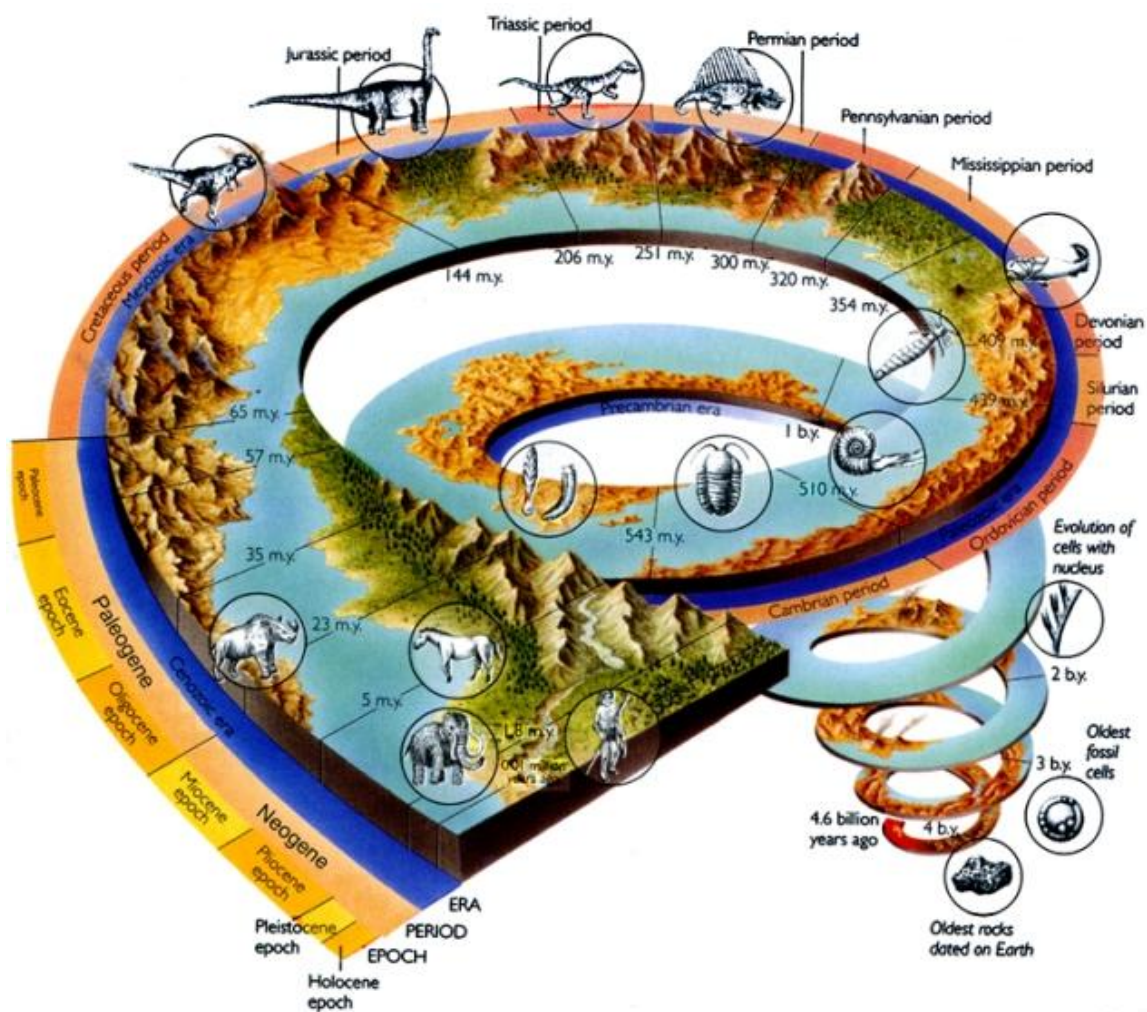


Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Нижегородская государственная медицинская академия  
Министерства здравоохранения  
Российской Федерации»

Калашников И.Н., Щербатюк Т.Г.

## ОСНОВЫ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Учебное пособие



Нижний Новгород

2017

Авторы:

*Калашников И.Н.* – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры биологии Нижегородской государственной медицинской академии;

*Щербатюк Т.Г.* – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биологии Нижегородской государственной медицинской академии.

Рецензенты:

- 1) Веселов А.П. – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биохимии и физиологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, Национального исследовательского университета.
- 2) Старцева Н.А. – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, Национального исследовательского университета.

Учебное пособие содержит информацию об основных разделах теории эволюции, таких как история развития эволюционных идей, микроэволюция, макроэволюция, общие закономерности филогенеза систем органов.

Учебное пособие по основам теории эволюции может быть использовано студентами биологических факультетов университетов. Данное пособие подготовлено в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом высшего образования и предназначено для обучающихся по основным профессиональным образовательным программам высшего образования – программам специалитета "Лечебное дело, "Педиатрия", Медико-профилактическое дело", "Стоматология".

## Содержание

Введение.....	5
1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ.....	7
1.1 Древний мир.....	7
1.2 Средневековье.....	10
1.3 Эпоха Возрождения и Новое Время.....	11
1.4 XVIII век.....	12
1.5 Дискуссия Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера.....	15
1.6 Непосредственные предшественники Ч. Дарвина.....	16
1.7 Дарвин и становление дарвинизма.....	17
1.8 Кризис классического дарвинизма.....	23
1.9 Формирование синтетической теории эволюции.....	24
1.10 Дальнейшее развитие эволюционной теории в XX веке.....	29
2. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ.....	31
2.1 Популяция – элементарная единица эволюции.....	31
2.2 Генетическая структура популяции. Закон Харди – Вайнберга.....	32
2.3 Вид и критерии вида.....	34
2.4 Пути и способы видообразования.....	36
2.4.1 Аллопатрическое видообразование.....	37
2.4.2 Симпатрическое видообразование.....	39
2.4.3 Дивергентное видообразование (кладогенез).....	40
2.4.4 Филетическое видообразование.....	42
2.4.5 Гибридогенное видообразование (сингенез).....	43
2.5 Элементарные эволюционные факторы.....	44
2.5.1 Мутационный процесс.....	44
2.5.2 Популяционные волны.....	46
2.5.3 Изоляция.....	48
2.5.4 Дрейф генов.....	51
2.5.5 Естественный отбор.....	53
2.6 Адаптации как результат действия естественного отбора.....	59

3. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ.....	65
3.1 Главные направления эволюции.....	65
3.2 Биологический прогресс и биологический регресс.....	67
3.3 Эволюция филогенетических групп.....	69
3.4 Правила эволюции групп.....	75
3.5 Темпы эволюции групп.....	77
3.6 Доказательства эволюции.....	80
3.6.1 Палеонтологические доказательства.....	80
3.6.2 Биогеографические доказательства.....	81
3.6.3 Сравнительно-анатомические доказательства.....	85
3.6.4 Эмбриологические доказательства.....	88
3.6.5 Генетические доказательства.....	90
3.6.6 Молекулярные доказательства.....	90
3.7 Общая схема филогенетического цикла (эволюции таксона)	92
4. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА СИСТЕМ ОРГАНОВ ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА.....	94
4.1 Эволюционная морфология и её задачи.....	94
4.2 Главные принципы и предпосылки эволюционных преобразований органов.....	95
4.3 Способы преобразования органов и функций.....	97
4.4 Теория филэмбриогенезов.....	101
5. АНТРОПОГЕНЕЗ.....	104
5.1 Становление представлений о происхождении человека.....	104
5.2 Место человека в системе животного мира.....	105
5.3 Основные этапы антропогенеза.....	107
5.4 Видовое единство человека. Понятие о расах.....	116
Контрольные вопросы.....	119
Тестовые задания.....	121
Рекомендуемая литература.....	127

«Ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции»

*Феодосий Григорьевич Добржанский (1973)*

## **Введение**

*Эволюция (от лат. evolutio – разворачивание) – последовательные, необратимые изменения различных объектов и процессов материального мира во времени.*

Данный термин широко применяется в различных областях науки. Можно говорить об эволюции атомов, галактик, Земли, машин, общества и т.д. Биологическая же эволюция имеет такую важную особенность как самовоспроизведение макромолекул и живых систем.

*Биологическая эволюция – необратимое и направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.*

Результатом биологической эволюции всегда является соответствие развивающейся живой системы условиям её существования.

Эволюционное учение составляет фундамент современной биологии. Нет такой области в биологии, которая ни была бы пронизана эволюционными идеями и не входила бы составной частью в систему эволюционных представлений о живом. Более того, эволюционная биология является связующим звеном между биологией и науками социального цикла.

Если же попытаться проследить историю возникновения этого термина, то необходимо вспомнить имя одного малоизвестного ученого. В 1677 году в Англии появился трактат, называвшийся «Первоначальное происхождение человеческого рода, рассмотренное и испытанное согласно свету природы». Его автором был юрист, богослов и финансист *Мэтью Хэйл*.



Мэтью Хэйл (1609 – 1676)

Эта работа примечательна тем, что в ней впервые использован сам термин «эволюция» именно в том биологическом смысле, в котором он используется и сейчас современной наукой. В своем труде Хэйл пишет следующее: *«Мы не должны воображать, что все виды и роды были сотворены в той форме, в какой мы видим их сегодня – нет, сотворены были только те виды и роды, которые мы зовем архетипами, а остальные развились из них под*

*влиянием множества обстоятельств».*

Из этой цитаты видно, что идея развития, т.е. эволюции видов, осознавалась Хэйлом как результат постепенного появления видового разнообразия из неких архетипов, сотворенных Богом.

Трактат явился первым обобщением эволюционных воззрений, отдельные из которых высказывались ранее и другими исследователями. М. Хэйл рассматривал биологическую эволюцию как часть глобальной эволюции мира, что зачастую отсутствовало у многих его последователей.

В научный же оборот термин «эволюция» ввёл в 1762 году швейцарский натуралист *Шарль Бонне* в работе, посвященной эмбриологическим проблемам.



Шарль Бонне (1720 – 1793)

Он использовал термин «эволюция», перенося представление о прогрессивном эмбриогенезе (у отдельных особей) на развитие видов.

## 1. История развития эволюционных идей

Идея об изменяемости органического мира – идея эволюции – стара, как мир. Эта идея прослеживается в трудах древних философов Месопотамии, Египта, Рима, Греции, Индии и Китая.

### 1.1 Древний мир

Древнейшим центром цивилизации той эпохи была Месопотамия. Уже к рубежу V тыс. до н.э. жители Месопотамии знали о двудомности разводившийся ими финиковой пальмы, а культ финиковой пальмы существовал в Шумере за 7000 лет до н.э. В горных районах выращивали виноград, яблоню, гранат, тутовник. К середине IV тыс. до н.э. шумеры разводили ячмень, коз, овец, быков и ослов. Животных они делили на пять групп: рыбы, членистоногие, змеи, птицы и четвероногие, т.е. уже в этой классификации мы впервые встречаемся с принципом иерархичности. Высокого уровня развития достигла и медицина. Статьи 215-225 кодекса Хаммурапи посвящены правилам врачевания и плате за операции.

В Древнем Египте типичное для дельтовых болот и припойменных стариц Нила растение папирус (*Cyperus papyrus*) использовалось для изготовления субстрата для писания – папируса. Другое болотное растение ситник морской (*Juncus maritimus*) использовалось для изготовления чернил. В политеистической религии Древнего Египта был широко распространен культ животных. Врачи Древнего царства специализировались как глазные, зубные, «утробные», что предполагает наличие значительных сведений по анатомии человека. Возникший в Египте обычай мумифицирования трупов людей, кошек также был связан с накоплением значительных знаний в области анатомии. Из времён Среднего царства известен «папирус Эберса» (1500 лет до н.э.) – свиток шириной 30 см и длиной более 20 метров. В этой своего рода медицинской энциклопедии содержится 877 описаний болезней и их симптомов.

В Древней Индии высказывались мысли о происхождении человека от обезьян. Медики Индии VIII в. До н.э. владели техникой ампутации, удаления катаракты, кесарева сечения, умели извлекать почечные и желчные камни, описывали развитие человеческого эмбриона. Они знали не менее 760 видов лекарственных растений. Для обучения хирургов применялось вскрытие трупов, что в Европе стало практиковаться лишь в эпоху Возрождения. Лекарки знали о существовании заразного начала, способного передаваться от больного человека к здоровому. Но особенно изумляет тот факт, что более двух тысяч лет назад в Древней Индии была открыта вакцинация как метод борьбы с оспой. Лишь через два тысячелетия европейская медицина пришла к оспопрививанию, впервые осуществленному врачом Дженнером в 1788 году.

В Китае за две тысячи лет до н.э. существовал искусственный отбор для выведения различных пород шелкопряда, крупного рогатого скота, лошадей и декоративных растений. Были распространены учения о возможности превращения одних живых существ в других.

В Греции VII-V веков до н.э. развитие торговли и ремёсел подтолкнуло к поиску естественных объяснений явлений природы, ранее приписываемых деянием богов.

