пустыня Виктория, Большая песчаная пустыня).

В Южной Америке плейстоценовые изменения климата не способствовали инсуляризации крупных популяций, поэтому современная биота этого региона в зн

3. Проблемы вида и видообразования в современной биологии

Эколого-генетическая модель видообразования удовлетворительно объясняет образование современных видов с позиций биогеографии. В то же время, эта модель имеет и существенные недостатки.

Проблема истории симпатрических видов

Изучая историю группы симпатрических видов, трудно определить момент, начиная с которого эти виды утрачивают способность скрещиваться между собой. Например, байкальские бычки имеют морское происхождение, а байкальские бокоплавы близки к каспийским бокоплавам. Следовательно, на уровне семейств они ведут свое происхождение от древних миоценовых групп, населявших третичное море Тетис и водоемы, возникшие на его месте. Однако время возникновения симпатрических видов точно установить невозможно. В зоологии принимается, что большинство видов существует 2...3 млн. лет, следовательно, современные эндемичные виды о. Байкал возникли уже на месте, т.е. симпатрическим путем.

В то же время, если на определенной территории надвидовой таксон (например, род или семейство) представлен лишь одним видом, то вопрос о его происхождении решается сравнительно легко. Например, не вызывает сомнения, что байкальская нерпа и байкальский омуль проникли в Байкал по сибирским рекам через Ангару в четвертичный период.

Незавершенное видообразование

При незавершенном видообразовании сохраняется возможность вторичной интерградации. Однако на практике это оказывается маловероятным. Например, большие синицы (сборный вид *Parus major*) представлены в настоящее время рядом форм видового ранга: *major* (большая синица, типичный подвид), *cinereus* (серая синица), *minor* (малая, или дальневосточная), *bokharensis* (бухарская). При этом в зонах интерградации существуют гибриды большая × серая, малая × серая, но большая и малая между собой не скрещиваются. Вероятно, перечисленные формы ведут происхождение от древних недифференцированных групп, проникших из Юго-Восточной Азии в Центральную Азию

в период господства влажных вечнозеленых лесов. С началом опустынивания и исчезновения остатков Тетиса возникла изоляция между предками современных форм. Однако возникшие изоляты не были настолько малочисленными, чтобы между ними случайно возникла посткопуляционная (постзиготическая) изоляция.

Подобная ситуация наблюдается в цепи подвидов больших чаек (род *Larus*). Большие чайки (род *Larus*) населяют территории и акватории субарктической и бореальной зон вокруг Северного полюса. Вероятно, эта группа птиц сформировалась в районе Берингии. В ледниковое и послеледниковое время эти птицы расселялись на восток и на запад, образуя сложную цепь подвидов (популяций): 1 – *argentatus*; 2 – *argenteus*; 3 – *smithsonianus*, 4 – *thageri*, 5 – *leucopterus*; 6 – *vegue*; 7 – *birulae*; 8 – *taimyrensis*; 9 – *antileus*, 10 – *mongolicus*; 11 – *cachinnans*; 12 – *ponticus*; 13 – *omissus*; 14 – *armenicus*; 15 – *michahelles*, 16 – *atlantis*, 17 – *britannicus*; 18 – *intermedius*; 19 – *fuscus*; 20 – *californicus*. Крайние звенья трех цепей популяций – серебристая чайка, клуша и хохотунья – населяют побережье Северо-западной Европы. Они не скрещиваются в естественных условиях, т. е. ведут себя как хорошие виды. Однако в кругополярной цепи подвидов эти крайние звенья соединены друг с другом подвидами, скрещивающимися и образующими непрерывные переходы между звеньями. В настоящее время при выделении видов больших чаек используется анализ аминокислотного состава их белков: на основании биохимического критерия выделено 4 вида чаек, причем, границы этих «хемовидов» не совпадают с границами морфовидов.

Видообразование и адаптациогенез

Проблема видообразования и адаптациогенеза существует со времен выхода в свет «Происхождения видов...». Ч. Дарвин подробно проанализировал формирование адаптаций путем естественного отбора, но он не рассматривал причины возникновения репродуктивной изоляции между видами.

Известно, что близкие виды обычно различаются по селективно нейтральным признакам; грубо говоря, тильда 90% видовых признаков не носит адаптивного характера. Поэтому в настоящее время признается, что видообразование и адаптациогенез – это тесно связанные, но совершенно различные процессы. Адаптациогенез – это закономерный и, в известной мере, прогнозируемый процесс, протекающий, в первую очередь, под воздействием различных форм естественного отбора. Видообразование – это процесс в значительной мере, стохастический, случайный, непредсказуемый. Ведущая роль в видообразовании принадлежит небиологическим факторам (космическим, климатическим, геологическим) и элементарным эволюционным факторам; естественный отбор при этом играет вспомогательную роль.

Видообразование и биоразнообразии

Случайная фиксация селективно-нейтральных аллелей группы В возможна в результате дрейфа генов лишь в очень малых популяциях. Но в таких популяциях случайным образом фиксируются и селективно-нейтральные аллели других генов, что должно существенно снижать уровень генетического полиморфизма. Установлено, что ледники оказали заметное влияние на структуру популяций некоторых видов рыб, например, тихоокеанских лососей. В частности, современные популяции кижуча характеризуются низким уровнем полиморфизма. Это связано с тем, что во время позднеплейстоценовых оледенений происходило значительное сокращение численности одних и полное уничтожение других популяций лососей, в том числе и кижуча. Сохраниться популяции могли в некоторых речных системах (рефугиях), откуда после прекращения ледникового периода кижуч во время морских миграций расселялся в соседние реки и восстанавливал свою численность. Снижение численности кижуча из-за неблагоприятного влияния периода (-ов?) оледенения и сохранение его нерестилищ только в определенных реках обусловило прохождение популяций сквозь "бутылочное горлышко". Во время этого процесса произошло обеднение общей генетической изменчивости и усиление дрейфа генов в выживших локальных популяциях.

Однако в большинстве случаев популяции современных видов характеризуются высоким уровнем генетического полиморфизма. Следовательно, реальные механизмы формирования посткопуляционной изоляции значительно сложнее, чем рассмотренные выше. Несомненно, рассмотренная модель должна более подробно описывать этапы симпатрического и парапатрического видообразования в разных группах растений и животных.

По уровню внутривидового разнообразия можно выделить две крайние группы видов: с высоким и низким уровнем внутривидового полиморфизма.

Первая группа – это политипические эврибионтные виды с широким ареалом и сложной внутривидовой структурой, с высоким уровнем внутривидовой и межпопуляционной изменчивости. Вторая группа – это эндемики с низким уровнем изменчивости. Очевидно, что первая группа видов обладает высоким эволюционным потенциалом, т.е. может дать начало множеству новых видов (а в дальнейшем и таксонам более высокого ранга). Вторая группа характеризуется низким эволюционным потенциалом; вероятность того, что она даст начало новым видам (а тем более таксонам более высокого ранга), значительно меньше.

Лекция 10.

Тема 10: Основные закономерности макроэволюции

1. Доказательства эволюции органического мира

2. Макроэволюция. Связь макроэволюции с микроэволюцией

3. Общие закономерности эволюции

1. Доказательства эволюции органического мира

Эволюцией называется необратимый процесс развития любой системы, в результате которого возникают новые структуры и новые функции. В биологии термин «эволюция» (от лат. *evolutio* – развитие, развертывание) впервые использовал швейцарский натуралист Шарль Бонне в 1762 г. в одной из эмбриологических работ.

По современным представлениям, биологическая эволюция – это необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.

Таким образом, само понятие «эволюция» включает, как минимум, два момента: адаптациогенез и формирование таксонов.

Существуют многочисленные доказательства эволюции органического мира Земли, которые одновременно являются и методами изучения эволюции. К классическим доказательствам эволюции относятся палеонтологические, сравнительно-анатомические и сравнительно-эмбриологические.

1. Палеонтологические. Ранее существовавшие организмы оставляют после себя различные формы ископаемых остатков: окаменелости, отпечатки, скелеты, следы деятельности. По этим остаткам можно проследить изменение групп организмов во времени. Реконструированы филогенетические ряды лошадиных, хоботных, некоторых моллюсков. Обнаружено множество переходных форм между современными группами организмов. Однако из-за неполноты палеонтологической летописи не всегда удается реконструировать ход эволюции.

2. Сравнительно-морфологические. Системы органов современных организмов образуют ряд последовательных изменений. Например, на современных организмах можно проследить судьбу отдельных костей мозгового и висцерального черепа. К сравнительно-морфологическим доказательствам близки сравнительно-биохимические. Например, на современных организмах можно проследить изменение структуры гемоглобина. Однако в этих рядах имеются и пробелы, поскольку далеко не все переходные формы дожили до нашего времени.

3. Сравнительно-эмбриологические. В ходе эмбрионального развития у зародышей часто наблюдаются черты сходства с зародышами предковых форм. Например, у всех

позвоночных на ранних стадиях развития появляются внутренние жабры (или их зачатки – жаберные карманы).

На основании закона зародышевого сходства был сформулирован биогенетический закон Мюллера–Геккеля, который в краткой формулировке гласит: «Онтогенез (индивидуальное развитие) есть быстрое и краткое повторение филогенеза (исторического развития)». Однако в этих рядах эмбрионального развития сходство между зародышами лишь самое общее, проявляются не все признаки. Например, у зародышей амниот (рептилий, птиц и млекопитающих) не появляются наружные жабры, характерные для личинок анамний (рыб и земноводных), а развитие жаберных щелей останавливается на стадии жаберных карманов. Поэтому биогенетический закон в трактовке Мюллера–Геккеля носит ограниченный характер.

В ходе эволюции наблюдаются эволюционные преобразования процессов онтогенеза, связанные с адаптациями взрослых (половозрелых) организмов. В ходе таких преобразований могут появляться новые органы, но могут и утрачиваться старые органы (полностью или превращаться в рудименты). При этом могут изменяться: начальная масса зачатка органа, место и время закладки органа. Эти преобразования могут происходить на разных стадиях онтогенеза: на самых ранних (закладка хорды, нервной трубки), средних (закладка чешуи у рыб, перьев у птиц, видоизменение побегов растений) и поздних (редукция хвоста у головастиков, формирование четырехкамерного сердца у птиц и млекопитающих, изменение формы листьев). При изменениях органов на поздних стадиях онтогенеза и может действовать филогенетический закон.

В настоящее время для изучения эволюционного развития той, или иной группы организмов используется целый комплекс методов: биогеографические, экологические, генетические, молекулярно-биологические, иммунологические, биохимические, а также методы палеоэкологии, сравнительной физиологии и этологии; широко используются методы компьютерного моделирования.

2. Макроэволюция. Связь макроэволюции с микроэволюцией

С целью разграничения механизмов адаптациогенеза и формирования высших таксонов Юрий Александрович Филипченко (1927) ввел термины «микроэволюция» и «макроэволюция».

Микроэволюцией называется совокупность эволюционных процессов внутри видов. Сущность микроэволюционных преобразований составляет изменение генетической структуры популяций. В результате действия элементарных эволюционных факторов появляются новые аллели, а в результате действия отбора формируются новые

адаптации. При этом происходит замещение одного аллеля другим аллелем, одного изотипа белка (фермента) другим изотипом.

Популяции являются открытыми генетическими системами. Поэтому на микроэволюционном уровне происходит латеральный перенос генов – обмен генетической информацией между популяциями. Это означает, что адаптивный признак, возникший в одной популяции, может перейти в другую популяцию. Следовательно, микроэволюцию можно рассматривать как эволюцию открытых генетических систем, способных обмениваться генетическим материалом.

Макроэволюция – это совокупность эволюционных преобразований, протекающих на уровне надвидовых таксонов. Надвидовые таксоны (роды, семейства, отряды, классы) – это закрытые генетические системы. [Для обозначения механизмов формирования высших таксонов (отделы, типы) Дж. Симпсон ввел термин «мегаэволюция».] Перенос генов от одной закрытой системы к другой невозможен или маловероятен. Таким образом, адаптивный признак, возникший в одном закрытом таксоне, не может перейти в другой закрытый таксон. Поэтому в ходе макроэволюции возникают значительные различия между группами организмов. Следовательно, макроэволюцию можно рассматривать как эволюцию закрытых генетических систем, которые не способны обмениваться генами в естественных условиях.

Таким образом, учение о макроэволюции включает, с одной стороны, учение о родственных отношениях таксонов, а с другой стороны, учение об эволюционных (филогенетических) преобразованиях признаков этих таксонов.