*Анаксимандр* (611-546 г. до н.э.) считал, что животные произошли из влаги (или воды), затем, защищенные раковиной, панцирем или иными твёрдыми покровами от высыхания, проникли на сушу. Человек «произошёл от животного другого вида», а первоначально был подобен рыбе. Первые люди возникли в теле рыб и по мере созревания вышли наружу.

*Эмпедокл* (495-435 г. до н.э.) говорил об общности волос, перьев и чешуи рыб, т.е. правильно понимал явление гомологии. Он говорил также об общности семени растений и яйца птиц.

*Аристотель* является разработчиком сравнительно-анатомического метода и основателем сравнительной анатомии. Также является автором



«лестницы существ», начинающаяся минералами и заканчивающаяся человеком.



*Аристотель*  
(384-322 г. до н.э.)

Однако идея лестницы существ была далека от идеи развития: высшие ступени не воспринимались как продукт развития низших ступеней. Аристотель в своем главном философском сочинении «Метафизике» - даёт определение жизни. В этой же книге дается сравнение животных и растений. Аристотель знал о лёгочном дыхании кита, дал описание полного и неполного превращения у насекомых и описал 454 таксона животных рангом от вида до семейства.

Царство животных Аристотель на две группы: «обладающие кровью» (позвоночные в современном понимании) и на животных «без крови», к которым были отнесены все беспозвоночные. В свою очередь эти группы были разделены на более мелкие таксономические единицы.

Если Древняя Греция славилась развитием того, что мы сейчас называем фундаментальными науками, то Древний Рим даёт обширную литературу в основном прикладного характера по агрономии и медицине.

*Лукреций Кар* (97-55 г. до н.э.) – римский поэт и философ, последователь греческих материалистов известен поэмой «О природе вещей». В ней изложена атомистическая теория мироздания, в пятой книге поэмы Лукреций рассматривает происхождение Вселенной, небесных тел и жизни, даёт историю развития человечества. В четвёртой книге излагается одна из теорий наследственности.

*Плиний Старший* (23-79 г. н.э.) выпустил 37 томов «Естественной истории», описал 155 видов животных, не известных Аристотелю, дал экологическую классификацию их на наземных, водных и воздушных. Много

внимания уделено методам прививок растений, обработки почв, внесения удобрений.

Итак, за тысячелетия античной цивилизация дала миру такие важнейшие естественноисторические идеи, как:

- 1) материальность мира;
- 2) естественность происхождения жизни на Земле;
- 3) возможность трансформации одних форм в другие
- 4) идея «лестницы существ» Аристотеля, т.е. существования градации форм от высших к низшим;
- 5) представление о целостности организма и о существовании коррелятивных связей органов и их частей друг с другом;
- 6) усложнение организации в процессе индивидуального развития зародыша и приобретение на поздних этапах его развития видоспецифичных признаков.

## 1.2 Средневековье

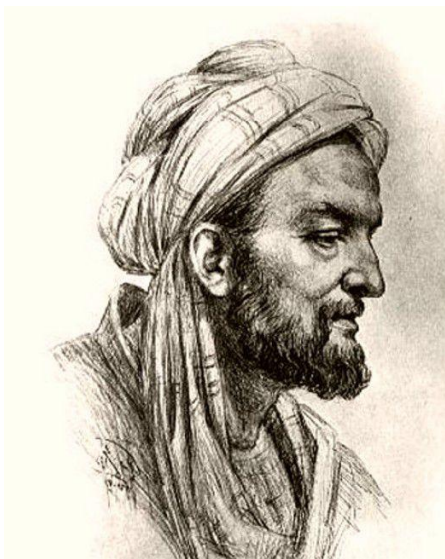
С закатом античной науки и распространением христианства победило мировоззрение, в котором не было места для представлений о естественной эволюции. Библия и мнение церкви стали единственным источником истины. Однако и в Средневековье звучали призывы к объективному изучению природы.

Так, немецкий монах *Альберт Большетедский* (1206-1280) публикует многотомную энциклопедию со специальными разделами, посвященными растениям и животным. Основываясь на работах Аристотеля, Плиния, он даёт основы классификации, описывает поведение животных. Если Европа развивалась в этот период под давлением догматов христианства с его креационизмом<sup>1</sup>, идеей целесообразности всего живого, то на Востоке ситуация была иной.

---

<sup>1</sup> Креационизм – идеалистическое учение, утверждающее, что возникновение Земли, жизни, человека – результат божественного творения, и отрицающее эволюционное изменение видов. Сторонниками креационизма были Карл Линней, Жорж Кювье и т.д.

*Абу Али Ибн Сина (Авиценна)* автор «Канона медицины», собрал множество сведений в области зоологии и, особенно, медицины. Он



*Абу Али Ибн Сина  
(Авиценна, 980-1037)*

писал о «постепенных процессах изменения земли, требующих продолжительных периодов», и эта его мысль в корне противоречила мышлению европейцев, принявших догмат христианства о сотворении мира, а принятие этого догмата не оставляло времени для протекания эволюционного процесса.

В дальнейшем рост средневековых городов, потребности экономики и культуры привели к основанию университетов и других форм высших школ. Университеты имели различное происхождение. Часть из них (Оксфорд, Кембридж) основывались церковью и руководились назначенными канцлерами. Другие основывались монархами как государственные университеты (Неаполь, Прага). Третьи изначально возникали как светские гражданские университеты, возглавлявшиеся ректором, которого избирали студенты (Болонья, Йена, Упсала). Появление университетов облегчило восприятие новых научных достижений, связанных уже с эпохой Возрождения.

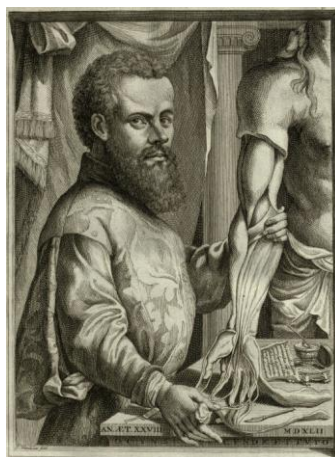
### **1.3 Эпоха Возрождения и Новое Время**

Эпоха Возрождения с её мировоззрением гуманизма положила начало европейской науке. Возникает философия природы – натурфилософия. Признаётся объективность законов природы, а Бог рассматривается как нечто независимое от природы. Леонардо, Коперник, Везалий – крупнейшие фигуры естествознания эпохи Ренессанса.

Анатомические и эмбриологические рисунки *Леонардо да Винчи*, точные изображения растений и ландшафтов в его картинах и рисунках, дают представление о глубине его биологических интересов.



Леонардо да Винчи  
(1452-1519)



Андреас Везалий  
(1514-1564)



Уильям Гарвей  
(1578-1657)

*Андреас Везалий* опубликовал грандиозный по объёму и полностью оригинальный труд «О строении человеческого тела», иллюстрированный автором и заложивший основы анатомии как науки. Одновременно с Везалием трудились и такие знаменитые анатомы как *Бартоломео Евстахий* (1520-1574), *Габриеле Фаллопий* (1523-1562). *Уильям Гарвей* публикует своё учение о кровообращении (1628).

В Новое время продолжает интенсивно развиваться описательная ботаника и зоология, а во второй половине XVII века к ним присоединяются микроскопическая анатомия микроскопическая зоология.

*Ян Сваммердам* (1637-1680) занимался исследованием анатомии человека, а также насекомых и моллюсков. *Марчелло Мальпиги* (1628-1694) изучал движение крови в капиллярах (1661). *Роберт Гук* (1635-1703) открыл клеточное строение растений (1665). *Антони ван Левенгук* (1632-1723) исследовал простейших, эритроциты и сперматозоиды (1683). Английский биолог *Джон Рэй* (1628-1705), описывая свыше 18600 видов растений в «Истории растений», впервые ввёл понятия «вид» и «род». Определил важнейшие критерии вида.



Карл Линней  
(1707-1778)

#### 1.4 XVIII век

*Карл Линней* шведский натуралист, врач, фармаколог, этнограф. Является автором «Системы природы» (1735). В этом издании он заложил основы классификации «трёх царств природы» - растений, животных и минералов.

Линней отнёс человека к классу млекопитающих и отряду приматов. Отнесение человека к миру животных, помещение его в один ряд с обезьянами требовало от Линнея не только большой научной интуиции, но и гражданской смелости. Вполне естественно, что

с 1758 по 1774 г. изложение системы Линнея было запрещено римским папой. Известно, что система Линнея была искусственной, т.е. она была построена на основе удобства классификации и максимальной простоты определения организмов, а не по принципу их максимального сходства.

Историческое значение Линнея состоит в том, что сам он, не будучи эволюционистом, выдвинул принцип иерархичности систематических категорий (таксонов): виды объединяются в рода, роды в отряды, отряды в классы. Иерархичность системы Линнея графически близка к дихотомической схеме дивергентной эволюции, предложенной столетием позже Ч. Дарвином.

Впервые предложенная *Каспаром Баугином* (1560-1624) для обозначения растений бинарная номенклатура была введена Линнеем как обязательное условие для описания любого органического вида, причём сначала должен писаться род, далее вид, а за ним фамилия автора, впервые описавшего этот вид.

Линнеем введён принцип синонимии (обязательность цитирования предшествующих источников и предшествующих латинских названий живых объектов при каждом названии таксона). Линней рассматривал вид как

стабильный элемент в природе и верил в библейскую легенду о сотворении видов, т.е. придерживался метафизических взглядов.

Важными событиями в истории становления эволюционной теории стали труды великого учёного XVIII века *Жоржа Бюффона*.



Жорж Бюффон  
(1707-1788)

Хотя сам он и не был явным сторонником эволюционных представлений, он считается, по выражению Э. Майра, «отцом эволюционизма». Бюффон обобщил огромное количество самых разнообразных данных о природе. С 1749 по 1788 год вышло 35 томов его грандиозного сочинения «Естественная история», в которой он обосновывает гипотезу о развитии Земли. Ж. Бюффон видел доказательство единства происхождения в плане строения животных и объяснял сходство близких форм их происхождением от общих предков.

Первая целостная концепция эволюции была сформулирована французским естествоиспытателем и философом *Жаном Батистом де Ламарком*.



Жан Батист де Ламарк  
(1744-1829)

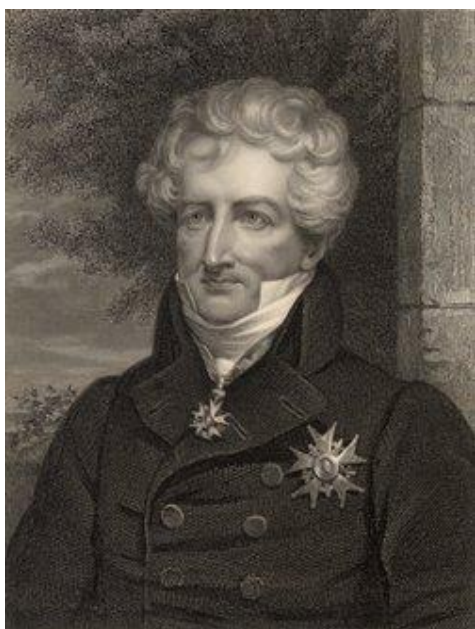
В труде «Философия зоологии» (1809) Ж.Б.Ламарк даёт эволюционное обоснование «лестницы существ». По его мнению, эволюция идет на основании внутреннего стремления организмов к прогрессу (*принцип градации*). Второй принцип, положенный Ламарком в основу своего учения, состоит в утверждении *изначальной целесообразности* реакций любого организма на изменение внешней среды и признания возможности прямого приспособления. Он считал, что вслед за

изменением условий тотчас следует изменение привычек, посредством упражнения соответствующие органы изменяются в нужном направлении (*принцип градации*) и эти изменения передаются по наследству (*принцип изначальной целесообразности*).

Увлечшись идеей о постепенном и всеобщем изменении видов и превращении их в другие виды, Ламарк стал отрицать реальность существования видов в природе.

При несомненной прогрессивности взглядов Ламарка его концепция понимания причин эволюции была ошибочной, по существу натурфилософской, с выраженными элементами идеализма (внутреннее стремление к прогрессу, изначальная целесообразность любой реакции на изменённые условия, наследование только благоприятных признаков). Тем не менее, нужно отдать должное этому выдающемуся мыслителю, предложившему первую целостную концепцию органического мира.

### 1.5 Дискуссия Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера



Жорж Кювье  
(1769-1832)

В конце XVIII века обостряется борьба между сторонниками креационизма и трансформизма<sup>2</sup>. Вообще дискуссия была посвящена проблеме единства плана строения организмов, но в скрытой форме в ней обсуждался вопрос эволюции. Суть полемики заключалась в разнице взглядов на критерий общности живых форм.

*Жорж Кювье* – непревзойдённый авторитет того времени в области палеонтологии и сравнительной анатомии – на богатой фактической основе отстаивал

<sup>2</sup> Трансформизм – система представлений естествоиспытателей и философов XVII-XIX веков об исторической изменяемости организмов, предшествующая теории эволюции. Сторонниками идей трансформизма были Ж.Б. Ламарк, Э.Ж. Сент-Илер и т.д.

сходство ископаемых и ныне существующих животных, наличие четырёх изначально неизменных типов организации всех животных, идею постоянства видов. Благодаря исследованиям Кювье и других натуралистов возникает *стратиграфия* и составляется вся *геохронологическая шкала*. Для объяснения факта смены фаун во времени Ж. Кювье развил представления о катастрофах на поверхности Земли в прошлом, уничтоживших живые существа. Развитие этих представлений *Альсида д'Орбиньи* (1802 – 1857) привело к формулировке теории катастроф, согласно которой после каждой из катастроф происходило повторное сотворение животных.



Этьен Жоффруа Сент-Илер  
(1772-1844)

Соотечественник и современник Ж. Кювье – *Этьен Жоффруа Сент-Илер*, те же факты, которые Кювье использовал для подтверждения креационистских воззрений, рассматривал как доказывающие трансформизм: единство организации животных как показатель общности происхождения, наличие отличающихся от ископаемых современных форм как доказательство изменения организмов под влиянием внутренних и внешних естественных причин.

Разногласия между Кювье и Сент-Илером по этим вопросам вылились в острую публичную дискуссию (1830-1831) в Парижской Академии наук, где победу одержал Кювье.

### 1.6 Непосредственные предшественники Ч. Дарвина

Английский врач и натуралист *Чарлз Уэллс* (1757-1814) в 1813 году предположил, что различия в устойчивости европеоидов и негроидов к



заболеваниям и различия в цвете кожи возникли в результате вымирания промежуточных неустойчивых форм.

Английский лесовод *Патрик Мэтью* (1790-1874) в 1831 году предположил, что отбор не только обеспечивает выживание наиболее приспособленных деревьев, но и может вести к изменениям видов в процессе исторического развития. Таким образом, борьба за существование и естественный отбор были известны Патрику Мэтью. Вместе с тем он считал, что ускорение эволюции зависит от воли организма (развитие идей Ламарка).



Чарлз Лайель  
(1797-1875)

В трудах *Чарлза Лайеля* закладываются основы исторической геологии с её *принципом актуализма* (исторические изменения земной коры определяются действием тех же сил, которые незаметно действуют и сегодня).

Шотландец *Роберт Чемберс* (1802-1871) в 1844 году анонимно издал в Лондоне книгу «Следы естественной истории творения», в которой приводил соображения в пользу изменяемости видов.

### 1.7 Дарвин и становление дарвинизма

Ламарком и другими исследователями начала XIX века впервые были предложены концепции, согласно которым современные виды произошли в результате постепенных превращений других видов. Но первым эволюционистам не удалось убедить своих современников. Несмотря на утвердившееся в естествознании мнение о том, что Земля пребывает в постоянном изменении, виды продолжали считать неизменными. Только Дарвину удалось поколебать этот последний оплот веры в творение и статическое состояние мира. Благодаря его трудам эволюция в течение всего

нескольких лет была признана установленным фактом подавляющим большинством образованных людей.

### Предпосылки возникновения учения Ч. Дарвина

#### *Социально-экономические*

В первой половине XIX века в Англии интенсивно развивается капитализм, который стимулирует развитие науки. Спрос промышленности на сырьё и населения растущих городов на продукты питания способствовал развитию селекции. Учёные-селекционеры выводили новые породы крупного рогатого скота, лошадей, свиней, овец, птиц и сорта сельскохозяйственных растений. Англия становится крупнейшей колониальной державой. Английские военные и торговые суда ходили по всему миру, а экипажи кораблей включали опытных натуралистов для проведения научных экспедиций, а также для сбора богатейших естественнонаучных коллекций по геологии, палеонтологии, ботанике и зоологии. Появилось экономическое учение *Адама Смита* (1723-1790) о свободной конкуренции и *Томаса Мальтуса* (1766-1834) о народонаселении. Впечатляющие успехи практической деятельности человека по преобразованию домашних растений и животных косвенно, но убедительно свидетельствовали против представлений о неизменности видов в природе.

#### *Естественно-научные*

Данные сравнительной морфологии и анатомии свидетельствовали о едином плане строения позвоночных животных: сходство в деталях скелета, мышц, сосудов.

*Александр Гумбольдт* (1769-1859) высказал мысль о зависимости географического распространения организмов от условий существования.

*Вильгельм Гофмейстер* (1824-1877) обнаружил чередование поколений растений и указал на гомологию органов размножения споровых и цветковых растений.

*Роберт Оуэн* (1771-1858) установил понятие о гомологичных и аналогичных органах.

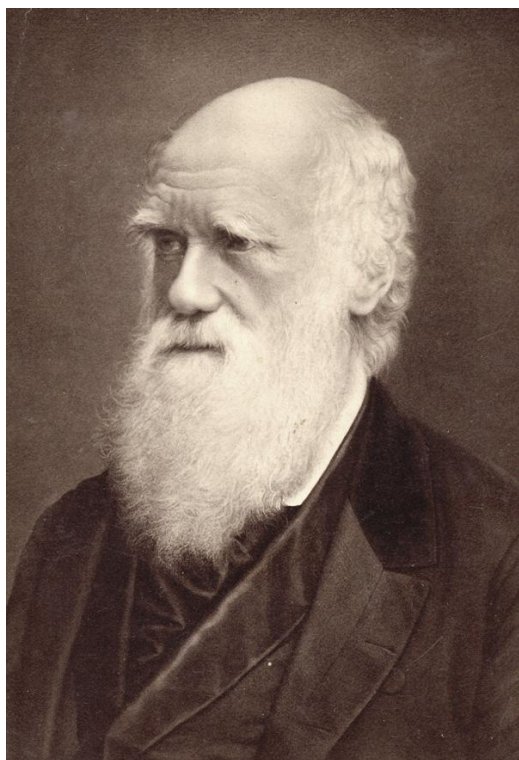
Исследования сравнительной эмбриологии *Карла Бэра* (1792-1876) привели к мысли о единстве происхождения хордовых животных: на ранних стадиях развития зародыши животных, относящиеся к разным классам, обнаруживали поразительное сходство в строении.

*Теодор Шванн* (1810-1882) совместно с *Маттиасом Шлейденем* (1804-1881) и *Рудольфом Вирховым* (1821-1902) сформулировали клеточную теорию о единстве происхождения растительного и животного мира.

*Иммануил Кант* (1724-1804) заложил основы представлений о возможности эволюции космических тел.

*Йёнс Якоб Берцелиус* (1779-1848) доказал, что все животные и растения состоят из тех же элементов, которые встречаются в неживой природе.

Эти, а также выше описанные научные гипотезы и факты, никак не согласовывались с учением о неизменности органического мира и ждали научного объяснения.



Чарльз Роберт Дарвин  
(1809 – 1882)

*Чарльз Роберт Дарвин* родился 12 февраля 1809 года в Шрюсбери и закончил свой жизненный путь 19 апреля 1882 году в Дауне (похоронен в Вестминстерском аббатстве в Лондоне). Его мать Сюзанна происходила из богатой семьи Веджвудов, производителей одноимённого фарфора. Его отец Роберт Уоринг Дарвин был состоятельным врачом, а его дед Эразм Дарвин – известным натуралистом.

Уже в ранней юности Чарльз интересовался природой и увлекался коллекционированием растений, раковин и т.д. В 1825-1827 годах он изучал медицину в

Эдинбургском университете, а в 1827-1831 годах – теологию в Кембридже, где в 1831 году ему была присуждена степень бакалавра. Натуралистическое образование Дарвин получил самостоятельно под общим руководством ботаника и минералога *Джона Генсло* (1796-1861) и геолога *Адама Седжвика* (1785-1873).

Поворотным пунктом в его жизни стало кругосветное путешествие (1831-1836) на исследовательском судне «Бигль».

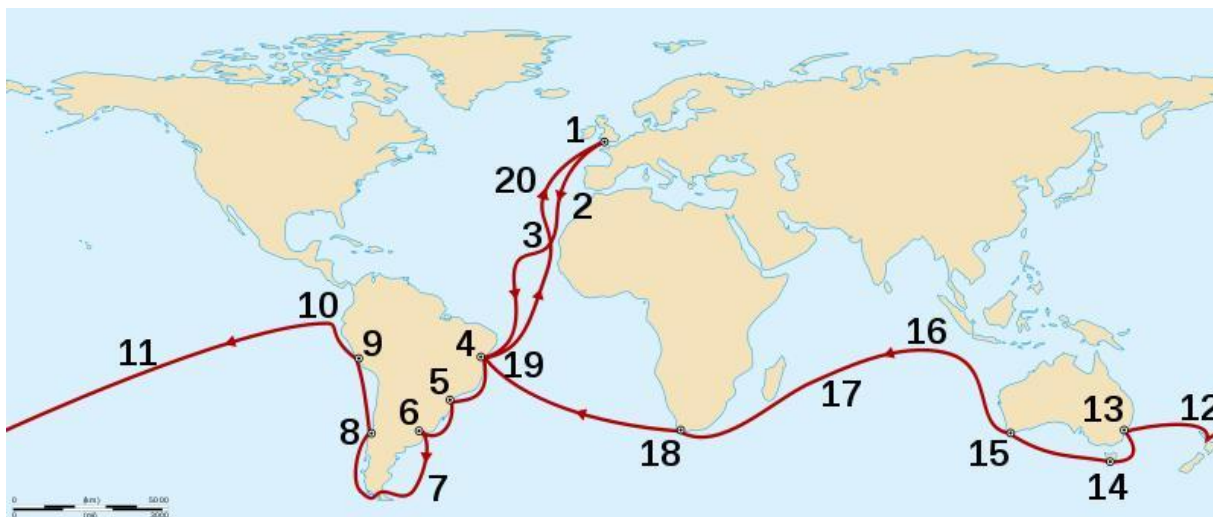
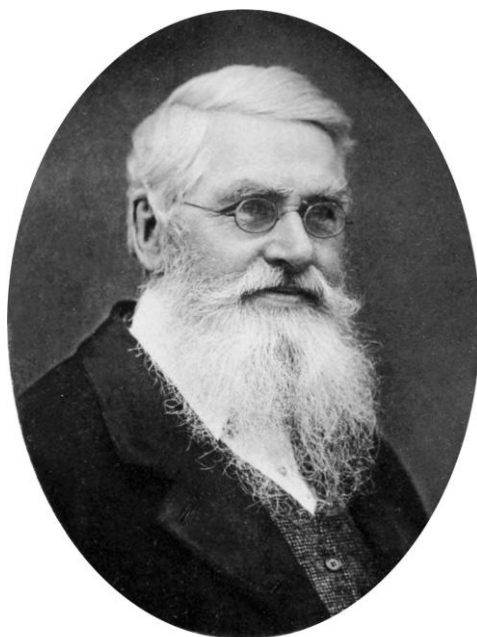


Рис.1. Маршрут кругосветного путешествия корабля «Бигль»

Главной задачей экспедиции было уточнение карт побережья Южной Америки. Дарвин очень продуктивно использовал эти пять лет. Он собирал различные коллекции как ныне живущих, так и ископаемых организмов и провёл множество геологических наблюдений. Знакомство и исследование фауны Южной Америки не могло не привести на мысль о том, что этот континент в течение долгого времени был изолирован от Северной Америки и что эта изоляция существенно повлияла на протекание эволюционного процесса у разных представителей южноамериканской фауны. С эволюцией в пространстве в ещё большей степени Дарвин познакомился на Галапагосских островах, где он смог наблюдать дивергенцию, как гигантских сухопутных черепах, так и выюлков. Континентальная разновозрастная фауна Южной Америки и островная фауна Галапагоса стали теми отправными точками, с которых и началось формирование эволюционных взглядов Дарвина.

После возвращения Дарвин начал сортировать свои коллекции и рассылать их различным специалистам. Научная обработка этого огромного материала стала основным занятием Дарвина на несколько лет. За короткое время он стал известным натуралистом. В 1838 году Дарвин знакомится с демографической работой *Томаса Мальтуса* «Опыт о законе народонаселения» (1798). В данном труде автор подчёркивает, что человеческое население возрастает в геометрической прогрессии, тогда как производство пищи – только в арифметической; в результате происходит перенаселение и возрастает недостаток средств существования. Из модели Мальтуса Дарвин извлёк концепцию *борьбы за существование*, перенёс её на биологические объекты и сделал её краеугольным камнем своей теории эволюции. Вымирание неприспособленных при выживании приспособленных лежит в основе сформулированного Дарвином принципа *естественного отбора*.

Набросав в рукописи в 1842 году первый вариант теории естественного отбора и написав в 1844 году её расширенное изложение, Дарвин приступил к сбору материалов для будущего полного труда по эволюции. В 1854-1855



Альфред Рассел Уоллес  
(1823-1913)

гг. Дарвин вплотную приступает к работе над теорией происхождения видов. Он модифицировал и улучшил её, а по многим пунктам провёл многочисленные специальные исследования.