Сторонники СТЭ считают, что «поскольку эволюция – это изменение генетического состава популяций, механизмы эволюции представляют собой проблемы популяционной генетики» (Добжанский, 1937). Тогда крупные морфологические изменения, наблюдаемые на протяжении эволюционной истории, можно объяснить накоплением небольших генетических изменений. Таким образом, «микроэволюция дает макроэволюцию».

Связь между микроэволюцией и макроэволюцией отражена в законе гомологических рядов. Н.И. Вавилов создал учение о виде как системе. В этой теории вида внутривидовая изменчивость полностью отделена от таксономических различий (впервые такую попытку предпринял Дж. Рэй).

Однако противники СТЭ считают, что синтетическая теория эволюции объясняет выживание наиболее приспособленных, но не их появление. Например, Рихард

Гольдшмидт («Материальные основы эволюции», 1940) считает, что накоплением и отбором мелких мутаций нельзя объяснить появление следующих признаков:

чередование поколений у самых разнообразных организмов;

появление раковины моллюсков;

появление шерстного покрова млекопитающих и перьев у птиц;

появление сегментации у членистоногих и позвоночных;

преобразования дуг аорты у позвоночных (вместе с мышцами, нервами и жаберными щелями);

появление зубов позвоночных;

появление сложных глаз у членистоногих и позвоночных.

Появление этих признаков может быть обусловлено макромутациями в генах, отвечающих не за структуру ферментов, а за регуляцию развития. Тогда макроэволюция представляет собой самостоятельное явление, не связанное с микроэволюцией. Такой подход устраивает противников дарвинизма, которые признают естественнонаучную основу микроэволюции, но отрицают естественнонаучную основу макроэволюции.

3. Общие закономерности эволюции

Макроэволюция представляет собой обобщенную картину эволюционных преобразований. Только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира.

В течение второй половины XIX – первой половины XX века на основании многочисленных исследований закономерностей эволюционного процесса были сформулированы основные правила (принципы) эволюции. (Эти правила носят ограниченный характер, не имеют универсального значения для всех групп организмов и не могут считаться законами.)

1. Правило необратимости эволюции, или принцип Долло (Луи Долло, бельгийский палеонтолог, 1893): исчезнувший признак не может вновь появиться в прежнем виде. Например, вторично-водные моллюски и водные млекопитающие не восстановили жаберного дыхания.

2. Правило происхождения от неспециализированных предков, или принцип Копэ (Эдуард Копэ, американский палеонтолог-зоолог, 1904): новая группа организмов возникает от неспециализированных предковых форм. Например, неспециализированные

Насекомоядные (типа современных тенреков) дали начало всем современным плацентарным млекопитающим.

3. Правило прогрессирующей специализации, или принцип Депере (Ш. Депере, палеонтолог, 1876): группа, вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации. Современные специализированные млекопитающие (Рукокрылые, Ластоногие, Китообразные), скорее всего, будут эволюционировать по пути дальнейшей специализации.

4. Правило адаптивной радиации, или принцип Ковалевского-Осборна (В.О. Ковалевский, Генри Осборн, американский палеонтолог): группа, у которой появляется безусловно прогрессивный признак или совокупность таких признаков, дает начало множеству новых групп, формирующих множество новых экологических ниш и даже выходящих в иные среды обитания. Например, примитивные плацентарные млекопитающие дали начало всем современным эволюционно-экологическим группам млекопитающих.

5. Правило интеграции биологических систем, или принцип Шмальгаузена (И.И. Шмальгаузен): новые, эволюционно молодые группы организмов вбирают в себя все эволюционные достижения предковых групп. Например, млекопитающие использовали все эволюционные достижения предковых форм: опорно-двигательный аппарат, челюсти, парные конечности, основные отделы центральной нервной системы, зародышевые оболочки, совершенные органы выделения (тазовые почки), разнообразные производные эпидермиса и т.д.

6. Правило смены фаз, или принцип Северцова-Шмальгаузена (А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен): различные механизмы эволюции закономерно сменяют друг друга. Например, алломорфозы рано или поздно становятся ароморфозами, а на основе ароморфозов возникают новые алломорфозы.

В дополнение к правилу смены фаз Дж. Симпсон ввел правило чередования темпов эволюции; по скорости эволюционных преобразований он различал три типа эволюции: брадителлическую (медленные темпы), горотеллическую (средние темпы) и тахителлическую (быстрые темпы).

Лекция 11.

Тема 11: Главные направления эволюции

1. Биологический прогресс. Неограниченный прогресс. Биологическая стабилизация и биологический регресс

Проблему главных направлений эволюции сформулировал А.Н. Северцов в своей работе «Главные направления эволюционного процесса». Представления А.Н. Северцова об эволюции развил И.И. Шмальгаузен в работе «Пути и закономерности эволюционного процесса».

К главным направлениям эволюции относятся биологический прогресс, биологический регресс и биологическая стабилизация.

Биологический прогресс

Биологический прогресс является основным, магистральным направлением эволюции. Биологический прогресс характеризует отдельные группы организмов на определенных этапах развития органического мира. Критериями биологического прогресса служат следующие показатели (критерии):

1. Увеличение числа особей рассматриваемой группы.
2. Расширение ареала.
3. Интенсивное формо- и видообразование.

В итоге наблюдается выход в новую адаптивную зону с последующей адаптивной радиацией, то есть распространение в различных условиях обитания.

В настоящее время, в состоянии биологического прогресса, безусловно, находятся покрытосеменные растения, насекомые, птицы и млекопитающие.

Существует три основных способа достижения биологического прогресса: ароморфоз, алломорфоз и катарморфоз, которые закономерно сменяют друг друга. Названные способы достижения биологического прогресса будут рассмотрены ниже.

Неограниченный прогресс. Наиболее общая форма биологического прогресса называется неограниченным прогрессом. Его содержание составляет осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи. Выделяют следующие критерии неограниченного прогресса:

1. Увеличение относительной независимости от прежних условий существования.
2. Освоение более разнообразных условий обитания.
3. Повышение выживаемости особей.
4. Совершенствование информационных связей.
5. Автономизация онтогенеза.

Биологическая стабилизация

Фаза биологического прогресса сменяется фазой биологической стабилизации. «Стабилизация не означает прекращения эволюции, наоборот, она означает

максимальную согласованность организма с изменениями среды. Стабильное состояние не бывает длительным» (И.И. Шмальгаузен).

Фаза биологического прогресса сменяется фазой биологической стабилизации. «Стабилизация не означает прекращения эволюции, наоборот, она означает максимальную согласованность организма с изменениями среды. Стабильное состояние не бывает длительным» (Шмальгаузен).

Мощный стабилизирующий отбор способствует сохранению таксонов. Известны многочисленные персистентные формы – «живые ископаемые» (плеченогие, мечехвосты, гаттерия, латимерия, гинкго). У мечехвостов внутривидовой полиморфизм не меньше, чем у молодых видов членистоногих, однако любое отклонение от среднего значения признака (от адаптивной нормы) приводит к снижению приспособленности.

Биологический регресс

В том случае, если темпы эволюции данной группы организмов отстают от темпа изменений среды, фаза стабилизации сменяется фазой биологического регресса. Критерии регресса прямо противоположны критериям прогресса. В дальнейшем возможно превращение группы организмов в реликтовую или их вымирание. Регресс часто связан с узкой специализацией и дегенеративными явлениями. В настоящее время регрессу способствует изменение среды под воздействием антропогенных факторов – настолько быстрое, что популяции не успевают изменять свою генетическую структуру.

Нужно подчеркнуть, что биологический регресс не является фатальной неизбежностью: не существует биологических законов, ограничивающих время существования таксо

2. Арогенез и ароморфоз

Основным способом достижения биологического прогресса является арогенез – процесс повышения общего уровня организации. Арогенез неразрывно связан с появлением ароморфозов.

Ароморфозы – это широкие анатомо-морфологические адаптации, существенно повышающие общий уровень организации рассматриваемой группы.

По представлениям А.Н. Северцова, ароморфозы – это приспособительные изменения, при которых повышается общая энергия жизнедеятельности.

По представлениям И.И. Шмальгаузена, ароморфозы дают возможность использования новых ресурсов среды. В результате организмы получают в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные строго определенной средой.

Признаки становятся ароморфными только в определенном сочетании с другими признаками (например, четырехкамерное сердце у крокодилов не является ароморфозом, поскольку при наличии двух дуг аорты артериальная и венозная кровь смешивается в спинной артерии).

Ароморфозы неоднозначны по своим масштабам.

Крупнейшие ароморфозы приводят к появлению новых таксонов высшего ранга (разделов, царств). Примеры: появление электрон-транспортных цепей (что обеспечило возможность фотосинтеза и аэробного дыхания), появление белков-гистонов и ядерной оболочки (что обеспечило возможность митоза, мейоза и полового размножения), появление зародышевых листков у животных и дифференцированных тканей у растений (что привело к образованию систем органов).

Крупные и частные ароморфозы приводят к образованию таксонов примерно на уровне типов, отделов, классов.

Примеры крупных ароморфозов: появление осевого скелета – хорды, появление конечностей членистоногих и пятипалой конечности у позвоночных, появление зародышевых оболочек у насекомых и амниот, появление пыльцевой трубки и семени.

Примеры частных ароморфозов: полное разделение кругов кровообращения у птиц и млекопитающих, преобразование ротового аппарата у насекомых и млекопитающих, появление замкнутого плодолистика, цветка и плода у покрытосеменных растений.

Разумеется, четкую границу между ароморфозами различных уровней провести нельзя.

Морфофизиологический прогресс

Следствием ароморфозов является морфофизиологический прогресс, основными критериями которого являются следующие показатели:

а) системные – совершенствование систем гомеостаза и гомеореза; (гомеостаз – устойчивость состояния, например, постоянная температура тела, постоянство солевого состава, постоянство содержания O₂ и CO₂, постоянство рН...); (гомеорез – устойчивость развития, например, способность формирования определенного фенотипа в изменяющихся условиях среды обитания);

б) энергетические – повышение к.п.д. организма (сравните опыление у сосны и у цветковых растений);

в) информационные – возрастание объема информации: генетической (увеличение объема ДНК в клетке) и эпигенетической (память, научение).

Следствием морфофизиологического прогресса является общебиологический прогресс, связанный с выходом в новую адаптивную зону. Примером

общебиологического прогресса, основанного на ароморфозах, является завоевание суши сосудистыми растениями, насекомыми и амниотами.

Таким образом, ароморфозы являются крупными преадаптациями, заранее обеспечивающими организм возможность обитания в новых условиях. Вследствие ароморфозов начинается широкая адаптивная радиация. Концепция адаптивной радиации разработана В.О. Ковалевским (1875) и Г. Осборном (1915) независимо друг от друга. Адаптивная радиация – это разветвление предкового ствола группы организмов на отдельные ветви в ходе приспособительной эволюции. Таким образом, адаптивная радиация связана с развитием адаптаций к различным условиям среды и способов использования её ресурсов: освоение различных местообитаний, убежищ, пищевой базы, способов добывания пищи и т.д. Адаптивная радиация проявляется в разнообразии таксономических групп в пределах крупного таксона, например, в разнообразии родов и видов семейства Кошачьи, разнообразии различных семейств отряда Хищные и т.д. Например, анцестральные (предковые) формы млекопитающих, благодаря целому комплексу ароморфозов дали начало множеству групп, завоевавших все мыслимые адаптивные зоны:

- древесно-лазающие растительноядные (белки, приматы),
- древесно-лазающие хищные (куницы),
- наземно-лесные растительноядные (лоси, косули),
- наземно-лесные хищные (волки), наземные обитатели открытых пространств (лошади),
- подземные (кроты, слепыши),
- околоводные и полуводные (ластоногие),
- водные (китообразные),
- летающие (рукокрылые),
- обитатели переходных местообитаний (лисы, зайцы, кабаны) и т.д.

Эпиморфоз

Высшей формой ароморфоза является эпиморфоз. Эпиморфоз – это такой ароморфоз, который позволяет организмам не подчиняться требованиям среды обитания, а овладеть средой обитания, преобразовать эту среду в соответствии со своими потребностями. Эпиморфоз – это уникальное явление в истории органического мира

Земли, достигнутое человеком. В основе эпиморфоза лежит развитие коры больших полушарий головного мозга у человека. В результате происходит изменение формы позвоночника, изменение строения таза и конечностей, положения головы и других признаков, связанных с прямохождением. Перечисленные признаки обеспечивают

возможность коллективного труда с использованием орудий труда, что и позволило человеку овладеть средой обитания

3. Аллогенез и его формы

Аллогенез – это процесс появления частных адаптаций в определенных условиях обитания, не сопровождающийся повышением общего уровня организации. Аллогенез – необходимое условие достижения биологического прогресса, поскольку любая группа организмов обитает в конкретных условиях. В результате аллогенеза в пределах ароморфозов формируются алломорфозы, теломорфозы и гиперморфозы.

Алломорфозы, или идиоадаптации – это анатомо-морфологические адаптации, обеспечивающие приспособленность к определенным условиям обитания. При этом организмы не испытывают ни значительного усложнения, ни упрощения уровня организации: одни органы дифференцируются далее, другие – теряют свое значение и редуцируются. Соответственно, и энергия жизнедеятельности остается на прежнем уровне. Примерами алломорфозов являются характерные признаки отрядов млекопитающих (рукокрылые, китообразные, приматы...) и семейств растений (злаки, бобовые, орхидные...).

Теломорфозы – это признаки узкой специализации. Теломорфозы связаны с переходом от общей среды к частной, более ограниченной. Примерами теломорфозов могут служить адаптивные комплексы специализированных организмов (кроты, муравьеды, хамелеоны...).

Гиперморфозы – это гипертрофированные (избыточно развитые) признаки. Примерами гиперморфозов может служить общий гигантизм (гигантские динозавры, пещерный медведь, усатые киты, слоны) или непропорциональное развитие органов (клыки саблезубых кошек, клыки бабируссы, рога ирландского торфяного оленя...).

Теломорфозы и гиперморфозы как признаки частной специализации ограничивают время существования группы организмов временем существования узкой адаптивной зоны.

Между ароморфозами и алломорфозами не всегда можно провести четкое разграничение. Например, появление чешуи у рыб, перьевого покрова у птиц и шерстного покрова у млекопитающих можно рассматривать и как частные ароморфозы, и как очень крупные алломорфозы (идиоадаптации).

Особую группу алломорфозов составляют эпектоморфозы – адаптации, которые, не повышая общий уровень организации, оказывают широкое воздействие на организмы и открывают им доступ в новые адаптивные зоны, например, раковина у моллюсков,

панцирь у черепах. Эти признаки являются ключевыми, поскольку оказывают глубокое влияние на уровень организации: происходит перестройка скелетной мускулатуры с ограничением общей подвижности. Эпектоморфозы обеспечивают биологический прогресс групп на протяжении длительного эволюционного времени.

4. Катагенез и его формы

Катагенез, или общая дегенерация – это процесс снижения общего уровня организации

В результате катагенеза формируются катаморфозы и гипоморф

а) Катаморфозы – это примитивные признаки, которые появляются при утрате прогрессивных признаков в ходе онтогенеза. Примером могут служить паразитические и сидячие формы, которые на личиночных стадиях ведут активный образ жизни (например, личинки асцидий имеют все черты хордовых, а у взрослых асцидий редуцируется хорда, от нервной трубки остается лишь нервный ганглий без внутренней полости, кровеносная система незамкнута

б) Гипоморфозы – это примитивные признаки, которые появляются из-за недоразвития органов, из-за остановки развития на ранних этапах онтогенеза. Гипоморфозы широко распространены у Хвостатых земноводных: у многих видов пожизненно сохраняется жаберное дыхание, а у некоторых видов жабры утрачиваются, но легкие н

Катаморфозы и гипоморфозы часто наблюдаются у паразитов. Например, утрата дыхательных ферментов у взрослой аскариды – катаморфоз (личинки аскарид – аэробы), а отсутствие пищеварительной системы и недоразвитие нервной системы у ленточных червей – гипоморфоз (по сравнению с сосальщиками). При этом у паразитических червей появляются признаки узкой специализации – теломорфозы. Например, существуют человеческая, свиная, лошадиная аскариды, бычий и свиной цепни. У ленточных червей появляется специфический отдел тела – сколекс, а также стадия финны, которая может служить для бесполого размножения (особенно у эхинококка). Кроме того, для паразитов характерны гиперморфозы: общий гигантизм (паразиты значительно крупнее

свободноживущих родственных форм) и переразвитие отдельных систем органов (например, половой системы у цепней).

Неотения. Педоморфозы. Фетализация.

У многих организмов наблюдается утрата взрослого состояния. Это явление называется педоморфоз (точнее, педогенез). Например, у некоторых хвостатых амфибий (протеи, сирены), взрослые стадии онтогенеза полностью утрачены. С педоморфозами

тесно связано явление неотении – способности к размножению на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза за счет раннего развития половых желез. Например, аксолотли – это неотенические личинки саламандр-амбистом, которые при неблагоприятных внешних условиях, таких, как засуха, остаются в водоемах, не проходят метаморфоз, но приобретают полностью развитые органы половой системы, что позволяет им размножаться, оставаясь личинками по состоянию большинства систем организма.

Возможна и обратная ситуация – сохранение во взрослом состоянии отдельных признаков (тканей, органов, систем органов), характерных для более ранних стадий онтогенеза; это явление называется фетализация. Примером фетализации служит сохранение в скелете взрослых земноводных больших количеств хрящевой ткани, характерной для эмбрионального состояния. В то же время, большинство тканей, органов и систем органов у земноводных развивается нормально, т.е. не происходит существенного нарушения интегрированных процессов онтогенеза.

Педоморфоз и фетализация позволяют избавиться от специализированного состояния признаков взрослых стадий, «подставляя» под действие естественного отбора ювенильные, зародышевые, личиночные признаки – обычно более пластичные, более универсальные, чем соответствующие особенности взрослого организма. Неотения и педоморфоз возможны только у тех групп организмов, жизненный цикл которых включает свободноживущие личиночные стадии, строение и образ жизни которых существенно отличаются от таковых взрослых организмов (или же, как у растений, первоначально существуют два чередующихся поколения – гаметофит и спорофит, одно из которых может быть редуцировано путем педоморфоза).

В некоторых случаях педоморфозы и фетализация приводят к образованию крупных таксонов. Например, можно считать доказанным происхождение аппендикулярий – группы свободноплавающих морских животных, выделяемой в отдельный класс в составе подтипа оболочников – от асцидиеподобных предков (которые вели прикрепленную жизнь на морском дне) путем педоморфоза. Согласно А. Л. Тахтаджяну, процессы неотенизации и педоморфоза сыграли значительную роль в происхождении многих высших таксонов сосудистых растений, например путем педоморфоза произошла редукция гаметофита у цветка

5. Правило смены фаз

Правило смены фаз, разработанное А.Н. Северцовым и И.И. Шмальгаузенем, гласит, что различные направления эволюционного процесса и пути достижения биологического прогресса закономерно сменяют друг друга в ходе эволюции.

Ароморфозы первоначально формируются как частные алломорфозы и катаморфозы. Например, основные ароморфозы плацентарных млекопитающих представляют собой накопление частных признаков: увеличенные полушария переднего мозга с развитой серой корой (неопаллиум), четырехкамерное сердце, редукция правой дуги аорты, преобразование подвеска, квадратной и сочленовой костей в слуховые косточки, появление шерстного покрова, молочных желез, дифференцированных зубов в альвеолах, предротовой полости, плаценты. Каждый из этих признаков в отдельности не обеспечивает существенного повышения уровня организации. Только вместе взятые они становятся ароморфозами, которые обеспечивают относительную независимость от климатических условий и неограниченное расширение пищевой базы. В этих условиях биологический прогресс достигается путем арогенеза.

Ароморфозы приводят к возможности освоения новых местообитаний. Это приводит к адаптивной радиации и формированию адаптивных зон с помощью алломорфозов. В этих условиях биологический прогресс достигается путем аллогенеза.

Дальнейшая конкуренция приводит к появлению частных приспособлений – теломорфозов и гиперморфозов.

В большинстве случаев, специализация приводит к утрате эволюционной пластичности: прогресс сменяется стабилизацией, а при быстрых и крупномасштабных изменениях среды обитания – биологическим регрессом. Однако специализированные признаки не всегда являются теломорфными. При их накоплении они могут приобрести характер ароморфозов. Тогда эволюционный цикл начинается сначала.

Лекция 12.

Тема 12: Эволюция онтогенеза, органов и функций

1. Сущность онтогенеза и филогенеза. Биогенетический закон

2. Эмбриональные адаптации. Модусы филэмбриогенеза. Автономизация и эмбрионизация онтогенеза

3. Филогенетические преобразования органов и функций

1. Сущность онтогенеза и филогенеза. Биогенетический закон

Определение онтогенеза

Онтогенез – это индивидуальное развитие организма, в ходе которого происходит преобразование его морфофизиологических, физиолого-биохимических и цитогенетических признаков. Онтогенез включает две группы процессов: морфогенез и воспроизведение (репродукцию): в результате морфогенеза формируется репродуктивно зрелая особь. Онтогенез характеризуется устойчивостью – гомеорезом. Гомеорез – это стабилизированный поток событий, который представляет собой процесс реализации генетической программы строения, развития и функционирования организма.

С точки зрения эволюции рассматриваются следующие моменты онтогенеза: эмбриональные адаптации; филэмбриогенезы; автономизация онтогенеза; эмбрионизация онтогенеза.

Основные атрибуты онтогенеза

- Исходная запрограммированность процессов. Наличие уникальной неизменной генетической программы развития, сформированной вследствие мейоза и оплодотворения
- Необратимость онтогенеза. При реализации генетической программы невозможен возврат к предыдущим стадиям
- Углубление специализации: по мере развития уменьшается вероятность смены траектории онтогенеза
- Адаптивный характер: поливариантность онтогенеза обеспечивает возможность приспособления к различным условиям
- Неравномерность темпов: скорость процессов роста и развития изменяется.
- Целостность и преемственность отдельных этапов. Признаки, появляющиеся на более поздних– стадиях, базируются на признаках, проявляющихся на ранних стадиях
- Наличие цикличности: существует цикличность старения и омоложения
- Наличие критических периодов, связанных с выбором пути в узловых точках (точках бифуркации) или с преодолением энергетических порогов.

Основные типы онтогенеза

1. Онтогенез организмов с бесполом размножением и/или при зиготном мейозе (прокариоты и некоторые эукариоты).
2. Онтогенез организмов с чередованием ядерных фаз при споровом мейозе (большинство растений и грибов).
3. Онтогенез организмов с чередованием полового и бесполого размножения без смены ядерных фаз. Метагенез – чередование поколений у Кишечнополостных. Гетерогония – чередование партеногенетического и амфимиктического поколений у червей, некоторых членистоногих и низших хордовых.

4. Онтогенез с наличием личиночных и промежуточных стадий: от первично-личиночного анаморфоза до полного метаморфоза. При недостатке питательных веществ в яйце личиночные стадии позволяют завершить морфогенез, а также в ряде случаев обеспечивают расселение особей.

5. Онтогенез с выпадением отдельных стадий. Утрата личиночных стадий и/или стадий бесполого размножения: пресноводные гидры, олигохеты, большинство брюхоногих моллюсков. Утрата конечных стадий и размножение на ранних этапах онтогенеза: неотения.

Таким образом, существует множество основных типов онтогенеза и еще большее число производных типов. В теории эволюции обычно рассматривается онтогенез на примере цветковых растений и позвоночных животных.

Определение филогенеза

Термин «филогенез», или «филогения» используют для обозначения исторического развития живых организмов: как всего органического мира Земли, так и отдельных таксонов (от царств до видов). Термин «филогенез» ввел Э. Геккель в 1866 г.

Раздел биологии, изучающий филогенез и его закономерности, называется филогенетикой. Исследование филогенеза и реконструкция его необходимы для развития общей теории эволюции и построения естественной системы организмов; выводы филогенетики важны также для исторической геологии и стратиграфии.

Прилагательное «филогенетический» используется в самых различных значениях. Например, «филогенетической системой» называют систему органического мира, отражающую степень родства между таксонами. При этом «филогенетическая система должна быть синтезом наибольшего возможного числа признаков. Искусственных систем может быть сколько угодно, а филогенетическая система только одна» (Л.А. Зенкевич, 1939). Часто термин «филогенетический» используется как синоним термина

«эволюционный»; однако следует иметь в виду, что филогенетика изучает не механизмы эволюции, а лишь констатирует родственные связи между таксонами.

Выражение «филогенетические преобразования» следует понимать как преобразования в ходе исторического развития группы организмов.