Работа ещё не была закончена, когда 18 июня 1858 года Дарвин получил от молодого английского зоолога и биогеографа *Альфреда Рассела Уоллеса* (1823-1913) рукопись статьи, в которой, независимо от Дарвина, были изложены основные идеи теории естественного отбора. Дарвин, прислушившись к советам своих

коллег Чарлза Лайеля и *Джозефа Гукера* (1817-1911), написал «краткое извлечение» из задуманного труда. На заседании Линнеевского общества 1 июля 1858 года была представлена рукопись Уоллеса вместе с выдержками из рукописей Дарвина (1844) и отрывки из письма Дарвина американскому ботанику *Аза Грею* (1857), где были изложены основные эволюционные взгляды Дарвина. Оба труда – «Извлечение» Дарвина и статья Уоллеса впоследствии были опубликованы в одном томе трудов Линнеевского общества.

24 ноября 1959 года выходит в свет работа Чарльза Дарвина «Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Она сразу же привлекла к себе всеобщее внимание и имела редкий для научной книги коммерческий успех.

Суть дарвиновской теории механизма эволюции сводилась к следующему:

1. У особей в пределах каждого отдельного вида наблюдается значительная, но непрерывная *изменчивость* по морфологическим и физиологическим признакам;
2. эта изменчивость возникает случайным образом и *наследуется*;
3. популяции животных и растений обладают значительной способностью к увеличению;
4. однако необходимые им ресурсы ограничены, и поэтому между особями данной популяции возникает *борьба за существование*;
5. в этой борьбе выживают наиболее приспособленные особи, которые оставляют потомков, обладающих теми же самыми признаками;
6. в результате такого *естественного отбора* наиболее приспособленных особей представители данного вида становятся всё лучше и лучше адаптированными к окружающим условиям.

В 1871 году, когда дарвинизм был уже принят в качестве естественнонаучной концепции ведущими учёными мира, выходит книга

Дарвина «*Происхождение человека и половой отбор*», в которой показано не только несомненное сходство, но и родство человека и человекообразных обезьян. Происхождение человека от животных доказывалось и в следующей работе Дарвина «*Выражение эмоций у человека и животных*» (1872).

В заключение необходимо отметить, что историческая заслуга Дарвина состоит не в том, что он выдвинул принцип органической эволюции (об этом писали за тысячи лет до него), а в том, что он вместе с Альфредом Уоллесом (и оба независимо друг от друга) вскрыл движущий фактор эволюции – естественный отбор.

### **1.8 Кризис классического дарвинизма**

Несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством учёных, многие ведущие биологи либо не приняли, либо принимали учение об эволюции путём естественного отбора с оговорками, либо выдвигали серьёзные возражения. Этому в немалой степени способствовало то, что взгляды Дарвина встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Дарвин), возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения также, на первый взгляд было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений.

Вскоре после выхода «*Происхождения видов...*» шотландский инженер и математик Флеминг Дженкин в 1867 г. выдвинул самое серьёзное возражение против дарвинизма: если отбор оставляет в живых тех особей, которые лишь незначительно отличаются от других, то уже при следующем скрещивании наступит «поглощение» новых признаков, так как партнёр по скрещиванию, вероятнее всего, не имеет этого нового свойства. Произойдёт «растворение» признаков в потомстве. Теории отбора не хватало положения о дискретности наследования признаков. Но, как мы знаем теперь, это единственное серьёзное возражение против теории отбора оказалось несостоятельным, поскольку в природе не наблюдается «растворения»

признаков в силу дискретности и высокой стабильности наследственных изменений.

Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики, и тому было несколько причин:

1. гипотеза «пангенезиса<sup>3</sup>», предложенная Ч. Дарвином для объяснения наследования признаков оказалась несостоятельной;
2. работы *В. Иоганнсена*, 1903 показали неэффективность отбора в «чистых линиях» (в потомстве одного самоопыляющегося растения, состоящего из гомозиготных по данному признаку особей);
3. открытие скачкообразного (мутационного) изменения многих признаков и свойств (*Коржинский* 1899, *Г. де Фриз* 1901-1903) на первый взгляд противоречило положению Дарвина о том, что «природа не делает скачков».

Причиной указанных трудностей дарвинизма было отсутствие достаточно строгих доказательств наследственной изменчивости. Такие достижения генетики, как мутационная теория, учение о чистых линиях и принцип корпускулярной наследственности поначалу использовались для обоснования антидарвиновских взглядов. Генетики того времени вместо расплывчатых представлений Ч. Дарвина и его сторонников о наследственности пытались предложить твёрдые законы и основанные на экспериментах гипотезы. Сторонники же взглядов Ч. Дарвина предпринимали безуспешные попытки опровергнуть ранних генетиков. Это и было причиной конфликта.

## 1.9 Формирование синтетической теории эволюции

Знаменательным событием в истории развития эволюционного учения стал 1926 год – год появления работы *Сергея Сергеевича Четверикова* «О

---

<sup>3</sup> Пангенезис – гипотеза Ч. Дарвина (1868) о механизме воспроизведения в потомстве признаков предыдущих поколений. Согласно данной гипотезе все клетки организма выделяют мельчайшие частицы геммулы, которые скапливаются в половых органах и образуют половые клетки; за счёт этого и происходит наследование признаков, в том числе и приобретённых.



*некоторых моментах эволюционного учения с точки зрения современной генетики»,* давшей начало синтеза генетики и классического дарвинизма.

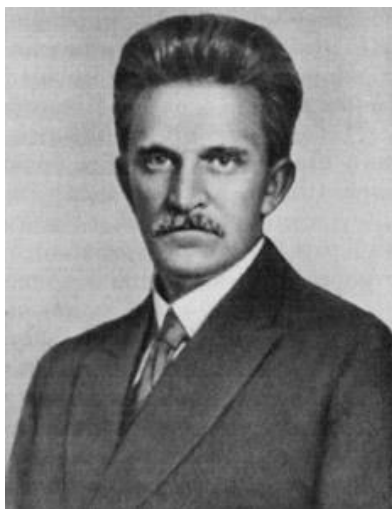


Сергей Сергеевич  
Четвериков (1880-1959)

В этой работе Четвериков показал, что:

1. мутационный процесс происходит в природных популяциях (что тогда было совсем не очевидно);
2. большинство вновь возникших мутаций понижает жизнеспособность, хотя изредка возникают и мутации, повышающие такую;
3. в условиях свободного скрещивания вид достаточно устойчив и сохраняет исходное соотношение частот аллелей, а каждая рецессивная мутация «впитывается видом в гетерозиготном состоянии» и при отсутствии отбора может сохраняться в том же соотношении неограниченно долго;
4. гетерозиготность по разным аллелям разных генов «пропитывает вид во всех направлениях»;
5. по мере старения вида в нём накапливается всё большее число мутаций, при этом признаки вида расшатываются;
6. генетическая изменчивость проявляется наиболее сильно, когда многочисленный вид распадается на ряд небольших изолированных колоний;
7. естественный отбор является антагонистом свободного скрещивания – панмиксии;
8. отбор, как и свободное скрещивание, ведёт к накоплению рецессивных аллелей в гетерозиготном состоянии;
9. отбор отбирает не только отдельный ген, контролирующий отдельный признак, но и, благодаря множественности (плейотропности) действия генов, влияет на всё генное окружение отбираемого гена;

10. приспособительная эволюция без изоляции ведёт к полной трансформации вида, но не может привести к его распадению на два вида.



Юрий Александрович  
Филипченко  
(1882-1930)

Ленинградский генетик *Юрий Александрович Филипченко* в 1927 году предложил разделить эволюцию на два процесса – *микроэволюцию*, то есть дивергенцию от популяционного до видового уровня, и *макроэволюцию*, то есть дивергенцию на уровне выше вида. Термины Ю.А. Филипченко «микроэволюция» и «макроэволюция» широко пропагандировались на Западе *Феодосием Григорьевичем Добржанским* и *Николаем Владимировичем Тимофеевым-Ресовским* (1900-1981).

Проведённые в 1928-1930 годах исследования *Рональда Фишера* (1890-1962), *Сьюэла Райта* (1889-1988), *Николая Петровича Дубинина* (1906-1998) и *Дмитрия Дмитриевича Ромашова* (1899-1963) показали, что в эволюции большую роль играет не только появление новых мутаций, но и изменение



Феодосий  
Григорьевич  
Добржанский  
(1900-1975)

частоты встречаемости существующих аллелей гена благодаря случайным процессам, которые впоследствии были названы «*дейфом генов*» или «*генетико-автоматическими процессами*».

Одной из важнейших работ стала книга «*Генетика и происхождение видов*» (1937) русско-американского генетика *Ф. Г. Добржанского*, в которой продемонстрирована возможность приложения популяционно-генетических данных к решению проблемы видообразования. В этом труде он сформулировал представление о системе

«изолирующих механизмов эволюции» - тех барьеров, которые обеспечивают, с одной стороны, обособленность одного вида от другого, а с другой – способствуют поддержанию генетического единства вида как целого. В этой же книге было введено в широкий научный оборот полузабытое к тому времени правило Харди-Вайнберга.



Николай Владимирович  
Тимофеев-Ресовский  
(1900-1981)

В 1939-1943 годах Тимофеев-Ресовский предложил выделять элементарные эволюционные акты: элементарный эволюционный материал (мутация), элементарное эволюционное явление (изменение генотипического состава популяции), элементарную единицу эволюции (популяция).

В 1942 году появились две работы, в которых также обосновывались принципы синтетического дарвинизма – «Систематика и происхождение видов» немецко-американского орнитолога Эрнста Майра (1904-2005) и «Эволюция. Современный синтез» Джулиана Хаксли (1887-1975). В данной сводке Дж. Хаксли сумел соединить результаты исследований в области популяционной биологии, генетики, систематики, эмбриологии с дарвиновской теорией естественного отбора и концепцией генетического дрейфа. Вследствие такого синтеза Хаксли предложил назвать современную теорию эволюции - «синтетической».

В 1944 году к ним прибавился труд «Темпы и формы эволюции групп» американского палеонтолога Джорджа Гейлорда Симпсона (1902-1984). Международное значение приобрела публикация Ивана Ивановича Шмальгаузена (1884-1963) «Факторы эволюции» (1946), которая была вскоре переведена на английский язык (1949). И, наконец, в 1950 была опубликована

книга «*Изменчивость и эволюция растений*» американского ботаника Джорджа Ледьяра Стеббинса (1906-2000).

Основные положения синтетической теории эволюции (СТЭ):

1. Материалом для эволюции служат, как правило, очень мелкие, однако дискретные изменения наследственности – мутации. Мутационная изменчивость поставляет материал для отбора, и она носит случайный характер.
2. Ведущим движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе случайных или мелких мутаций.
3. Наименьшая эволюционная единица – популяция, а не особь.
4. Эволюция в основном носит дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких дочерних таксонов, но каждый вид имеет единственный предковый вид, единственную предковую популяцию.
5. Эволюция носит постепенный и длительный характер. Видообразование мыслится как поэтапная смена одних временных популяций чередой последующих временных популяций.
6. Вид состоит из множества соподчинённых морфологически, физиологически и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов, популяций.
7. Обмен аллелями возможен только лишь внутри вида. Если мутация имеет положительную селективную ценность на территории всего ареала вида, то она может распространяться по всем его популяциям и подвидам. Вид – генетически целостная и изолированная система.
8. Макроэволюция идёт обычно путём микроэволюции.
9. Эволюция непредсказуема; она не направлена к некой конечной цели, т.е. носит нефиналистический характер.

## Сравнительная характеристика теории Ч. Дарвина и СТЭ

<i>Критерии</i>	<i>Эволюционное учение Ч. Дарвина</i>	<i>Синтетическая теория эволюции</i>
Единица эволюции	вид	популяция
Факторы эволюции	наследственность, изменчивость, борьба за существование, естественный отбор	мутационная и комбинативная изменчивость, популяционные волны, дрейф генов, изоляция, естественный отбор
Движущий фактор	естественный отбор	
Содержание термина «естественный отбор»	выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных форм	избирательное воспроизводство генотипов
Формы естественного отбора	движущий (половой, как разновидность движущего)	движущий, стабилизирующий, дизруптивный
Результаты эволюции	повышение приспособленности организмов к условиям среды, повышение уровня организации живых существ, многообразие видов	

## 1.10 Дальнейшее развитие эволюционной теории в XX веке

Начиная с открытия структуры ДНК Джеймсом Уотсоном и Фрэнсисом Криком (1953) идёт быстрое развитие молекулярной биологии.

Так как скорость эволюции организма в некоторых ветвях гоминид превышает скорость эволюции белков, то было высказано предположение о большей эволюционной лабильности регуляторных генов, в отличие от структурных. Однако, мутации в каждом из этих типов генов имеют существенное значение для эволюции. Было показано, что различия между близкими видами часто основаны на дупликации генов. Было открыто явление трансдукции – переноса генов от одной бактерии к другой посредством вирусов, тем самым показано, что некоторые признаки могут передаваться в процессе эволюции у прокариот не только в чреде поколений («вертикально»), но и «горизонтально», от особи к особи.

Каждая из таких находок вначале трактовалась как противоречащая дарвинизму и отвергающая его. Но во всех без исключения случаях оказывалось, что молекулярная биология (как в своё время и генетика) отлично дополняет и, ни в коей мере не отменяет дарвиновское объяснение эволюции и естественный отбор как единственный направленный фактор.