Геккель предложил использовать для исследования филогенеза метод тройного параллелизма – сопоставление данных палеонтологии, сравнит, анатомии и эмбриологии. Ныне в филогенетике всё шире используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, биогеографии, физиологии, паразитологии. Филогенез большинства групп носит характер адаптивной радиации. Графическое изображение филогенеза –

родословное (или филогенетическое) древо. Основная движущая сила, определяющая адаптивный характер филогенетических преобразований организмов, – естественный отбор. Конкретные направления филогенеза ограничиваются исторически сложившимися особенностями генетической системы, морфогенеза и фенотипа каждой конкретной группы. Любые филогенетические преобразования происходят посредством перестройки онтогенезов особей; при этом приспособит, ценность могут иметь изменения любой стадии индивидуального развития. Таким образом, филогенез представляет собой преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений.

Филогенез различных групп организмов изучен неравномерно, что определяется разной степенью сохранности ископаемых остатков, древностью данной группы и т. д. Наиболее исследован филогенез позвоночных (особенно высших групп), из беспозвоночных – филогенез моллюсков, иглокожих, членистоногих, плеченогих. Плохо изучен филогенез прокариот и низших растений. Дискуссионной остаётся проблема происхождения различных типов организмов и взаимоотношений между ними.

Связь между онтогенезом и филогенезом

Итак, онтогенезом называется индивидуальное развитие организма, а филогенезом – историческое развитие группы организмов. Понятия онтогенеза и филогенеза неразрывно связаны между собой: с точки зрения эволюционной теории, историческое развитие живой природы представляет собой череду онтогенезов.

Термины «онтогенез» и «филогенез» используются для описания развития, поэтому между этими различными понятиями существуют и признаки различия, и признаки сходства.

Впервые взаимосвязь онтогенеза и филогенеза была выявлена в начале XIX века (К. Кильмейер, И. Меккель, К. Бэр). Ч. Дарвин сформулировал закон зародышевого сходства: на ранних стадиях эмбриогенеза зародыши разных видов сходны между собой.

Ф. Мюллер (1866) сформулировал принцип рекапитуляции: признаки взрослых предков, так или иначе, повторяются в эмбриогенезе их потомков. Э. Геккель (1866) сформулировал биогенетический закон: онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза. Геккель считал, что филогенез усложняется за счет удлинения онтогенеза путем добавления новых стадий: уже имеющиеся стадии развития не изменяются, а лишь сокращаются по длительности. В XX веке вопросы эволюции онтогенеза разрабатывали: А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, А. Сэдзвик, Г. де Бер и другие. Было введено понятие репетиции – повторения предковых признаков не для целых стадий онтогенеза, а лишь для отдельных органов. В настоящее время принята следующая формулировка

биогенетического закона: в онтогенезе возможна частичная репетиция отдельных признаков и процессов, существовавших в онтогенезе предковых форм.

2. Эмбриональные адаптации. Модусы филэмбриогенеза.

Эмбриональным развитием называются ранние стадии онтогенеза, которые протекают под защитой яйцевых оболочек, зародышевых оболочек или материнского организма. Например, у животных существуют следующие типы эмбрионального развития:

1. Первично-личиночный: личинка способна к самостоятельному существованию, например, паренхимула (губки), планула (кишечнополостные), трохофора (полихеты), амфибии...). Первично-личиночный тип развития связан с многоэтапностью онтогенеза.

2. Неличночный яйцекладный – прохождение ранних этапов гисто- и морфогенеза под защитой яйцевых оболочек (насекомые с прямым развитием, яйцекладущие амниоты).

3. Вторично-личиночный. Характеризуется разнообразием вторичных типов личинок, например, личинки насекомых с полным превращением возникают в связи половозрастной дифференциацией экологических ниш. Отдельно выделяются личинки-паразиты.

4. Внутриутробное развитие и живорождение: яйцеживорождение (многие нематоды, скорпионы, рыбы, пресмыкающиеся) и истинное живорождение (млекопитающие).

Независимо от типа эмбрионального развития, зародыши и личинки должны иметь определенные приспособления (адаптации), обеспечивающие возможность его развития.

Все адаптивные признаки эмбрионов и личинок Э. Геккель разделил на две группы: ценогенезы и палингенезы. Ценогенезы – это приспособления к эмбрионально-личиночным стадиям (адаптивные признаки зародышей), которых не было у предковых форм, например, защитные оболочки личинок ленточных червей, зародышевые оболочки насекомых и амниот. Иначе говоря, ценогенезы – это эмбриональные адаптации, т.е.

признаки, имеющие адаптивное значение на ранних этапах онтогенеза. Палингенезы – это признаки взрослых предков, которые проявляются в эмбриогенезе потомков, например, формирование зародышевых листков, жаберных дуг, однокамерного сердца. Онтогенез – целостный процесс, поэтому эволюционная ценность ценогенезов и палингенезов определяется конечным результатом – возможностью достижения репродуктивного возраста.

Эмбриональное развитие завершается полным или неполным метаморфозом. Метаморфоз – наиболее критический этап онтогенеза: эмбриональные адаптации исчезают, а дефинитивные (завершающие, конечные) адаптации еще не сложились. Поэтому при сложном жизненном цикле на каждом этапе онтогенеза формируются

собственные эмбриональные адаптации. Например, у насекомых с полным метаморфозом стадия собственно эмбрионального развития характеризуется наличием серозной и амниотической оболочек, стадия личинки – определенными морфофизиологическими и поведенческими адаптациями (покровительственная или предостерегающая окраска, определенная поза), стадия куколки – другими морфофизиологическими адаптациями (плотные хитиновые покровы, паутинные коконы, покровительственная окраска).

На эмбрионально-личиночных стадиях адаптивное значение могут иметь не только ценогенеза, но и палингенезы, например, внутренние жабры и двухкамерное сердце у головастиков.

Филэмбриогенезы

Филэмбриогенезы – это эволюционные преобразования процессов онтогенеза, связанные с адаптациями взрослых (половозрелых) организмов.

Наиболее универсальными способами эволюционных изменений органов можно считать гетерохронии, гетеротопии и выпадение стадий онтогенеза (термины «гетеротопия» и «гетерохрония» ввел Э. Геккель).

Гетерохрония – это смещение времени закладки органа. Примеры гетерохронии: головной мозг позвоночных развивается быстрее, чем пищеварительная система; срастание тазовых костей у человека происходит позже, чем формирование головного мозга.

Гетеротопия – это смещение места закладки органа. Примеры гетеротопии: половые железы у трехслойных животных закладываются в мезодерме (у Кишечнополостных – в эктодерме или в энтодерме); целом у первичноротых закладывается телобластическим путем, а у вторичноротых – энтероцельным.

Выпадение стадий онтогенеза связано с утратой личиночных стадий, стадии взрослого организма, промежуточных стадий онтогенеза. Примеры выпадения стадий онтогенеза: утрата стадии планулы и стадии медузы у пресноводной гидры, утрата стадии трохофоры у олигохет и пиявок. При выпадении стадий онтогенеза биогенетический закон не выполняется, например, при утрате личиночных стадий и при педоморфозах.

В работе «Модусы филэмбриогенеза» (1935) А.Н. Северцов выделил 12 модусов (способов) филэмбриогенеза. К основным модусам филэмбриогенеза он отнес архаллакиссы, девиации и анаболии.

Архаллакиссы – это изменения на ранних стадиях онтогенеза.

Основные механизмы архаллакиссов:

а) изменение начальной массы зачатков органов;

- б) изменение начальных процессов дифференцировки зачатков органов;
- в) гетеротопии – сдвиги места закладки органов;
- г) гетерохронии – сдвиги времени закладки органов.

Путем архаллакисов могут возникать ароморфозы (зародышевые листки, хорда, нервная трубка и головной мозг у позвоночных, шерстный покров у млекопитающих), идиоадаптации (изменение числа зубов, числа позвонков), рудименты (отрицательные архаллакисы).

Девиации – изменения органов на средних этапах онтогенеза. Девиации встречаются чаще, чем архаллакисы. Путем девиации также могут возникать и ароморфозы, и идиоадаптации, и редуцированные органы.

Примеры девиаций:

- Возникновение среднего уха за счет преобразования рудиментарной жаберной щели (брызгальца).
- Возникновение сложных зубов млекопитающих.
- Видоизменение побегов у растений (клубни и луковицы)
- Редукция спинной мускулатуры у черепах.
- Преобразования уплотненного слоя эпидермиса:
 - роговые щитки у большинства рептилий
 - перья у птиц.

Анаболии – изменения онтогенеза на поздних стадиях развития. Представляют собой надставки к уже имеющимся стадиям. Биогенетический закон выполняется в целом лишь при анаболиях.

Анаболии встречаются еще чаще, чем девиации. Путем анаболии также могут возникать и ароморфозы, и идиоадаптации, и редуцированные органы.

Примеры: формирование четырехкамерного сердца у теплокровных позвоночных, изменение формы листьев, редукция пальцев у копытных, редукция хвоста у головастиков.

Автономизация онтогенеза

Автономизация онтогенеза – это процесс повышения независимости онтогенеза от условий внешней среды: экзогенные факторы развития замещаются эндогенными. Например, у хвостатых амфибий метаморфоз определяется, в значительной мере, факторами внешней среды (метаморфоз можно задержать понижением температуры), а у бесхвостых – изменением концентрации тироксина (гормона щитовидной железы), которая повышается под воздействием тиреотропного гормона гипофиза.

Автономизация онтогенеза тесно связана с канализацией развития и совершенствованием механизмов гомеореза.

Автономизация онтогенеза базируется на системе корреляций и координаций. Учение о корреляциях и координациях разработал И.И. Шмальгаузен

Корреляции – это взаимозависимости между частями развивающегося организма, которые обеспечивают его устойчивое развитие.

Типы онтогенетических корреляций:

1. Геномные – обуславливают целостность генотипа.

Достигаются с помощью диплоидности, доминирования, плеiotропного действия генов и наличия полигенных систем с участием генов-модификаторов. Известны гены, прямо отвечающие за гистогенез и морфогенез.

2. Морфогенетические – обусловлены эмбриональной индукцией и нейро-гуморальной регуляцией целостности организма.

3. Эргонтические – фенотипические корреляции, обусловленные модифицирующим влиянием среды.

В ходе эволюции происходит изменение корреляций таким образом, что формируются новые координации – согласованные изменения между частями организма с точки зрения филогенеза. Координации обеспечивают формирование адаптивных комплексов.

Типы филогенетических координаций:

1. Биологические координации – адаптивный ответ на изменения среды. Биологические координации устанавливаются через функциональную деятельность организма. Примеры:

удлинение тела и редукция конечностей у змей, змееобразных ящериц и амфибий. Биологические координации ведут к прогрессирующей специализации, но они могут быть разорваны с приобретением принципиально нового признака. Например, появление плавательного пузыря разрывает координацию между формой тела, формой хвоста и удельным весом тела хрящевых рыб.

2. Динамические координации – координации между взаимосвязанными органами. Например, у млекопитающих хорошо развиты и орган обоняния, и обонятельные доли переднего мозга. Динамические координации повышают степень канализации онтогенеза и филогенеза и выражают функциональную обусловленность (коадаптацию) органов и систем органов.

3. Топографические координации – выражаются в закономерных изменениях пространственных соотношений между органами, не связанными непосредственной

функциональной зависимостью. Пример крупной топографической координации: взаимное расположение нервной трубки, осевого скелета, пищеварительной трубки и сердца у хордовых. Топографические координации определяют общий план строения группы организмов.

Таким образом, автономизация онтогенеза тесно связана с повышением уровня организации группы организмов, а корреляции между органами в онтогенезе тесно связаны с координациями между органами в филогенезе.

Эмбрионизация онтогенеза

Процесс автономизации тесно связан с эмбрионизацией онтогенеза.

Эмбрионизация – возникновение в ходе эволюции способности проходить значительную часть зародышевого развития под защитой материнского организма или зародышевых оболочек.

Эмбрионизация онтогенеза у животных

У животных эмбрионизация онтогенеза выражается в переходе к яйцекладному и внутриутробному типам онтогенеза. Эволюционная смена типов эмбрионального развития повышает независимость гисто- и морфогенеза от внешней среды, способствует автономизации онтогенеза и возможности выхода в новую адаптивную зону.

Эмбрионизация онтогенеза у растений

У растений эмбрионизация онтогенеза выражается в следующих преобразованиях:

1. Редукция гаметофита: листостебельный у мхов → заросток папоротников → эндосперм голосеменных → зародышевый мешок покрытосеменных.

2. Формирование семени с семенной кожурой и запасом питательных веществ в виде эндосперма и/или специализированных семядолей.

3. Формирование плода (ароморфоз) и плодоподобных структур (идиоадаптации).

3. Филогенетические преобразования органов и функций

Каждый орган неразрывно связан с выполнением определенных функций. Поэтому филогенетические (эволюционные) преобразования органов и функций представляют собой единый процесс.

Функциональные изменения органов основаны на их изначальной мультифункциональности. Например, крылья летучих мышей выполняют функции полета, терморегуляции, осязания, синтеза витамина D, улавливания добычи.

Различают следующие модусы филогенетических преобразований органов и функций.

Количественные функциональные изменения органов

1. Расширение функций. Например, уши у слона служат дополнительно органом терморегуляции; кровеносная система выполняет функцию терморегуляции и защитную функцию.

2. Сужение функций. Например, конечности лошади утратили лазающую и хватательные функции. Сужение функций часто связано с их иммобилизацией – утрате функций в связи с редукцией органа.

3. Интенсификация функций. Например, увеличение переднего мозга привело к формированию второй сигнальной системы; развитие шерстного покрова обеспечило и терморегуляцию, и защиту от физико-химических повреждений. Интенсификация функций часто связана с их активацией – преобразованием пассивного органа в активный. Примеры: втяжные когти кошачьих, подвижные челюсти змей, использование метаболической воды обитателями степей и пустынь.

Качественные функциональные изменения органов:

1. Смена функций при специализации органа (Дорн, 1875) – эволюционное преобразование органа, при котором одна из второстепенных функций становится более важной, чем прежняя главная функция. Например, подъязычная дуга висцерального черепа позвоночных последовательно сменила следующие функции: опорно-защитная функция второй пары жаберных дуг у предков рыб, участие в образовании брызгальца у низших рыб (скаты, осетровые, лопатоносы), опора для жаберной крышки у костных рыб, передача звуковых колебаний и глотание у наземных позвоночных. Передние конечности позвоночных преобразуются и в лапы, и в крылья. У цветковых растений лепестки – или

видоизмененные трофофиллы, или микроспорофиллы. Возможность смены функций связана с механизмами преадаптации.

2. Разделение функций. Например, конечности членистоногих выполняют функции хождения, захвата и измельчения пищи, дыхания и другие; сплошной хвостовой плавник у водных позвоночных дифференцируется на рулевые спинной и анальный плавник и на двигательный хвостовой плавник.

3. Фиксация функций. Например, переход от стопохождения к пальцехождению в ходе естественного отбора и замещения ненаследственных изменений наследственными (данный модус не следует путать с ламарковским «законом упражнения и неупражнения»).

Субституция

В ходе эволюции часто наблюдается субституция – замещение одного органа другим или передача функций от одного органа к другому (от лат. substituo – ставлю вместо, назначаю взамен).

Различают субституцию органов и субституцию функций.

Субституция органов, или гомотопная субституция – замещение в ходе эволюции одного органа другим, занимающим сходное положение в организме и выполняющим биологически равноценную функцию. В этом случае происходит редукция замещаемого органа и прогрессивное развитие замещающего. Так, у хордовых осевой скелет – хорда – замещается сначала хрящевым, затем костным позвоночником. В ряде случаев субституция приводит к появлению аналогичных органов, например, у растений листья (фотосинтезирующие органы) замещаются филлодиями (уплощенными черешками) или филлокладиями (уплощенными стеблями). Термин «субституция органов» введён Н. Клейненбергом (1886).

Субституция функций, или гетеротопная субституция – утрата в ходе эволюции одной из функций (при этом выполнявший её орган редуцируется) и замещение её другой, биологически равноценной (выполняемой другим органом). Так, функция перемещения тела в пространстве при помощи ног (хождение) у змей замещена перемещением при помощи изгибаний позвоночника (ползание); дыхание с помощью жабр (извлечение кислорода из воды) у наземных позвоночных замещено газообменом в лёгких. Термин «субституция функций» введён А. Н. Северцовым (1931).

Субституция тесно связана с принципом компенсации и с редукцией органов. Например, у птиц редукция зубов связана с развитием мускулистого желудка.

Лекция 13.

Тема 13: Механизмы макроэволюции

1. Кладогенез. Дивергентная эволюция

2. Анагенез и стасигенез. Конвергенция. Параллелизм

3. Синтезогенез

1. Кладогенез. Дивергентная эволюция

Понятие макроэволюции включает два аспекта:

1. Эволюцию групп, или надвидовых таксонов (по Дж. Симпсону).
2. Эволюционные преобразования признаков, или эволюция организации единичной особи (по И.И. Шмальгаузену).

Эти две составляющие эволюционного процесса неразрывно связаны между собой основными механизмами эволюции, к которым относятся: кладогенез, анагенез и синтезогенез.

Кладогенез – это механизм эволюции, основанный на дивергенции изолированных групп. Дивергенция (расхождение) происходит в результате изменения направления отбора в разных условиях. В ходе дивергенции у родственных групп организмов происходит независимое образование различных признаков.

После возникновения полной репродуктивной изоляции между эволюционирующими группами процесс дивергенции становится необратимым: различия между видами и таксонами высших рангов все более углубляются. Вместе с тем, сохраняется общность признаков морфофизиологической организации, что свидетельствует о происхождении таксонов от общего предка.

В результате дивергенции образуются гомологичные органы, то есть органы, сходные по происхождению, но способные выполнять различные функции. Понятие гомологии ввел еще Людвиг Плате на примере сходства ластов плезиозавров, ихтиозавров и китообразных.

Различают следующие критерии гомологии (А. Ремане, 1956):

1. Критерий положения – две сравниваемые структуры гомологичны, если они занимают сходное положение по отношению к другим органам. Например, спинной мозг гомологичен у всех хордовых, поскольку лежит дорсальнее пищеварительного тракта. Этот критерий в виде «закона взаимосвязей» предложил еще Э.Ж. Сент-Илер. Однако этот критерий не является абсолютным, например, глаза насекомых и глаза позвоночных расположены на голове, но имеют разное происхождение.

2. Критерий специальных качеств, или сходство морфологического плана строения и морфогенеза органов – сходные структуры гомологичны, если они по структуре и развитию совпадают по многим своим качествам. Например, гликолиз, цикл Кребса, фотосинтез протекают по общим законам у всех организмов; зубы млекопитающих и чешуя рыб имеют сходное строение (эмалевая поверхность, дентиновое тело, пульпарный канал).

3. Критерий непрерывности систем – даже несходные структуры гомологичны, если в филогенезе или онтогенезе прослеживается ряд переходов. Например, чешуи хрящевых и костистых рыб гомологичны, поскольку связаны рядом промежуточных состояний, известных у низших костных рыб.

Степень дивергенции разных признаков и степень дивергенции онтогенеза могут значительно различаться. Например, хвостатые амфибии и личинки бесхвостых амфибий более сходны между собой, чем личинки и взрослые особи бесхвостых амфибий. Однако по механизмам развития хвостатые и бесхвостые амфибии – сильно дивергировавшие таксоны. В частности, метаморфоз у хвостатых амфибий определяется экзогенными факторами (развитие можно приостановить понижением температуры или голоданием), а метаморфоз у бесхвостых – эндогенными факторами (повышение содержания тироксина).

Принцип монофилии. При дивергентной эволюции особое значение приобретает принцип монофилии, согласно которому все таксоны рассматриваемой группы имеют общего предка. Выражение «общий предок» нельзя понимать буквально: это не отдельная особь, не пара особей, не один вид. Например, предками млекопитающих являются древние рептилии, предками рептилий являются древние амфибии, предками амфибий являются древние рыбы.

Группа, происходящая от одной группы того же таксономического ранга, называется монофилетической. В этой трактовке общего предка класс Млекопитающих считается монофилетическим, поскольку общим предком всех подклассов Млекопитающих является класс Рептилии; отряд Ластоногие является монофилетическим, поскольку предковой формой всех подотрядов является отряд Хищные.

Кладистика (филогенетическая систематика)

В систематике существует направление, которое называется кладистика. Основы кладистики разработал немецкий зоолог В. Хённиг. Кладистика исходит из того, что эволюция возможна только путем дивергенции.

В кладистике особое внимание уделяется не плезиоморфным (древним, исходным) признакам, а апоморфным (специализированным, производным) признакам. Построение системы (кладограммы) идет «сверху вниз», то есть начинается от мелких таксонов, наиболее сходных между собой по производным признакам. В результате образуется строго иерархическая система.

При построении филогенетических систем возникают узловые точки (точки бифуркации), в которых парафилетический (исходный, или предковый) таксон разделяется на два голофилетических (дочерних) таксона. Например, класс Рептилии – парафилетический таксон, который дал начало двум голофилетическим таксонам – классу Птицы и классу Млекопитающие. Последовательность (чреда) онтогенезов между двумя точками бифуркации называется филум (ветвь).

Наличие узловых точек является необходимым с точки зрения теории скальационной эволюции, то есть эволюции путем скачков – резких изменений признаков.

2. Анагенез и стасигенез. Конвергенция. Параллелизм

Анагенез – это эволюция, основанная на постепенном превращении одной группы в другую без увеличения числа групп. Такая эволюция называется филетической. Концепция анагенеза предполагает плавную эволюцию путем постепенного накопления признаков. Этот принцип плавной, постепенной эволюции называется принципом градуализма. Например, эволюция позвоночных на ранних этапах представлена филогенетическим рядом классов: Бесчелюстные → Хрящевые рыбы → Костные рыбы → Амфибии → Рептилии.

При построении филогенетических рядов особое значение приобретает принцип полярности – направления преобразований органов.

В ряде случаев анагенез протекает исключительно медленно. Такое состояние группы называется стасигенез. Стасигенез способствует сохранению персистентных форм – живых ископаемых.

Конвергенция и параллелизм

Конвергенция – это возникновение сходных черт организации на изначально различной основе. Конвергенция возникает в том случае, если группы организмов независимо друг от друга вселяются в одну и ту же адаптивную зону.

При конвергенции возникают аналогичные признаки, то есть признаки, внешне сходные, но возникающие на различной генетической основе. В этом случае образуются аналогичные органы, то есть органы, имеющие сходное строение и сходные функции, но разное происхождение.

Примеры аналогичных органов (признаков):

глаза головоногих моллюсков и глаза млекопитающих;

крылья насекомых и крылья птиц;

бэтсовская мимикрия: многие съедобные мухи (двукрылые) сходны с несъедобными шмелями, осами и пчелами (перепончатокрылые).

При конвергентной эволюции особое значение приобретает принцип полифилии – происхождение рассматриваемой группы от разных предков. Такие группы называются полифилетическими, или сборными.

Примеры сборных групп: грибы, к которым относятся отделы *Mucoromycota*, *Oomycota*, *Eumycota* и группы с неясным таксономическим положением;

костные рыбы (Лучеперые и Кистеперые);

амфибии (Хвостатые, Безногие и Бесхвостые);

китообразные (Усатые и Зубатые).

Одна из задач систематики – выявление сборных полифилетических групп и их разграничение. Например, к разным отрядам относятся Дневные хищные птицы и Совы. Еще недавно в один отряд объединялись Грызуны и Зайцеобразные; в настоящее время считается, что сходство между этими животными конвергентное, и они должны относиться к разным отрядам. Вероятно, хвостатые и бесхвостые амфибии произошли от разных групп кистеперых рыб, а усатые и зубатые китообразные – от разных групп древних хищных.

Параллелизм – процесс развития в одном направлении двух и более первоначально дивергировавших групп.

Примеры параллелизма;

внешнее сходство ушастых тюленей, настоящих тюленей и моржей;

внешнее сходство сумчатых и плацентарных млекопитающих, что видно даже из названий многих сумчатых (сумчатые кроты, сумчатые белки, сумчатые сони, сумчатые барсуки, сумчатые медведи);

внешнее сходство древних копытных Южной Америки и копытных Голарктики;

возникновение саблезубости в разных подсемействах кошачьих;

мюллеровская мимикрия: многие несъедобные перепончатокрылые (шмели, осы, пчелы) сходны между собой.

Между конвергенцией и параллелизмом на практике трудно провести четкую границу: все зависит от того, что подразумевается под адаптивной зоной и под общим предком.

Явления полифилии и конвергенции характерны для грибов.

К грибам относятся самые разнообразные гетеротрофные организмы, тело которых представлено различными типами мицелия: Высшие грибы (отдел Eumycota), Низшие грибы (отдел Oomycota), а также грибоподобные организмы – Слизевики (Mухомycota). Кроме того, вместе с грибами часто рассматриваются прокариотические Актиномицеты.