В 1968 японец Мотоо Кимура представил свою теорию молекулярной эволюции, согласно которой большинство генетических изменений несут нейтральный характер по отношению к естественному отбору, что делало дрейф генов главным фактором эволюции. Понятие «нейтральный» в данном контексте означает то, что мутировавшие формы не отличаются от первоначальных форм в отношении выживания и успеха в размножении. Теория Кимуры базировалась на популяционной генетике 1930-х годов (Фишер, Холдейн и Райт) и на данных молекулярной биологии. Впоследствии, сведения о нейтральных мутациях были также включены в синтетическую теорию эволюции. Её сторонники сочли, что эти мутации повышают генетическую изменчивость и таким образом через какое-то время в связи с последующими мутациями могут давать селективное преимущество.

## 2. УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Микроэволюция изучает факторы и механизмы внутривидовой дифференцировки, завершающиеся видообразованием.

Микроэволюция – эволюционные изменения, которые идут внутри вида и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием.

### 2.1 Популяция – элементарная единица эволюции

*Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определённое пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.*

Популяция – самая мелкая, элементарная группа особей из тех, которым присуща эволюция. Вид, подвид, группы из нескольких близких популяций тоже обладают собственной эволюционной судьбой, но они не являются элементарными (в значении неделимости) единицами эволюции. Любые изменения отдельных особей ни к каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут: индивидуально и дискретно возникающее изменение должно стать групповым, подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов. Это возможно лишь в рамках популяции как длительно существующей, организованной группы особей, той группы, которая нерасчленима без утраты её целостности и других свойств (и в этом смысле элементарна) и обладает собственной эволюционной судьбой. Ни особь, ни близкородственные совокупности особей (семья, дём и другие подразделения) не могут быть элементарными эволюционными единицами. Эволюционируют не особи, а группы особей. И популяция – самая мелкая из групп, способных к самостоятельной эволюции, элементарная эволюционная единица. Особь в популяции – объект действия главного эволюционного фактора – отбора, а вид – основной и качественный этап эволюционного процесса.

## 2.2 Генетическая структура популяции. Закон Харди – Вайнберга

Изучение генетической структуры популяций связано с выяснением генотипического состава, то есть с определением частот генотипов и аллелей. Частота генотипов определяется в процентах или долях единицы особей определённого генотипа по отношению ко всем изученным особям. Эта закономерность была установлена в 1908 году независимо друг от друга английским математиком *Годфри Харди* и немецким врачом-генетиком *Вильгельмом Вайнбергом*. Формулировка закона Харди – Вайнберга следующая:

*«В популяции из бесконечно большого числа свободно скрещивающихся особей, в отсутствии мутаций, избирательной миграции организмов с различными генотипами и давления естественного отбора первоначальные частоты аллелей сохраняются из поколения в поколение».*

Данный закон справедлив, если соблюдаются следующие условия:

1. популяция должна быть велика;
2. в популяции особи свободно скрещиваются (панмиксия);
3. отсутствует давление отбора на данные признаки;
4. отсутствуют мутации этих генов;
5. нет миграций новых генотипов в популяцию или из популяции.

Изучение любой популяции начинается с описания фенотипов и генотипов особей. Эволюционные процессы в популяции происходят в результате изменения частот аллелей (генов) и генотипов.

Если принять, что у одного гена существует лишь два аллеля, то возможно наличие трёх генотипов: AA, Aa, aa.

Проследим за поведением в популяции двух аллелей «А» и «а», имеющих произвольные частоты соответственно  $p$  и  $q$ .

Сумма частот всех аллелей равна единице или 100%:  $p+q=1$ ,  
 $p_A + q_a$  – генофонд яйцеклетки;  
 $p_A + q_a$  – генофонд сперматозоида

Таким образом,  $(p+q) \times (p+q) = (p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$ ,



где  $p^2$ - частота генотипа AA,  $2pq$  - частота генотипа Aa и  $q^2$ - частота генотипа aa.

Зная численность особей с соответствующими генотипами (обозначим их -  $n_1$ ,  $n_2$ ,  $n_3$ , а их суммарную численность N), можно вычислить частоты генотипов  $AA = n_1/N$ ;  $Aa = n_2/N$ ;  $aa = n_3/N$ , которые составляют долю от общего числа генотипов.

Поскольку доминантный аллель “А” входит в состав гомозигот и гетерозигот, его частота “р” равна

$$p = (n_1 + 1/2n_2) / N .$$

$$\text{Частота аллеля «а» равна } q = (1/2 n_2 + n_3) / N.$$

Очевидно, что популяций, удовлетворяющих условиям этого закона в течение длительного времени, в природе не существует. На популяцию всегда действуют внешние и внутренние факторы, которые приводят к нарушению генетического равновесия. Процесс, в результате которого происходит длительное и направленное изменение генотипического состава популяции, её генофонда, получил название *элементарного эволюционного явления (процесса)*. Эволюционный процесс невозможен без изменения генофонда популяции.

Генетическую структуру популяции изменяют следующие факторы:

1. мутации;
2. неслучайное скрещивание;
3. неравная жизнеспособность особей;
4. миграции;
5. дрейф генов.

Закон Харди – Вайнберга также используется для вычисления частот генотипов и фенотипов в популяциях человека. На нем основан популяционный метод изучения наследственности человека.

### 2.3 Вид и критерии вида

Микроэволюционные процессы, протекающие в популяциях, могут приводить к возникновению новых видов – центральному и важнейшему этапу эволюции живого на Земле.

*Вид – это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и объединенных возможностью скрещивания друг с другом, формирующих систему популяции, которые образуют общий ареал; в природных популяциях виды обычно отделены друг от друга и представляют генетически устойчивые системы.*

Вид рассматривается как качественный этап эволюционного процесса, потому что это наименьшая неделимая генетически устойчивая система в живой природе. Основным биологическим смыслом вида состоит в том, что он образует защищенный генофонд благодаря развитию разнообразных изолирующих механизмов, защищающих его от возможного потока генов из других генофондов.

Выделяют следующие критерии для выделения видов:

1. Морфологический – сходство внешнего и внутреннего строения особей одного вида (окраска организма, размеры, масса и т.п.). Но в ряде случаев существует глубокое морфологическое сходство разных видов (видов-двойников). Например, малярийный комар (*Anopheles maculipennis*) в одних регионах предпочитает кормиться на человеке, а в других – исключительно на домашних животных; в одних районах он размножается в солоноватой воде, в других – только в пресной и т.д. Изучение показало, что существует не один, а шесть видов-двойников. Внешне они почти неразличимы, известные пока различия касаются особенностей структуры яиц, числа и ветвистости щетинок у личинок. Таким образом, одного морфологического критерия не может быть достаточно для разделения видов.
2. Физиологический – сходство всех жизненных процессов у особей одного вида. Тем не менее, известны случаи значительной

внутривидовой изменчивости. Так, только у собак породы далматин обнаружено повышенное выделение мочевой кислоты в мочу (выделение мочевой кислоты, а не аллантаина характерно лишь для высших приматов). Из этого примера видно, что физиологический признак, свойственный подотряду, может оказаться нехарактерным для группы популяций одного из видов, входящих в этот подотряд.

3. Биохимический – сходство химического состава и биохимических реакций у особей одного вида. Однако, известно, что биосинтез одних и тех же аминокислот (гистидина и аргинина) может осуществляться одинаковым путём у столь далёких организмов как кишечная палочка (*Escherichia coli*) и нейроспора густая (*Neurospora crassa*), а синтез лизина может осуществляться различными путями даже среди очень близких видов животных.
4. Географический – вид занимает определённую географическую область (ареал). Однако существуют причины, по которым географический критерий не может считаться достаточно универсальным для характеристики вида видов в природе. Во-первых, существуют виды с практически совпадающими ареалами. Например, ареал кедрового стланика (*Pinus pumila*) совпадает с ареалами берёзы Миддендорфа (*Betula middendorffii*), даурской лиственницы (*Larix daurica*) и душистого тополя (*Populus suaveolens*). Во-вторых, для видов-космополитов, ареал которых охватывает огромные пространства (некоторые виды дрозофил) характеристика ареала как видового признака теряет смысл. В третьих, определённость ареала отсутствует у некоторых быстро расселяющихся видов, поскольку очертания ареала у них изменяются очень быстро и непредсказуемо (домовая муха, городской воробей и т.д.). Поэтому и географический критерий не может служить универсальным признаком вида.
5. Экологический – каждый вид занимает собственную экологическую нишу. В природе нет двух видов с одинаковым набором адаптаций:

это разнообразие адаптаций делает каждый вид уникальным и определяет возможность формирования каждым видом своей экологической ниши<sup>4</sup> как суммы экологических ниш отдельных, составляющих вид популяций.

6. Эволюционный (исторический) – каждый вид имеет собственную историю возникновения и развития. Единство и эволюционная «судьба» вида определяют его специфическое место в биогеоценозах.
7. Генетический – отражает сходство числа и структуры хромосом каждого вида. Основным критерий вида заключается в его генетическом единстве. Единство вида как динамической системы в эволюции основано на возможности нивелировок различий, возникающих в популяциях путём скрещивания. Как бы ни были изолированы отдельные популяции и подвиды, поток генетической информации между ними всегда существует.

Надо отметить, что ни один из критериев не является абсолютным и определить вид можно только по совокупности всех критериев.

## 2.4 Пути и способы видообразования

Одна из центральных проблем эволюционной теории и популяционной биологии – это проблема происхождения видов. Дарвин дал своей знаменитой книге название «*О происхождении видов...*» (хотя он не разрешил эту проблему), и с тех пор вопрос о том, каким образом возникают новые виды, служит предметом многих научных дискуссий. В наши дни профессор Гарвардского университета Эрнст Майр достиг больших успехов в выяснении этой проблемы, однако ряд вопросов всё ещё остаются нерешёнными. Причина такого большого интереса к проблеме видообразования новых видов заключается в том, что этот процесс представляет собой один из решающих этапов эволюции.

---

<sup>4</sup> Экологическая ниша – по Ю. Одуму (1986), это «профессия вида в экосистеме», т.е. из какого сырья он производит органическое вещество, в какой части экосистемы он работает, каков его рабочий график и кто «принимает» его продукцию для дальнейшей переработки.

*Видообразование – это разделение во времени и пространстве прежде единого вида на два или несколько.*

Процесс видообразования обычно складывается из ряда последовательных этапов:

- 1) создание изменчивости по множественным генам;
- 2) образование нового сочетания аллелей;
- 3) закрепление этого нового сочетания аллелей в популяции;
- 4) защита нового сочетания аллелей механизмами репродуктивной изоляции.

В территориальном аспекте в пространстве новый вид может возникнуть из одной или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала исходного вида. Такое видообразование называется *аллопатрическим*. В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида; этот путь видообразования называется *симпатрическим*.

#### **2.4.1 Аллопатрическое видообразование**

В основе аллопатрического видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции, и этот путь видообразования всегда сравнительно медленный, происходящий на протяжении сотен тысяч поколений. Именно за такие длительные промежутки времени в изолированных частях населения вида вырабатываются те биологические особенности, которые приводят к репродуктивной самостоятельности даже при нарушении первичной изолирующей преграды.

Обычно новые виды возникают за счёт распада ареала родительского вида. При расселении исходного вида периферические популяции становятся родоначальниками новых видов.

Процесс аллопатрического видообразования складывается из четырёх стадий:

1. разделение исходного генофонда на две или более изолированные группы (изоляция);
2. независимая эволюция двух генофондов (дифференциация);
3. вторичное слияние;
4. конкуренция между новыми генофондами.

В качестве примера аллопатрического видообразования можно рассмотреть видообразование в цепи подвидов больших чаек. По побережьям Балтийского и Северного морей живут не скрещиваясь два вида крупных

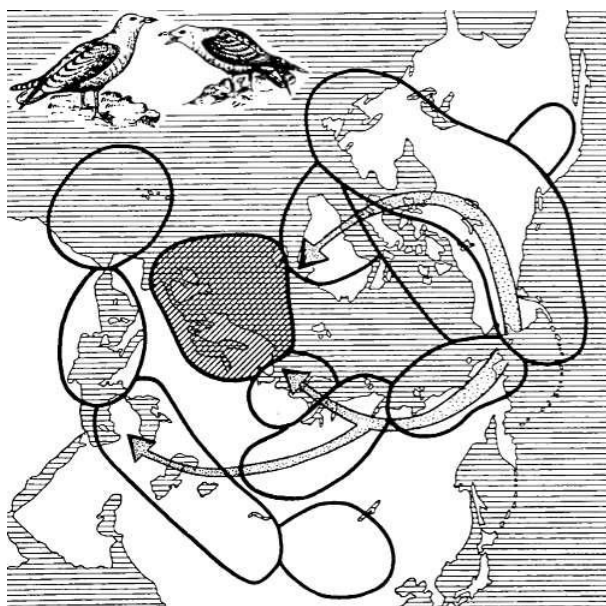


Рис.2. Цепь подвидов больших чаек:  
серебристая — клуша-хохотунья  
(*Larus argentatus*, *L. fuscus*)

чаек: серебристая чайка (*Larus argentatus*) и клуша-хохотунья (*Larus fuscus*).