Предками эукариотических грибов были древние гетеротрофные разножгутиковые эукариотические организмы, у которых имелись все органоиды эукариотической клетки и разнообразные формы полового и бесполого размножения. Разножгутиковость заключается в наличии переднего перистого жгутика и заднего гладкого (бичевидного) жгутика. В то же время разные группы эукариотических грибов и грибоподобных

организмов произошли от разных групп древних эукариот. Такое происхождение и является полифилетическим.

Дальнейшая эволюция грибов протекала под воздействием двух групп факторов:

1. Выход на сушу (в наземно-воздушную среду обитания). Постепенно утрачиваются подвижные стадии в жизненном цикле, совершенствуются клеточные стенки, совершенствуются органы размножения и типы плодоношения.

2. Гетеротрофный способ питания. В связи со способностью абсорбировать питательные вещества из растворов происходило совершенствование разнообразных мощных ферментных систем.

Выход грибов на сушу не сопровождался ароморфозами. Грибы остались низшими эукариотами: у них так и не появились дифференцированные ткани. Сходство различных грибоподобных организмов между собой обусловлено конвергенцией – появлением сходных признаков в сходных условиях обитания.

3. Синтезогенез

Механизмы образования закрытых генетических систем возникли в ходе эволюции органического мира. На ранних этапах эволюции эти механизмы были не столь совершенны, как сейчас. Из-за несовершенства изолирующих механизмов даже таксоны высоких рангов могли обмениваться генами. В результате латерального (горизонтального) переноса генов могли синтезироваться новые крупные таксоны. Такое образование таксонов называется синтезогенез, а эволюция, связанная с регулярным обменом генами между таксонами, называется сетчатой эволюцией.

Механизмы синтезогенеза могут быть самыми разнообразными.

1. Трансдукция – перенос генетического материала при помощи вирусов. Широко распространена у современных прокариот, используется в биотехнологии.

2. Симбиогенез – образование синтетических клеток.

2.1. Симбиогенез на основе гологамии; гологамия – это слияние недифференцированных клеток (не гамет), наиболее примитивная форма полового процесса. Встречается у низших эукариот, используется в биотехнологии.

2.2. Симбиогенез на основе незавершенного пищеварения. У современных организмов не обнаружен, но имеются доказательства действия этого механизма в прошлом.

2.3. Симбиогенез на основе взаимного паразитизма. У современных организмов также не обнаружен, но имеются доказательства действия этого механизма в прошлом.

3. Гибридогенез при половом размножении (вторичная интерградация). В настоящее время действие этого механизма не наблюдается. Однако считается, что большинство видов цветковых растений (и некоторых животных) возникло этим путем.

Примером глобального синтезогенеза является происхождение современных водорослей. Ни один из современных отделов водорослей не может считаться предком другого отдела, что указывает на сетчатый характер эволюции водорослей путем симбиогенеза.

Первые живые организмы на Земле (архебионты) характеризовались наличием основных компонентов клетки: плазмалеммы, цитоплазмы и генетического аппарата. Существовали системы обмена веществ (электрон–транспортные цепи) и системы воспроизведения, передачи и реализации наследственной информации (репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка на основании генетического кода). Эволюция архебионтов протекала по двум основным направлениям.

Часть архебионтов специализировалась на гетеротрофном питании. У них формируются сложные ферментные системы, обеспечивающие окисление разнообразных органических веществ. Это привело к увеличению объема генетической информации, появлению ядерной оболочки, разнообразных внутриклеточных мембран и органоидов движения. В дальнейшем появляются белки–гистоны, что сделало возможным появление настоящих хромосом и совершенных способов деления клетки: митоза и мейоза. Наличие мейоза сделало возможным бесполое размножение спорами (зооспорами) и половое размножение с помощью гамет.

Другая часть архебионтов специализировалась на фотоавтотрофном питании. Это привело к появлению разнообразных фотосинтетических пигментов. Избыток углеводов позволил синтезировать разнообразные структурные и запасующие полисахариды. Все перечисленные признаки у гетеротрофов и фотоавтотрофов являются крупными ароморфозами.

Каким-то путем свойства гетеротрофных и фотоавтотрофных организмов объединились в одной клетке. Вероятно, на ранних стадиях эволюции органического мира Земли был широко распространен обмен генами между разными организмами: латеральный (горизонтальный) перенос генов путем трансдукции, межвидовой гологамии и внутриклеточного симбиоза. Например, крупные гетеротрофные организмы могли питаться мелкими автотрофными. При незавершенном пищеварении автотрофный организм мог включаться в состав гетеротрофного в качестве эндосимбионта.

Разнообразие комбинаций морфологических и фотосинтезирующих свойств и привело к формированию различных отделов водорослей.

Многие водоросли (пирофитовые, эвгленовые) сохранили примитивные черты, объединяющие их с животными. Красные водоросли обнаруживают тесное сходство с грибами. Считается, что зеленые водоросли (или подобные им организмы) являются предками высших растений.

Среди современных водорослей широко распространен симбиоз с разными организмами: одноклеточными, губками, кишечнорастворимыми, плоскими червями. В результате симбиоза водорослей с грибами возникла уникальная группа двухкомпонентных организмов – лишайников. Возможны два пути происхождения и дальнейшей эволюции лишайников: 1. Первоначально гриб питался слизью, выделяемой водорослями, а затем стал поглощать часть веществ, необходимых для фикобионта. 2. Первоначально гриб паразитировал на клетках водорослей, но в дальнейшем фикобионт адаптировался к новым условиям. Известно, что фикобионт приурочен к строго определенным микобионтам, но микобионт может образовывать таллом с разными водорослями (иногда в состав таллома входят несколько видов водорослей и даже бактерий).

Лекция 14.

Тема 14: Развитие органического мира Земли

1. Происхождение жизни на Земле

2. Основные этапы развития органического мира Земли

1. Происхождение жизни на Земле

Существует две основных концепции возникновения жизни на Земле: концепция абиогенеза и концепция биогенеза. Идеи абиогенеза исходят из того, что жизнь возникает тем, или иным путем из неживой материи. Концепции биогенеза исходят из принципа «все живое – от живого», то есть жизнь существует столько, сколько существует наш мир. Для того чтобы сделать выбор в пользу той, или иной концепции, необходимо ответить на вопрос: «Чем живое отличается от неживого?». Существует множество подходов к определению понятия «жизнь», выделяющих основные черты жизни, например:

1 Биохимический. Основные свойства жизни – обмен веществ и особенности биохимического состава.

2 Генетический. Основные свойства жизни – самовоспроизведение, передача и реализация наследственной информации.

3 Эволюционный. Основные свойства жизни – изменчивость наследственной информации и её дифференциальное воспроизведение (естественный отбор).

4 Термодинамический. Основные свойства жизни – активное противостояние процессам разрушения.

5 Экологический. Основные свойства жизни – соподчинение биологических систем, наличие устойчивых динамических связей между биологическими объектами.

Концепции абиогенеза

Все теории абиогенеза, в основном, являются геоцентрическими химическими: жизнь возникла именно на Земле в результате появления новых химических веществ и новых химических реакций.

Концепция абиогенеза базируется на следующих положениях:

1. Живое отличается от неживого особенностями химического состава биологических систем и обмен веществ. Такие теории происхождения жизни называются биохимическими.

2. Жизнь возникла именно на Земле естественным путем из неорганических веществ с затратой свободной энергии. Жизнь возникла в результате появления новых химических веществ и новых химических реакций, при этом сложные органические соединения

образуются из неорганических веществ. Такие теории происхождения жизни называются геоцентрическими.

3. К основным свойствам и признакам жизни относятся: обмен веществ; самовоспроизведение, передача и реализация наследственной информации; изменчивость наследственной информации и её дифференциальное воспроизведение (естественный отбор).

Остальные подходы к определению жизни являются дополняющими, причем, наиболее важную роль играют генетический и эволюционный подходы, а термодинамическому и экологическому – отводится второстепенная роль.

Одна из первых геоцентрических химических теорий была разработана Э. Геккелем (последователем Ч. Дарвина). В XX веке наиболее популярной стала теория Александра Ивановича Опарина (1924), в пользу которой свидетельствовали опыты по абиогенному синтезу органических веществ из неорганических – воды, аммиака, цианидов и других (С. Миллер, А.Г. Пасынский, Т.Е. Павловская).

В основе теории А.И. Опарина лежало представление о коацерватах как предшественниках первых клеток; коацерваты – мельчайшие капли концентрированных растворов полимеров (коллоидных растворов), изолированные от внешней среды полупроницаемыми мембранами. В дальнейшем С. Фокс экспериментальным путем получил микросферы – капельки концентрированных растворов искусственно полученных белков (протеиноидов).

Последователи Опарина больше внимания уделяли происхождению матричных процессов, в т.ч. абиогенному происхождению нуклеиновых кислот, белков и нуклеопротеидов (Г. Мёллер, С. Фокс, Г. Корнберг).

Современные представления об основных этапах абиогенеза

1. Синтез органических мономеров: органических кислот, аминокислот, углеводов, азотистых оснований. Для этого на Земле имелись все условия: обилие воды, метана, аммиака и цианидов, отсутствие кислорода и других окислителей (атмосфера носила восстановительный характер), избыток свободной энергии в виде ультрафиолетового света, электрических разрядов и вулканической деятельности.

2. Синтез органических полимеров из имеющихся мономеров с участием неорганических катализаторов (ионы металлов и неорганические матрицы в виде частиц глины). В присутствии воды образуются коацерваты (или микросферы).

3. Образование нуклеопротеидов (комплексов белков и нуклеиновых кислот), появление реакций матричного типа, появление липидных мембран. Этот этап завершается

появлением молекулярно-генетических систем управления и естественного отбора. Вероятно, первичными нуклеиновыми кислотами были различные типы РНК, которые обеспечивали все матричные процессы; ДНК (как основной носитель генетической информации) возникла значительно позже.

4. Появление первых биологических систем – пробионтов. (А.И. Опарин считал пробионтов еще неживыми существами, но его последователи считают их уже живыми).

Вероятно, пробионты обладали уже всеми свойствами жизни, но системы гомеостаза и гомеореза еще не сформировались.

Пробионты эволюционировали по трем направлениям: отбор на повышение каталитической активности белков-ферментов; отбор на устойчивость процессов матричного синтеза; отбор на устойчивость биологических мембран.

5. Появление архебионтов (по терминологии А.И. Опарина – протобионтов) – предшественников современных организмов. Архебионты характеризовались наличием основных компонентов клетки: плазмалеммы, цитоплазмы и генетического аппарата.

Существовали системы обмена веществ (электрон–транспортные цепи) и системы воспроизведения, передачи и реализации наследственной информации (репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка на основании генетического кода).

6. Формирование современных клеток и групп организмов: архебактерий, эубактерий, мезокариот и эукариот.

Примечание. Первые три этапа рассматриваются как этапы предбиологической (химической) эволюции, а последние три этапа – как этапы биологической эволюции.

Концепции биогенеза

Идеи биогенеза базируются, в первую очередь, на термодинамическом и экологическом подходах к определению границы между живым и неживым. Генетический и эволюционный подходы играют второстепенную роль, а биохимический подход практически игнорируется.

Концепции биогенеза базируются на следующих положениях:

1. Живое и неживое есть два состояния материи. Ни одно из этих состояний не может быть выведено из другого. Такие теории называются физическими.
2. Основные свойства и признаки жизни: активное противостояние процессам разрушения (термодинамические аспекты); соподчинение биологических систем, наличие устойчивых динамических связей между биологическими объектами (системные аспекты).
3. Жизнь возникает не на Земле, а во Вселенной. Тогда биосфера Земли есть конкретное проявление живой части Космоса в земных условиях. Такие теории происхождения жизни называются космическими.

Таким образом, концепции биогенеза объединяют, в основном, космоцентрические физические гипотезы происхождения жизни. С этой точки зрения, биосфера Земли есть конкретное проявление живой части Космоса в земных условиях.

С научной точки зрения, концепция биогенеза была обоснована еще в XVII веке, когда в опытах Ф. Реди была доказана невозможность самозарождения жизни на Земле в современных условиях. В течение 100 последних лет это направление развивали многие известные ученые: С. Аррениус, Х. Гюйгенс, Л. Пастер, П. Кюри, В.И. Вернадский, Ф. Крик и другие.

Долгое время выражение «жизнь зародилась в Космосе» понималось буквально: жизнь возникла на планетах земного типа, а затем зародыши жизни (споры) были занесены на Землю с космической пылью, в составе метеоритов или каким-то иным путем.