Несколько сотен тысяч лет назад в районе современного Берингова пролива обитала предковая форма этих чаек. Впоследствии они начали распространяться на восток и запад, образовав к нашему времени две

непрерывные цепи подвидов. Особи всех соседних подвидов скрещиваются и дают плодовитое

потомство. В районе же Северного и Балтийского морей произошла встреча конечных звеньев восточной и западной цепи подвидов. Накопленные в процессе микроэволюции отдельных подвидов различия в биологии (особенности образа жизни, некоторые морфофизиологические особенности и т.п.) оказались достаточными для возникновения двух новых видов. Если по каким-либо причинам непрерывная цепь подвидов где-нибудь разорвётся, то возникнут два чётко различающихся вида. Сейчас же видообразование в этой группе чаек находится в процессе становления, давая нам возможность наблюдать эволюцию в действии. Сходный пример цепи подвидов, крайние

звенья которой могут быть названы видами, описан для грауса (*Lagopus scoticus*) и белой куропатки (*Lagopus lagopus*).

#### 2.4.2 Симпатрическое видообразование

Когда репродуктивная изоляция предшествует дифференциации и когда она возникает в пределах одной популяции или в пределах области распространения популяции, то имеет место симпатрическое видообразование.

При видообразовании симпатрическим путём новый вид возникает внутри ареала исходного вида. Особенность симпатрического пути видообразования – возникновение новых видов, морфофизиологически близких к исходному виду.

- 1) Первый способ симпатрического видообразования – возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа, например при *автополиплоидии*. Известны группы близких видов (обычно растений) с кратными числами хромосом. Так, например, в роде хризантем (*Chrysanthemum*) все формы имеют число хромосом кратное 9, 18, 27, 36, 45, ..., 90. В родах табака (*Nicotiana*) и картофеля (*Solanum*) основное, исходное, число хромосом равно 12, но имеются формы с 24, 48 и 72 хромосомами. В таких случаях можно предположить, что видообразование шло путём автополиплоидии – посредством удвоения, утроения, учетверения и т.д. основного набора хромосом предковых видов.
- 2) Второй способ симпатрического видообразования – путём гибридизации с последующим удвоением числа хромосом – *аллополиплоидия*. Например, культурная слива (*Prunus domestica*) возникла путём гибридизации тёрна (*Prunus spinosa*) с алычой (*Prunus divaricata*) с последующим удвоением числа хромосом. Некоторые виды пикульника, малины, брюквы ириса полыни – такие же аллополиплоиды гибридогенного происхождения.

3) Третьим способом симпатрического видообразования является возникновение новых форм в результате *сезонной изоляции*. Известно существование ярко выраженных сезонных рас у растений, например, у погремка *Alectorolophus major*, раннецветущие и позднецветущие формы которого полностью репродуктивно изолированы друг от друга, и, если условие отбора сохраняется, то лишь вопрос времени – когда эти формы приобретут ранг новых видов. Аналогично положение с яровыми и озимыми расами проходных рыб; возможно, что эти формы уже являются разными видами, очень схожими морфологически, но изолированными генетически (виды-двойники).

Если же говорить о животном мире, то наиболее хорошо известные примеры симпатрического видообразования относятся к насекомым, паразитирующим на растениях. Техасский биолог *Ги Баш*, подробно изучивший эту проблему, считает, что симпатрическое видообразование, возможно, происходит только у паразитических видов животных, потому что они обычно спариваются на хозяине. В данном случае репродуктивная изоляция может возникнуть в результате одного лишь перехода на новый вид хозяина. Популяции, оказавшейся на новом хозяине, надо теперь будет приспосабливаться к нему, что обычно влечёт за собой морфологические и физиологические изменения.

Согласно классификации Э. Майра, выделяют следующие способы видообразования:

1. дивергентное;
2. филетическое;
3. гибридогенное.

Рассмотрим каждое из них подробнее.

### **2.4.3 Дивергентное видообразование (кладогенез)**

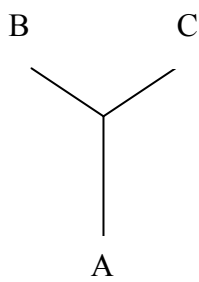
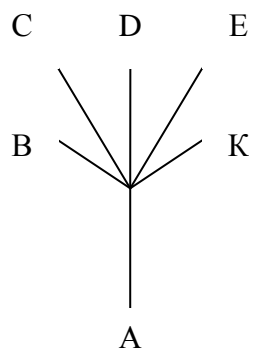
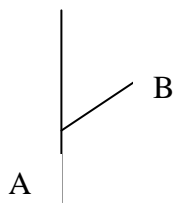
Заключается в расхождении признаков с образованием новых группировок особей внутри вида.



Первоначальным стимулом дивергенции является индивидуальная конкуренция между особями исходного вида, напряжённость этой конкуренции снижается по мере того, как вид расчленяется на внутривидовые группы меньшей численности, которые расходятся по разным экологическим нишам и расселяются в пространстве. В результате осуществляется распределение расходящихся групп соответственно тем условиям, к которым они в наибольшей степени адаптированы. Каждая группа занимает свою экологическую нишу, виды стабилизируются и процесс дивергентного видообразования прекращается.

Таблица 2

**Способы дивергентного видообразования**

Дихотомическое	Радиальное	С отщеплением
		

Ч. Дарвин считал этот тип видообразования самым распространённым. Примерами этого типа видообразования – возникновение новых видов в результате разделения единой предковой формы – являются возникновение нескольких видов сигов вокруг Ирландского моря и 14 видов дарвиновых вьюрков на Галапагосах.

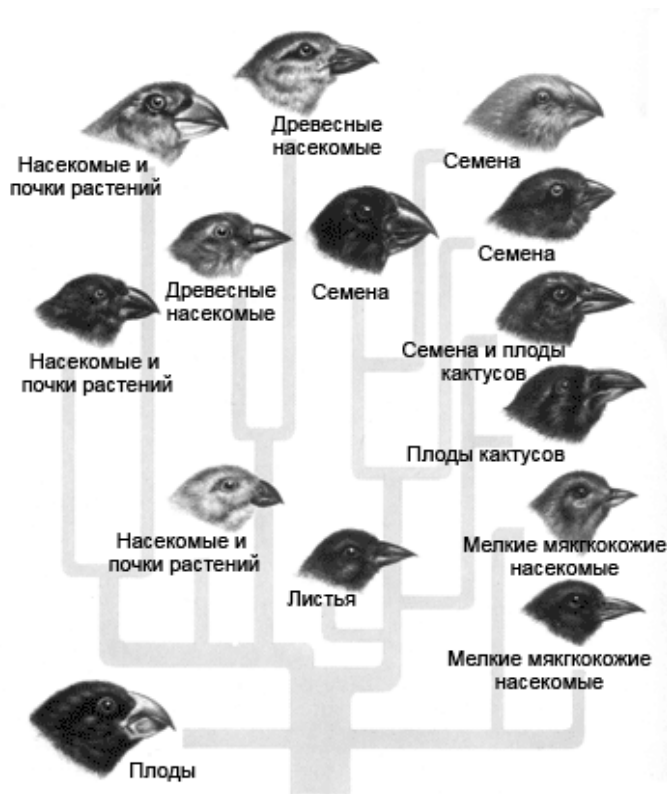


Рис.3. Схема дивергенции дарвиновых вьюрков в зависимости от типа питания

раскалывании орехов, тогда как птицы с острыми и тонкими клювами питаются нектаром.

На Галапагосских островах обитает 14 видов вьюрков (и еще один — на острове Кокос). Эти птицы размером с ладонь человека живут только на этих островах и произошли от общего материкового предка. Птицы отличаются друг от друга формой и размерами клюва, окраской перьев и издаваемыми звуками. Это позволяет им занимать различные экологические ниши.

Например, вьюрки с тупыми носами специализируются на

### 2.4.4 Филетическое видообразование

При филетическом видообразовании вид, весь в целом изменяясь в чреде поколений, превращается в новый вид, который можно выделить, сопоставляя морфологические характеристики этих групп.



Рис.4. Схема филетического видообразования, где А – исходный вид, В – новый вид

Филетическое видообразование включает *стазигенез* – развитие вида во времени с постепенным изменением одной и той же экологической ниши, и *анагенез* – развитие вида с приобретением каких-то новых принципиальных приспособлений, позволяющих ему образовывать совершенно новую, более широкую экологическую нишу. Ясно, что в этом случае возможно лишь сопоставление

морфологических характеристик, так как изучать результаты филетической эволюции можно лишь с привлечением палеонтологического материала.

Нужно отметить, что границы между отдельными видами в филетическом ряду форм провести невозможно — она всегда будет условной.

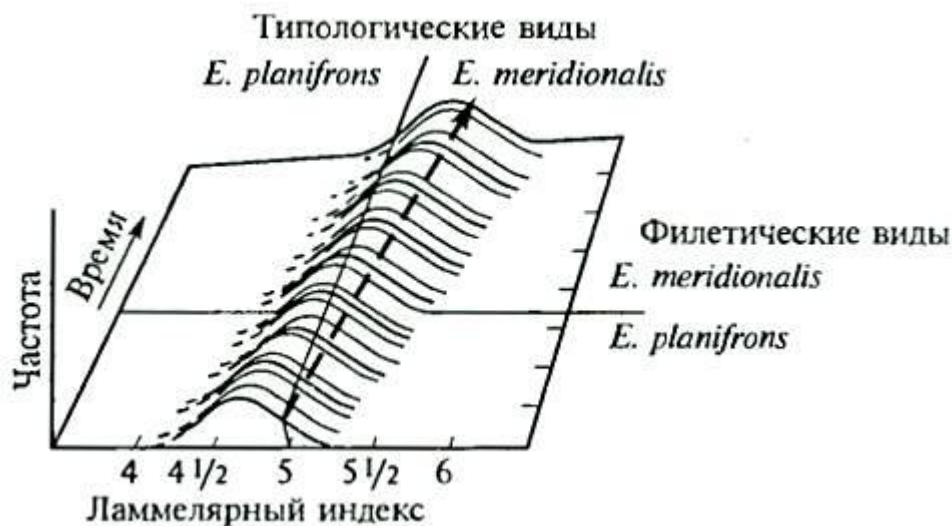
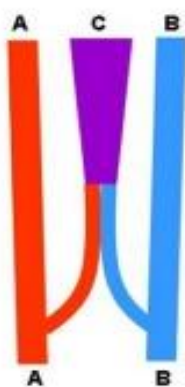


Рис.5. Пример филетического видообразования в ряду ископаемых европейских слонов (*Elephas planifrons* — *E. meridionalis*) по ламеллярному индексу (количеству эмали на зубах).

#### 2.4.5 Гибридогенное видообразование (сингенез)



Это видообразование, связанное с гибридизацией. Гибридизация двух видов приводит к появлению третьего нового вида. Данный тип видообразования обычен у растений: по некоторым данным, более 50% видов растений представляют собой гибридогенные формы.

Но далеко не всякая гибридизация может породить новый вид. В подавляющем большинстве возникают лишь

Рис.6. Схема гибридогенного видообразования, где А и В – исходные виды, С – новый вид

отдельные гибридные особи, которые либо остаются стерильными, либо не выдерживают конкуренции с особями породивших их видов и быстро исчезают из популяции. Только

интрогрессивная гибридизация, происходящая не между единичными особями, а более или менее массовая, может с течением времени и при некоторых условиях привести к зарождению гибридного вида.

Во флоре России интрогрессивная гибридизация происходит между даурской (*Larix gmelinii*) и сибирской (*Larix sibirica*) лиственницами, между европейской (*Picea abies*) и сибирской (*Picea obovata*) елями.

## **2.5 Элементарные эволюционные факторы**

Известно, что бесконечно большая панмиктическая популяция, содержащая в определённых количественных соотношениях ряд различных менделирующих факторов, быстро стабилизируется по количественным соотношениям содержащихся в ней генов. Для того чтобы эти количественные соотношения генов изменились, на популяцию должны оказывать давление определённые факторы.

*События и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций, приводящие к изменению их генофондов, называются элементарными эволюционными факторами.* К ним относятся мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор и дрейф генов.

### **2.5.1 Мутационный процесс**

*Мутации – это изменение в последовательности, типе или числе нуклеотидов в молекуле ДНК, составляющей основную часть хромосомы.* Изменение может быть очень небольшим, затрагивающим лишь одну пару нуклеотидов, или же очень крупным и меняющим целый участок хромосомы или даже всю хромосому.

Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особи неблагоприятное действие, однако, будучи рецессивными, мутантные аллели обычно присутствуют в генофондах популяций в гетерозиготных по соответствующему локусу генотипах. Благодаря этому достигается тройственный положительный результат:

1. исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном;
2. путём сохранения аллелей, не имеющих приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но могущих приобрести такую ценность в будущем или при освоении новых экологических ниш, создаётся резерв наследственной изменчивости;
3. благодаря явлению гетерозиса многие мутации, неблагоприятные по их прямому фенотипическому выражению, в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов.

Мутации составляют генетический груз популяций человека:

- 1) *Сегрегационный груз* – рецессивно передающиеся мутантные признаки, к которым относятся наследственные дефекты ферментов (фенилкетонурия, галактоземия, муковисцидоз).
- 2) *Мутационный груз* – доминантные мутации, появляющиеся в каждом поколении заново (ахондроплазия).

Мутационный груз в современных популяциях человека имеет тенденцию к значительному росту. Это неблагоприятный генетический процесс, который может привести популяцию к вырождению.

Эволюционное значение мутационного процесса определяется тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций. Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный элементарный эволюционный материал, который используется в процессе видообразования как основа действия других элементарных эволюционных факторов.

Таким образом, мутационный процесс является лишь фактором-поставщиком элементарного эволюционного материала. Его давление на природные популяции всегда существует и поддерживает на высоком уровне гетерогенность этих популяций. В то же время по всем своим основным

свойствам мутационный процесс является фактором, не способным оказывать направляющее влияние на процесс эволюции.

### 2.5.2 Популяционные волны

Следующий элементарный эволюционный фактор, который может быть назван «популяционные волны», имеет совершенно иную природу, нежели мутационный процесс; в то же время, подобно мутационному процессу, он по природе своей статистичен.

*Популяционными волнами, или «волнами жизни» (С.С. Четвериков) называют периодические или аperiodические колебания численности организмов в природных популяциях.*

Ещё в 1905 году С.С. Четвериков опубликовал чрезвычайно интересную работу под заглавием «Волны жизни». В этой работе им было показано, что у всех живых организмов все популяции всегда подвержены количественной флуктуации численности входящих в них особей. Характер, причины и размах таких колебаний численности могут быть очень различными. Существенно лишь то, что в данном случае идёт речь о флуктуациях, т.е. колебаниях в положительную и отрицательную стороны, сменяющих одна другую более менее регулярно, а не о постоянных, векторизованных процессах.

Выделяют следующие типы популяционных волн:

1. Периодические колебания численности короткоживущих организмов характерны для большинства насекомых, однолетних растений, большинства грибов и микроорганизмов. В наиболее простом виде это сезонные колебания численности.
2. Непериодические колебания численности, зависящие от сложного сочетания различных факторов. В первую очередь они зависят от благоприятных для данного вида (популяции) отношений в пищевых цепях: ослабления пресса хищников для популяций жертв или, например, увеличение кормовых ресурсов для популяции хищников.

3. Вспышки численности видов в районах, где отсутствуют их естественные враги. Примерами колебаний численности служат кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея и ондатра в Евразии.

4. Резкие неперiodические колебания численности, связанные с природными катастрофами (разрушение биогеоценозов или целых ландшафтов). Например, на пожарищах хорошо известны вспышки численности иван-чая (*Epilobium angustifolium*) и связанного с ним сообщества насекомых.

Популяционные волны, встречающиеся во всех популяциях любых живых организмов, имеют двойное эволюционное значение.

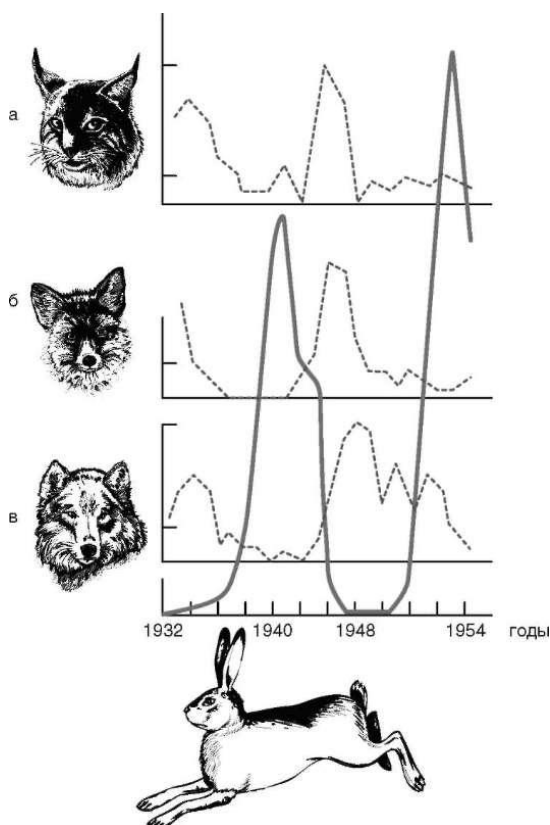


Рис.7. Колебания численности особей в популяциях жертвы (заяц-беляк, сплошная линия) и хищников (а - рыси; б - лисицы; в - волка).

Во-первых, волны жизни могут как бы подставлять под действие естественного отбора все редко встречающиеся в популяциях мутации или устранять уже довольно обычные варианты. Во-вторых, популяционные волны могут изменять концентрацию разных мутаций и генотипов в

популяции, способствуя «выходу» некоторых из них на эволюционную арену.

Таким образом, *популяционные волны являются поставщиком эволюционного материала.*

Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии ещё не могут обеспечить протекание эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Один из них – изоляция.

### 2.5.3 Изоляция

*Изоляция – возникновение любых барьеров, ограничивающих панмиксию.* Значение изоляции в процессе эволюции сводится к нарушению свободного скрещивания, что ведёт к увеличению и закреплению различий между популяциями. Без такого закрепления эволюционных различий невозможно никакое формообразование.

В природе существует пространственная и биологическая изоляция.

Пространственная изоляция может существовать в разных формах: водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, а барьеры суши изолируют население видов-гидробионтов; возвышенности изолируют равнинные популяции, а равнины – горные популяции. В качестве классического примера можно привести пример разорванного ареала голубой сороки в Палеарктике.

В настоящее время в связи с деятельностью человека в биосфере всё чаще и чаще возникает подобная пространственная изоляция отдельных популяций внутри многих видов. Типичным примером стало возникновение в Евразии к началу XX века разорванного ареала у соболя (*Martes zibellina*) – результат интенсивного промысла. Обычно быстрое возникновение подобного разорванного ареала служит опасным симптомом возможного исчезновения вида.



Биологическую изоляцию можно подразделить на три основные формы:

1. эколого-этологическую
2. морфологическую
3. генетическую

К *эколого-этологическим* формам изоляции можно отнести все те случаи, в которых свободное скрещивание между индивидами нарушается в результате снижения вероятности встреч партнёров из разных групп в период размножения из-за различий в поведении и образе жизни. Примеров такого рода можно привести много. У птиц возникают формы, отличающиеся либо сдвигом времени спаривания и гнездования, либо инстинктами гнездостроения, вызывающими локализацию гнезда в разных частях гнездовой станции, характерной для вида (например, выше или ниже в кроне дерева), либо демонстративными позами. Среди растений многочисленны случаи генетически обусловленного сдвига в периоде цветения, а следовательно, и опыления, что также ведёт к частичной репродуктивной изоляции. Следует подчеркнуть, что в случае эколого-этологической изоляции снижается лишь вероятность встречи половых продуктов во время репродуктивного периода, в случае же такой встречи скрещивание проходит вполне нормально.

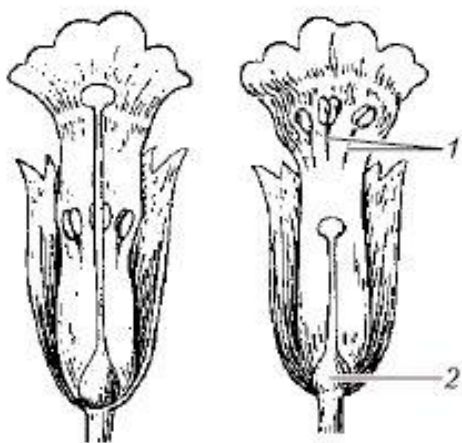


Рис.8. Гетеростиллия в цветках первоцвета: 1-тычинки, 2-пестик

При *морфофизиологических* формах изоляции изменяется не вероятность встречи полов или половых продуктов, а вероятность оплодотворения. Это может быть связано с возникновением морфологических различий в копулятивных органах (включая явления частичной гетеростилии у растений) (рис.8) и др.

У животных морфологическая изоляция связана в основном со строением мужских

копулятивных органов. Морфологические различия в их строении наблюдаются у целого ряда насекомых. Нужно отметить, что при данной форме биологической изоляции наблюдается снижение вероятности оплодотворения (а не вероятности встречи полов) при совершенно нормальных результатах скрещивания (в тех случаях когда оно всё же осуществляется).

Наконец, самой важной формой биологической изоляции является *собственно генетическая* изоляция. К ней относят все те случаи, когда результаты эффективного скрещивания оказываются в той или иной степени ненормальными (в результате снижения жизнеспособности, плодовитости, полной стерильности гибридов или их отмирания на ранних стадиях развития).

Наиболее очевидными примерами собственно генетической изоляции являются различные случаи возникновения отличий в хромосомных наборах. У растений относительно часто возникают тетраплоидные формы; в случае закрепления в популяции тетраплоидная форма оказывается изолированной от исходной диплоидной ввиду почти полной стерильности триплоидных гибридов между ними.

Во многих случаях наблюдается полная собственно-генетическая изоляция между весьма близкими формами, хотя в то же время не удаётся найти какие-либо установленные кариотипические различия между ними. В качестве примера можно рассмотреть два очень близких вида божьих коровок – *Epilachna chrysomelina* и *Epilachna capensis* имеющих микроскопически неотличимые наборы хромосом, но гибриды между которыми отмирают на ранних эмбриональных стадиях.

Изоляция как эволюционный фактор не создаёт новых генотипов или внутривидовых форм. *Значение изоляции в процессе эволюции состоит в том, что она закрепляет и усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки.* Изоляция ведёт к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм. Существенный результат изоляции на

микроэволюционном уровне – возникновение и усиление гомозиготизации на окраинах ареала.

#### 2.5.4 Дрейф генов

Явление генетического дрейфа было описано в 1931 году одновременно и независимо друг от друга Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым в СССР и С. Райтом в Англии.

*Дрейф генов, или генетико-автоматические процессы – это случайные колебания частот аллелей в популяциях ограниченного размера.*

Суть его состоит в том, что численность популяции может оказывать существенное влияние на её генотипическую структуру. При резком уменьшении численности популяции, например при массовой гибели особей во время необычно холодной зимы, в силу случайных причин могут сохраниться носители редких мутаций. Они станут исходной формой при последующем возрастании численности популяции, что приведёт к их широкому распространению, по существу, не обусловленному реальной селективной ценностью.



Рис.9. Эффект дрейфа генов

Дубинин и Ромашов назвали это явление генетико-автоматическими процессами, а Райт – дрейфом генов.

*Эффект основателя – одна из форм дрейфа генов.* Малая популяция, которая возникает из большей, может представлять, а может и не

представлять генетический состав этой большой популяции. Некоторые аллели, редко встречающиеся в большой популяции, в малой популяции могут отсутствовать совсем или быть сверхпредставлены. В результате даже тогда когда эта малая популяция начнёт численно увеличиваться, она будет иметь другой генетический состав – другой генофонд по сравнению с родительской группой (популяцией). Это явление называется *эффектом основателя*.

Некоторые из самых веских данных в пользу дрейфа генов в природных популяциях относятся к человеку. На всём протяжении истории человечества во многих частях земного шара размеры популяций благоприятствовали дрейфу генов. На стадии собирательства и охоты были обычны небольшие изолированные или полуизолированные популяции, состоявшие из 200-500 взрослых особей. В разных частях света и сейчас существуют небольшие изолированные сельскохозяйственные или рыболовецкие общины. Некоторые религиозные секты образуют небольшие изолированные популяции, скрещивающиеся внутри себя, потому что религиозные взгляды запрещают их членам браки с посторонними.

Благодаря большому количеству данных, собранных по группам крови системы АВО и других систем в больших и малых популяциях человека, а также простоте генетической основы этих систем, группы крови служат удобным показателем генетического сходства или различиями между популяциями. Заметная локальная дифференциация по группам крови АВО наблюдается, например, в секте баптистов в восточной части Северной Америки.

Религиозная секта баптистов была основана в Германии в начале XVIII века, а позднее её члены эмигрировали на восток США. Члены этой секты вступают в брак главным образом друг с другом, в результате чего они на протяжении многих поколений оставались репродуктивно изолированными от популяций, среди которых они жили в Германии и Америке. Некоторые общины баптистов очень малы; в состав одной общины на юге Пенсильвании

в период её изучения входило всего 90 взрослых. Весьма примечательно, что пенсильванские баптисты отличаются от обычных немцев и американцев немецкого происхождения по группам крови и по другим признакам.

Таблица 3

**Частота аллелей, определяющих группы крови системы АВО, у трёх родственных популяций, принадлежащих к европеоидной расе**

Популяция баптистов	Частота аллеля, %		
	$I^A$	$I^B$	$I^O$
Западной Германии	29	7	64
Восточной части США	26	4	70
Пенсильвании	38	2	60

В табл. приведены частоты аллелей гена  $I$  у пенсильванских баптистов и у родственных им по расовой принадлежности популяций в Западной Германии и восточной части США. Совершенно очевидно, что популяции Западной Германии и США сходны по частоте разных генов. Что касается пенсильванских баптистов, то они отличаются как от своих германских предков, так и от своих нынешних американских соседей; частота аллеля  $I^A$  у них существенно выше, а аллель  $I^B$  близок к исчезновению. Пенсильванские баптисты отличаются от популяции своих предков и своих нынешних соседей и по другим признакам, например по форме мочки уха и или по типу волос.