Однако с развитием биологической кибернетики во второй половине XX века идеи внеземного происхождения жизни получили дальнейшее развитие. Например, К. Тринчер выдвинул идею Большого биологического взрыва: примерно 4 миллиарда лет назад первичная материя (протоматерия) разделилась на живую и неживую. В зависимости от конкретных физико-химических условий на разных планетах возникают разные формы жизни. При этом не исключается конвергентное сходство между ними вследствие общих законов эволюции.

Недостаток космофизических гипотез происхождения жизни заключается в том, что они не могут быть подтверждены экспериментально.

Таким образом, вопрос о происхождении жизни на Земле остается открытым.

2. Основные этапы развития органического мира Земли

Эволюция органического мира Земли неразрывно связана с эволюцией литосферы. История развития литосферы Земли подразделяется на геологические эры: катархейскую, архейскую, протерозойскую, палеозойскую, мезозойскую, кайнозойскую. Каждая эра делится на периоды и эпохи. Геологическим эрам, периодам и эпохам соответствуют определенные этапы развития жизни на Земле.

Катархей, архей и протерозой объединяются в криптозой – «эпоху скрытой жизни». Ископаемые остатки криптозоя представлены отдельными фрагментами, не всегда поддающимися идентификации. Палеозой, мезозой и кайнозой объединяются в фанерозой – «эпоху явной жизни». Начало фанерозоя характеризуется появлением скелетообразующих животных, хорошо сохраняющихся в ископаемом состоянии: фораминифер, раковинных моллюсков, древних членистоногих.

Ранние этапы развития органического мира

Предшественники современных организмов (архебионты) характеризовались наличием основных компонентов клетки: плазмалеммы, цитоплазмы и генетического аппарата. Существовали системы обмена веществ (электрон–транспортные цепи) и системы воспроизведения, передачи и реализации наследственной информации (репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка на основании генетического кода).

Дальнейшее развитие органического мира включает эволюцию отдельных групп организмов в составе экосистем. Экосистема должна включать не менее трех компонентов: продуцентов, консументов и редуцентов. Таким образом, на ранних этапах развития органического мира должны были сформироваться основные способы питания: фотоавтотрофный (голофитный), гетеротрофный голозойный и гетеротрофный сапротрофный. Фотоавтотрофный (голофитный) тип питания включает поглощение неорганических веществ поверхностью тела и последующий хемосинтез или фотосинтез.

При гетеротрофном сапротрофном типе питания происходит поглощение растворенных органических веществ всей поверхностью тела, а при гетеротрофном голозойном типе питания – захват крупных пищевых частиц и их переваривание.

В условиях избытка готовых органических веществ гетеротрофный (сапротрофный) способ питания является первичным. Большая часть архебионтов специализировалась именно на гетеротрофном сапротрофном питании. У них формируются сложные ферментные системы. Это привело к увеличению объема генетической информации, появлению ядерной оболочки, разнообразных внутриклеточных мембран и органоидов движения. У части гетеротрофов происходит переход от сапротрофного питания к голозойному. В дальнейшем появляются белки–гистоны, что сделало возможным появление настоящих хромосом и совершенных способов деления клетки: митоза и мейоза. Таким образом, происходит переход от прокариотического типа организации клеток к эукариотическому.

Другая часть архебионтов специализировалась на автотрофном питании. Древнейшим способом автотрофного питания является хемосинтез. На основе ферментно-транспортных систем хемосинтеза возникает фотосинтез – совокупность обменных процессов, основанных на поглощении световой энергии с помощью разнообразных фотосинтетических пигментов (бактериохлорофилла, хлорофиллов a, b, c, d и других).

Избыток углеводов, образующихся при фиксации CO₂, позволил синтезировать разнообразные полисахариды.

Все перечисленные признаки у гетеротрофов и автотрофов являются крупными ароморфозами.

Вероятно, на ранних стадиях эволюции органического мира Земли был широко распространен обмен генами между совершенно разными организмами (перенос генов путем трансдукции, межвидовой гибридизации и внутриклеточного симбиоза). В ходе синтезогенеза свойства гетеротрофных и фотоавтотрофных организмов объединились в одной клетке. Это привело к формированию различных отделов водорослей – первых настоящих растений.

Основные этапы эволюции растений

Водоросли – многочисленная неоднородная группа первично-водных фотоавтотрофных организмов. В ископаемом состоянии водоросли известны еще из докембрия (свыше 570 млн. лет назад), а в протерозое и начале мезозоя уже существовали все ныне известные отделы. Ни один из современных отделов водорослей не может считаться предком другого отдела, что указывает на сетчатый характер эволюции водорослей.

У водорослей существует множество типов морфологической организации тела (таллома). У ряда водорослей (например, у бурых) имеется сложно устроенный пластинчатый таллом, и наблюдается некоторая дифференцировка клеток. У многоклеточных водорослей часто имеются ризоиды – выросты таллома, служащие для прикрепления к субстрату. Однако у водорослей отсутствуют настоящие ткани, поэтому их относят к низшим эукариотам. Таким образом, водоросли достигли биологического прогресса без ароморфозов: путем аллогенеза и частичного катагенеза (утрата полового процесса у некоторых видов, утрата способности к фотосинтезу у паразитов).

В конце силура (≈ 400 млн. лет назад) возникают Высшие (наземные) растения.

В силуре происходило обмеление океана и опреснение воды. Это создало предпосылки для заселения литорали и супралиторали (литораль – часть берега, заливаемая во время приливов; литораль занимает промежуточное положение между водной и наземно-воздушной средой обитания; супралитораль – часть берега выше уровня приливов, увлажняемая брызгами; в сущности, супралитораль является частью наземно-воздушной среды обитания).

Содержание кислорода в атмосфере до появления наземных растений было значительно ниже современного: протерозой – 0,001 от современного уровня, кембрий – 0,01, силур – 0,1. При дефиците кислорода лимитирующим фактором в атмосфере является ультрафиолет. Выход растений на сушу сопровождался развитием метаболизма фенольных соединений (дубильных веществ, флавоноидов, антоцианов), которые участвуют в осуществлении защитных реакций, в том числе от мутагенных факторов (ультрафиолет, ионизирующие излучения, некоторые химические вещества).

Продвижение растений на сушу связано с появлением ряда ароморфозов:

Появление дифференцированных тканей: покровных, проводящих, механических, фотосинтезирующих. Появление дифференцированных тканей неразрывно связано с появлением меристем и основной паренхимы.

Появление дифференцированных органов: побега (органа углеродного питания) и корня (органа минерального питания).

Появляются многоклеточные гаметангии: антеридии и архегонии.

Происходят существенные изменения в обмене веществ.

Предками Высших растений считаются организмы, сходные с современными Харовыми водорослями. Древнейшее известное наземное растение – куксония. Куксония обнаружена в 1937 г. (У. Ланг) в силурийских песчаниках Шотландии (возраст порядка 415 млн. лет). Это растение представляло собой похожий на водоросль кустик веточек, несущих спорангии. Прикреплялось к субстрату с помощью ризоидов.

Дальнейшая эволюция Высших растений разделилась на две линии: гаметофитную и спорофитную

Представители гаметофитной линии – современные Моховидные. Это бессосудистые растения, у которых отсутствуют специализированные проводящие и механические ткани.

Другая линия эволюции привела к появлению сосудистых растений, у которых в жизненном цикле доминирует спорофит, и имеются все ткани высших растений (образовательные, покровные, проводящие, основная паренхима и ее производные). Благодаря появлению всех типов тканей происходит дифференцировка тела растений на корень и побег. Древнейшими из сосудистых растений являются ныне вымершие Риниевые (псилофиты). В течение девона формируются современные группы споровых растений (Плауны, Хвощи, Папоротники). Однако у споровых растений отсутствует семя, и спорофит развивается из недифференцированного зародыша.

В начале мезозоя (≈ 220 млн. лет назад) появляются первые Голосеменные растения, которые господствовали в мезозойской эре. Крупнейшие ароморфозы Голосеменных: появление семязачатков; в семязачатке развивается женский гаметофит (эндосперм); появление пыльцевых зерен; у большинства видов пыльцевое зерно при прорастании образует пыльцевую трубку, образуя мужской гаметофит. появление семени, в состав которого входит дифференцированный зародыш.

Однако у Голосеменных растений сохраняется ряд примитивных признаков: семяпочки расположены на семенных чешуях (мегаспорангиофорах) открыто, опыление происходит только с помощью ветра (анемофилия), эндосперм гаплоидный (женский гаметофит), проводящие ткани примитивные (в состав ксилемы входят трахеиды).

В кайнозой Голосеменные уступают господство Покрытосеменным.

Первые Покрытосеменные (Цветковые) растения появились, вероятно, еще в юрском периоде, а в меловом периоде начинается их адаптивная радиация. В настоящее время Покрытосеменные находятся в состоянии биологического прогресса, которому способствует ряд ароморфозов: появление пестика – замкнутого плодолистика с семязачатками; появление околоцветника, что сделало возможным переход к энтомофилии (опылению насекомыми); появление зародышевого мешка и двойного оплодотворения.

В настоящее время Покрытосеменные представлены множеством жизненных форм: деревья, кустарники, лианы, однолетние и многолетние травы, водные растения. Особого разнообразия достигает строение цветка, что способствует точности опыления и обеспечивает интенсивное видообразование – к Покрытосеменным относится около 250 тысяч видов растений.

Основные этапы эволюции животных

Эукариотические организмы, специализирующиеся на гетеротрофном питании, дали начало Животным и Грибам.

Первые животные были представлены Одноклеточными организмами. Многие из них занимали промежуточное положение между животными, водорослями и грибами. В настоящее время подцарство Одноклеточные представлены семью типами: Саркомастигофоры, Инфузории и разнообразные споровики (паразиты многоклеточных животных).

В протерозойской эре возникают все известные типы Многоклеточных беспозвоночных животных. Существует две основные теории происхождения многоклеточных животных. Согласно теории гастреи (Э. Геккель), исходным способом формирования двуслойного зародыша является инвагинация (впячивание стенки бластулы). Согласно теории фагоцителлы (И. И. Мечников), исходным способом формирования двуслойного зародыша является иммиграция (перемещение отдельных

бластомеров в полость бластулы). Возможно, эти две теории взаимно дополняют друг друга.

Кишечнополостные – представители наиболее примитивных (двуслойных) многоклеточных: их тело состоит всего из двух слоев клеток: эктодермы и энтодермы. Уровень дифференцировки тканей очень низкий.

У Низших червей (Плоские и Круглые черви) появляется третий зародышевый листок – мезодерма. Это крупный ароморфоз, благодаря которому появляются дифференцированные ткани и системы органов.

Затем эволюционное древо животных разветвляется на Первичноротых и Вторичноротых. Среди Первичноротых у Кольчатых червей образуется вторичная полость тела (целом). Это крупный ароморфоз, благодаря которому становится возможным разделение тела на отделы.

Кольчатые черви имеют примитивные конечности (параподии) и гомономную (равнозначную) сегментацию тела. Но в начале кембрия появляются Членистоногие, у которых параподии преобразованы в членистые конечности. У Членистоногих появляется гетерономная (неравнозначная) сегментация туловища. У них имеется хитиновый экзоскелет, который способствует появлению дифференцированных пучков мышц. Перечисленные особенности Членистоногих являются ароморфозами.

Наиболее примитивные Членистоногие – Трилобитообразные – господствовали в палеозойских морях. Современные Жабродышащие первично-водные членистоногие представлены Ракообразными. Однако в начале девона (после выхода на сушу растений и формирования наземных экосистем) происходит выход на сушу Паукообразных и Насекомых.

Паукообразные вышли на сушу, благодаря многочисленным алломорфозам (идиоадаптациям):

Непроницаемость покровов для воды.; утрата личиночных стадий развития (за исключением клещей, однако нимфа клещей принципиально не отличается от взрослых животных); формирование компактного слабо расчлененного тела; формирование органов дыхания и выделения, соответствующих новым условиям обитания.

Насекомые наиболее приспособлены к жизни на суше, благодаря появлению крупных ароморфозов: наличие зародышевых оболочек – серозной и амниотической; наличие крыльев; пластичность ротового аппарата.

С появлением Цветковых растений в меловом периоде начинается совместная

эволюция Насекомых и Цветковых (коэволюция), и у них формируются совместные адаптации (коадаптации). В кайнозойской эре Насекомые, как и Цветковые растения, находятся в состоянии биологического прогресса.

Среди Вторичноротых животных наивысшего расцвета достигают Хордовые животные, у которых появляется ряд крупных ароморфозов: хорда, нервная трубка, брюшная аорта (а затем – сердце).

Происхождение хорды до сих пор точно не установлено. Известно, что тяжи вакуолизированных клеток имеются у низших беспозвоночных. Например, у ресничного червя *Coelogupорога* ветвь кишечника, располагающаяся над нервными ганглиями в переднем конце тела, состоит из вакуолизированных клеток, так что внутри тела возникает эластичный стержень, помогающий вбуравливаться в песчаный грунт. У североамериканского ресничного червя *Nematoplana nigrocapitula* в добавление к описанной передней кишке вся спинная сторона кишечника преобразована в жгут, состоящий из вакуолизированных клеток. Этот орган назвали кишечной хордой (*chorda intestinalis*). Возможно, что прямо из вакуолизированных клеток спинной стороны кишки и возникла спинная хорда (*chorda dorsalis*) энтомезодермального происхождения.

От примитивных Хордовых животных в силуре происходят первые Позвоночные (Бесчелюстные). У позвоночных формируется осевой и висцеральный скелет, в частности, мозговая коробка и челюстной отдел черепа, что также является ароморфозом. Низшие

Челюстноротые позвоночные представлены разнообразными Рыбами. Современные классы рыб (Хрящевые и Костные) формируются в конце палеозоя – начале мезозоя).

Часть Костных рыб (Мясистолопастные), благодаря двум ароморфозам – легочному дыханию и появлению настоящих конечностей – дала начало первым Четвероногим – Амфибиям (Земноводным). Первые Земноводные вышли на сушу в девонском периоде, но их расцвет приходится на каменноугольный период (многочисленные стегоцефалы). Современные Амфибии появляются в конце юрского периода.

Параллельно среди Четвероногих появляются организмы с зародышевыми оболочками – Амниоты. Наличие зародышевых оболочек – крупный ароморфоз, который впервые появляется у Рептилий. Благодаря зародышевым оболочкам, а также ряду других признаков (ороговевающий эпителий, тазовые почки, появление коры больших полушарий) Рептилии полностью утратили зависимость от воды. Появление первых примитивных рептилий – котилозавров – относится к концу каменноугольного периода. В перми появляются разнообразные группы рептилий: зверозубые, первоящеры и другие. В начале мезозоя формируются ветви черепах, плезиозавров, ихтиозавров. Начинается расцвет рептилий.

От групп, близких к первоящерам, отделяются две ветви эволюционного развития. Одна ветвь в начале мезозоя дала начало многочисленной группе псевдозухий. Псевдозухии дали начало нескольким группам: крокодилы, птерозавры, предки птиц и динозавры, представленные двумя ветвями: ящеротазовые (бронтозавр, диплодок) и птицетазовые (только растительоядные виды – стегозавр, трицератопс). Вторая ветвь в начале мелового периода привела к появлению подкласса чешуйчатых (ящерицы, хамелеоны и змеи).

Однако Рептилии не смогли утратить зависимость от низких температур: теплокровность у них невозможна из-за неполного разделения кругов кровообращения. В конце мезозоя с изменением климата происходит массовое вымирание рептилий.

Лишь у части псевдозухий в юрском периоде появляется полная перегородка между желудочками, редуцируется левая дуга аорты, происходит полное разделение кругов кровообращения, и становится возможной теплокровность. В дальнейшем эти животные приобрели ряд адаптаций к полету и дали начало классу Птицы.

В юрских отложениях мезозойской эры (≈ 150 млн. лет назад) обнаружены отпечатки Первоптиц: археоптерикса и археорниса (три скелета и одно перо). Вероятно, это были древесно-лазающие животные, которые могли планировать, но не были способны к активному полету. Еще раньше (в конце триаса, ≈ 225 млн. лет назад)

существовал протоавис (два скелета обнаружены в 1986 году в Техасе). Скелет протоависа существенно отличался от скелета рептилий, большие полушария мозга и мозжечок были увеличены в размерах. В меловом периоде существовали две группы ископаемых птиц: ихтиорнисы и гесперорнисы. Современные группы птиц появляются только в начале кайнозойской эры.

Существенным ароморфозом в эволюции птиц можно считать появление четырехкамерного сердца в сочетании с редукцией левой дуги аорты. Произошло полное разделение артериальной и венозной крови, что сделало возможным дальнейшее развитие головного мозга и резкое повышение уровня обмена веществ. Расцвет Птиц в кайнозойской эре связан с рядом крупных идиоадаптаций (появление перьевого покрова, специализация опорно-двигательного аппарата, развитие нервной системы, забота о потомстве и способность к перелетам), а также с рядом признаков частичной дегенерации (например, утрата зубов).

В начале мезозойской эры появляются первые Млекопитающие, которые возникли благодаря целому ряду ароморфозов: увеличенные полушария переднего мозга с развитой корой, четырехкамерное сердце, редукция правой дуги аорты, преобразование подвеса, квадратной и сочленовой костей в слуховые косточки, появление шерстного покрова, млечных желез, дифференцированных зубов в альвеолах, предротовой полости. Предками Млекопитающих были примитивные пермские Пресмыкающиеся, сохранявшие ряд признаков Амфибий (например, были хорошо развиты кожные железы).

В юрском периоде мезозойской эры Млекопитающие были представлены, как минимум, пятью классами (Многобугорчатые, Трехбугорчатые, Трикодонты, Симметродонты, Пантотерии). Один из этих классов, вероятно, дал начало современным Первозверям, а другой – Сумчатым и Плацентарным. Плацентарные млекопитающие, благодаря появлению плаценты и настоящего живорождения, в кайнозойской эре переходят в состояние биологического прогресса.

Исходным отрядом Плацентарных являются Насекомоядные. От Насекомоядных рано отделились Неполнозубые, Грызуны, Приматы и ныне вымершая группа Креодонтов – примитивных хищников. От Креодонтов отделились две ветви. Одна из этих ветвей дала начало современным Хищным, от которых отделились Ластоногие и Китообразные. Другая ветвь дала начало примитивным копытным (Кондилартрам), а затем Непарнокопытным, Парнокопытным и родственным отрядам.

Окончательная дифференцировка современных групп Млекопитающих завершилась в эпоху великих оледенений – в плейстоцене. На современный видовой

состав Млекопитающих значительное влияние оказывает антропогенный фактор. В историческое время были истреблены: тур, стеллерова корова, тарпан и другие виды.

В конце кайнозойской эры у части Приматов возникает особый тип ароморфоза – переразвитие коры больших полушарий головного мозга. В результате возникает совершенно новый вид организмов – Человек разумный.

Происхождение рас

Расы – это крупные внутривидовые группировки в пределах современного человечества, которые различаются по ряду наследственно обусловленных признаков. Эти признаки могут иметь адаптивное значение. Изучением рас занимается специальный раздел антропологии – расоведение.

Выделяют разное число больших рас.

двухрасовая система: евро-негроидная и монголоидная.

трехрасовая: европеоидная, монголоидная (азиатско-американская) и негроидная (экваториальная, или негро-австралоидная).

пятирасовая: европеоидная, негроидная, монголоидная, австралоидная, американская.

многорасовые системы – включают десятки рас.

В целом, расы сформировались в эпоху позднего палеолита (30-40 тысяч лет назад), однако их дифференцировка продолжалась вплоть до неолита (10 тысяч лет назад). Происхождение рас связано с расселением человечества по всей Земле. Примерно 40-50 тыс. лет назад уровень Мирового океана был на 200 м ниже современного. Это приводило к формированию сухопутных мостов.

Например, современный Индонезийский архипелаг был в это время сушей и входил вместе с континентальной частью Юго-Восточной Азии в единый массив (Сунда). Новая Гвинея, Австралия и Тасмания образовывали другой массив (Сахул). Между этими массивами тянулась цепочка островов, разделенных небольшими проливами, которые не являлись препятствием даже для примитивных лодок. Эти обстоятельства и сделали возможным заселение Австралии современными людьми \approx 40 тыс. лет назад.

Существует множество теорий происхождения рас:

Теория моноцентризма – современный человек сформировался в Передней Азии, затем расселился по разным эколого-географическим зонам, и под воздействием естественного отбора сформировались расовые адаптивные признаки.

Теория широкого моноцентризма – человек как биосоциальное существо сформировался в Передней Азии, затем проник в другие регионы, где скрещивался с местными

популяциями приматов (изначально обладавшими адаптивными расовыми признаками) и ассимилировал их.

Теория полового отбора – расовые признаки в своей основе не носят адаптивного характера, а сформировались вследствие избирательного образования брачных пар (это касается цвета кожи, глаз, волос).

Теория моноцентризма с последующим выщеплением рецессивных признаков. Например, у большинства индейцев преобладает первая группа крови (рецессивный признак).

Теория дицентризма – евро-африканская и монголоидная расы произошли от разных предков, то есть их дивергенция началась на стадии человека прямоходящего.

Многие антропологи вообще отрицают существование биологических рас у человека, поскольку расы выделяются на основании немногих морфологических

признаков. Современный человек представляет собой полиморфный биологический вид.

Устойчивые таксономические различия между расами отсутствуют, в частности, у человека не удастся выделить подвиды (современное человечество вообще представляет собой единый подвид). Поэтому термину «раса» все чаще придается не биологическое, а социальное значение.

Социал-дарвинизм

Социал-дарвинизм – это система социологических концепций, основанная на биологизации общественных процессов. Основоположником социал-дарвинизма считается английский философ Герберт Спенсер, который видел в борьбе за существование и естественном отборе движущую силу развития общества. Современный социал-дарвинизм включает в свой состав два течения: расовую гигиену и евгенику.

Сторонники расовой гигиены рассматривали конкуренцию между расами в качестве основной движущей силы общественного развития. Основоположник современного расизма граф де Гобино создал «теорию борьбы высших и низших рас»; при этом высшей расой он считал «арийскую». Расизм не имеет никакого отношения к биологии; это – социальная доктрина, провозглашающая превосходство одних рас над другими. Опасность современного расизма заключается в том, что его сторонники, манипулируя биологической терминологией, апеллируют к невежеству определенных слоев общества. Необходимо подчеркнуть, что с точки зрения современной биологии ни одна биологическая раса, национальность, группа людей, несмотря на определенные различия между ними, не имеют каких-либо преимуществ друг перед другом.

Евгеника – это учение о наследственном здоровье человека и путях улучшения его наследственных свойств. Еще в 1883 г. Фрэнсис Гальтон выдвинул идею о необходимости улучшения человеческого рода генетическими методами. Однако данные популяционно-генетических исследований позволяют утверждать, что в обозримом будущем такие работы не имеют никаких перспектив. Человек как биосоциальное существо сложился в ходе длительных эволюционных преобразований, и надеяться изменить вид за исторически короткие сроки бессмысленно.

Методы, предлагавшиеся старыми евгениками, были сугубо селекционными: ограничения на межрасовые браки, иммиграционные барьеры, даже стерилизации генетически неполноценных людей. На практике методы евгеники послужили основанием для создания концентрационных лагерей в фашистской Германии, где подвергались массовому уничтожению представители неарийских рас. Естественно, что подобная теория и практика несовместимы с гуманистической моралью общества, в центре внимания, которого находится человек. Современная медицинская генетика отвергает евгенические вмешательства в наследственность человека с целью улучшения его природы. Рекомендации, даваемые в медико-генетических консультациях в отношении заключения брака или прогноза генетической полноценности потомства, направлены на то, чтобы они учитывались консультируемыми лицами, которые добровольно принимают соответствующее решение.

Литература

1. Георгиевский А. Б. Дарвинизм – М.: Просвещение, 1985.
2. Константинов А. В. Основы эволюционной теории – 2-е издание Высшая школа, 1979.
3. Парамонова А. А. Дарвинизм. – М.: Просвещение, 1985.
4. Северцов А. С. Введение в теорию эволюции.-М.:Изд-во МГУ, 1981.
5. Северцов А. С. Основы теории эволюции.-М.:Изд-во МГУ, 1987.
6. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма.-Л.:Наука, 1969.
7. Яблоков А. В. Юсуфов А. Г. Эволюционное учение 2-е издание Высшая школа 1981.
8. Дарвин Ч. Происхождение видов. – М.: Просвещение, 1987.
9. Дарвин Ч. Изменение домашних животных и культурных растений. //Собр.соч.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951.-Т4..
10. Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина 1973.
11. Иорданский Н.Т. Эволюция жизни. М.: Академия. 2004.