### 2.5.5 Естественный отбор

Все ранее описанные элементарные факторы эволюции действуют ненаправленно. В то же время эволюция в целом не хаотический, а направленный процесс, связанный с выработкой новых и новых приспособлений, возникновением одних и вымиранием других видов, возникновением иерархической системы таксонов, осуществлением прогрессивного развития живой природы. Известен лишь один направленный эволюционный фактор – естественный отбор.

*Под естественным отбором понимают избирательное (дифференцированное) воспроизведение генотипов или генных комплексов.*

Учение о естественном отборе было создано Ч. Дарвином. В соответствии с его трактовкой естественный отбор – результат борьбы за существование; выражается в преимущественном выживании и оставлении потомства наиболее приспособленными особями каждого вида организмов и гибели менее приспособленных. Дарвиновская концепция естественного отбора получила дальнейшее развитие в работах С.С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта, Дж. Холдейна, И.И. Шмальгаузена, Ф.Г. Добржанского и др. Генетическая сущность естественного отбора заключается в дифференцированном (неслучайном) сохранении в популяции определённых генотипов и избирательном участии их в передаче генов следующему поколению. Естественный отбор воздействует не на отдельный фенотипический признак, а на определённый фенотип, сформированный в результате взаимодействия генотипа с факторами окружающей среды. Таким образом, естественный отбор – совокупность биологических процессов, обеспечивающих избирательное выживание генотипов и избирательное участие разных генотипов в передаче генов последующим поколениям.

Под действие отбора могут попасть либо отдельные индивиды, либо целые группы: семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества. Соответственно, этому различают *индивидуальный* и *групповой* отбор.

В современной эволюционной теории вопрос о формах естественного отбора остаётся одним из дискуссионных. Выделяется более 30 различных форм отбора. Однако основных форм отбора в популяциях только три: *стабилизирующий*, *движущий* и *дизруптивный*. Эти три типа отбора соответствуют способам, используемым данной популяцией для сохранения приспособленности к среде, которая может:

1. оставаться постоянной и стабильной (стабилизирующий отбор);

2. становится более изменчивой и распадается на разные подсреды (дизруптивный отбор);
3. непрерывно изменяться в одном и том же направлении (движущий отбор).

**Стабилизирующий отбор** – форма естественного отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости реализации в

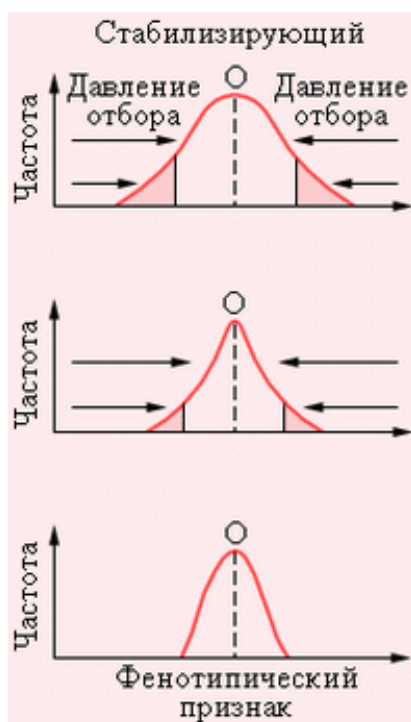


Рис.10. Графическое изображение действия стабилизирующего отбора

популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства. При стабилизирующем отборе преимущество в размножении получают особи со средним выражением признака. Эта форма отбора сохраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно уклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы.

Действие стабилизирующего отбора можно пояснить на многих примерах. Зимой 1898 г. американский орнитолог Г. Байпас после сильных ветров и снегопада обнаружил на улицах Манхэттена 136 оглушенных и полуживых

домовых воробьев (*Passer domesticus*). При отогревании 72 из них выжили, 64 погибли. Оказалось, что погибшие воробьи имели или очень длинные, или очень короткие крылья. Особи со средними – «нормальными» - крыльями оказались более выносливыми.

Ещё одним очень хорошим примером действия стабилизирующего отбора является средний вес новорожденных в человеческой популяции: чем сильнее отклонение в любую сторону от среднего значения, тем реже такие дети выживают (рис.11).

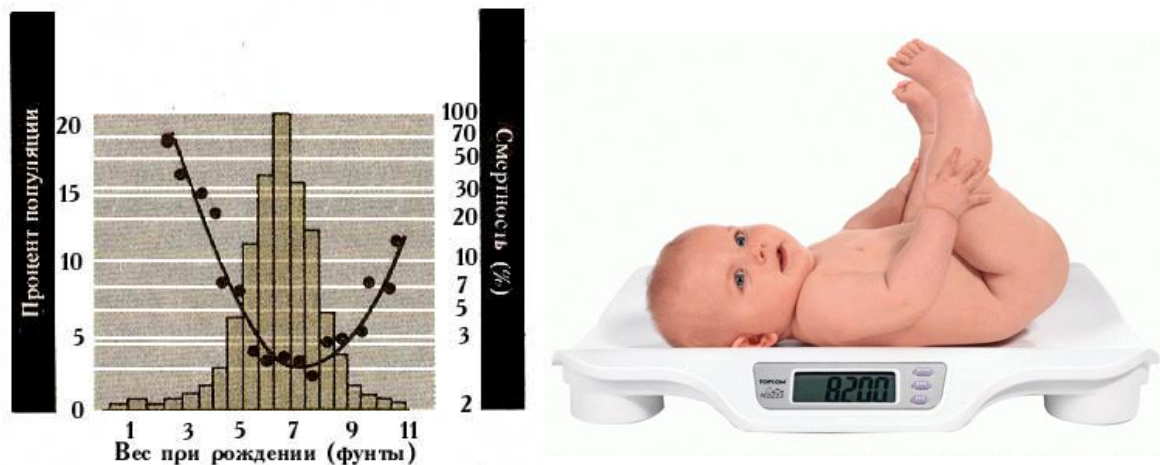


Рис.11. Зависимость между смертностью новорожденных и их весом

Необходимо подчеркнуть два аспекта действия стабилизирующего отбора. С одной стороны, негативный аспект, т.е. элиминация всех особей, отклоняющихся от «стандартного» фенотипа; иногда эта форма определяется как *нормализующий отбор*. С другой стороны, можно выделить и позитивный аспект стабилизирующего отбора, который обозначается как *канализирующий отбор* (К. Уоддингтон), – отбор индивидов с генами, способными стабилизировать процесс онтогенеза и снижать его чувствительность ко всяким помехам.

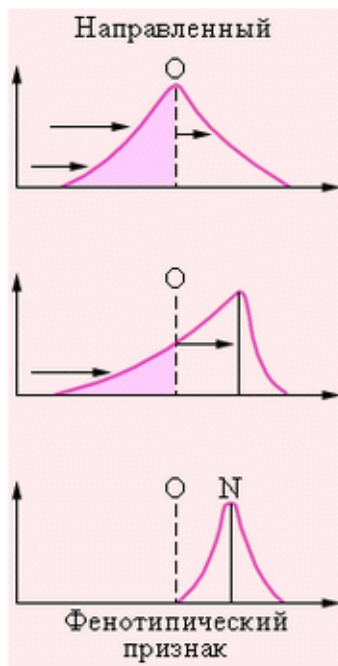


Рис.12. Графическое изображение действия направленного отбора

**Движущий (направленный) отбор.** *Движущей формой отбора принято называть отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства.* Такой отбор способствует закреплению новой нормы взамен старой, пришедшей в несоответствие с условиями. Изменение признака при этом может происходить как в сторону усиления, так и ослабления.

Утрата признака – обычно результат действия движущей формы отбора. Например, в условиях функциональной непригодности органа (или его части) естественный отбор способствует их редукции. Утрата крыльев у части птиц и



насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у растений паразитов – примеры действия движущего отбора в направлении редукции органов.

Например, суровые и длительные зимы в середине 40-х годов послужили причиной массового вымирания кротов. Они гибли от голода, оказавшись неспособными в сложившихся условиях добывать пищу (личинок, насекомых, дождевых червей). Поскольку в этих условиях решающим фактором были пониженная потребность в пище, отбор благоприятствовал уменьшению размеров тела. Кроты, перенесшие суровые зимы, были мелкие, так же как и их потомство.

Среди серых крыс очень быстро распространилась устойчивость к яду, вызывающему кровотечение. После воздействия яда выжили особи, случайно оказавшиеся устойчивыми к яду. Эти особи получили преимущество в размножении. Сейчас крысы без вреда для себя поедают приманки, отравленные таким ядом.

Движущий отбор лежит в основе искусственного отбора, широко используемого человеком при разведении животных и растений

Половой отбор, как разновидность движущего отбора, представляет собой конкуренцию самцов за возможность размножения. Этой цели служат пение, ухаживание, демонстративное поведение, внешние различия строения полов (половой диморфизм). Эту форму отбора следует рассматривать и как частный случай внутривидового естественного отбора

**Дизруптивный отбор.** *Дизруптивной называется форма отбора, благоприятствующая более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм.*

Эта форма отбора существует в тех случаях когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. При этом в одних условиях отбирается одно качество признака, в других – другое. Дизруптивный отбор направлен против особей

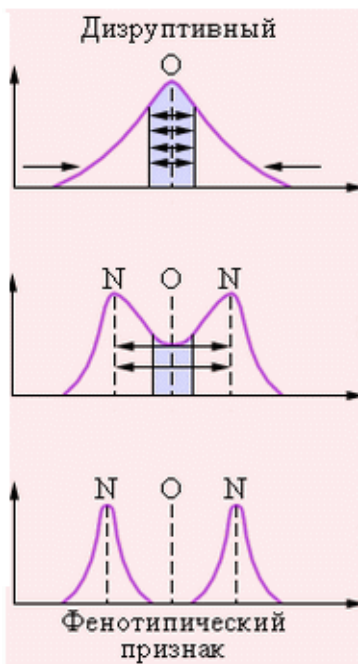


Рис.13. Графическое изображение действия дизруптивного отбора

со средним и промежуточным характером признаков и ведёт к установлению полиморфизма в пределах популяций. Популяция как бы «разрывается» по данному признаку на несколько групп.

Общий результат дизруптивного отбора – формирование гетерозиготного полиморфизма.

Можно рассмотреть пример действия такого отбора по закреплению полиморфизма по окраске раковин у земляной улитки (*Cerpea nemoralis*). Эти улитки различаются по количеству полос на раковине

и степени пигментированности входного отверстия раковины в зависимости от окраски фона. Так, в лесах, где почвы коричневого цвета, чаще

встречаются особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с грубой и жёлтой травой преобладает жёлтая окраска и т.п. Подобные различия в окраске раковин явно приспособительны, так как предохраняют животных от истребления птицами. Полиморфизм улиток по окраске – результат действия дизруптивного отбора против средней нормы: единая популяция распадается на несколько форм и ни одна из них не получает решающего преимущества перед другой.

### Эффективность естественного отбора

Эффективность действия естественного отбора зависят в первую очередь от величины давления отбора. Для оценки величины давления отбора необходимо познакомиться с понятием адаптивная ценность генотипа. *Адаптивная ценность генотипа* – способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях. Она характеризует степень относительной приспособленности генотипа и обозначается «W». При  $W=0$  передача генетической информации

индивидуума следующему поколению отсутствует, и аллель исчезает из популяции; при  $W=1$  возможно образование максимального числа гамет с данным наследственным признаком (полностью реализуются потенциальные возможности к размножению).

*Коэффициент естественного отбора ( $S$ )* – характеризует интенсивность элиминации или снижение воспроизведения мутантного аллеля по сравнению с исходной формой. Обозначается « $S$ » и представляет величину, обратную адаптивной ценности генотипа. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора. Если  $W=1$ , то  $S=0$ . В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0.10 – 0.20.

Давление отбора за отрезок времени всегда приводит к достижению определённого положительного результата (изменению частот генов). Это *эффективность отбора*.

Отбор особенно эффективен против доминантных мутаций и при условии их полного выражения (экспрессивности) и проявления (пенетрантности).

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

## **2.6 Адаптации как результат действия естественного отбора**

Все закрепляющиеся в ходе эволюции особенности представляют собой те или иные адаптации. Это в равной степени относится к морфологическим особенностям отдельных особей, образованию новых популяций и видов, изменению биогеоценозов и экосистем. Возникновение приспособленности к среде – основной результат эволюции. Поэтому *эволюцию можно рассматривать как процесс возникновения адаптаций – адапциогенез*.

*Адаптация* – это приспособление организма к определённым условиям среды, которое достигается за счет комплекса признаков – морфологических, физиологических, поведенческих. В результате адаптаций возникают организмы, приспособленные к различным условиям среды. Адаптациями объясняется различный состав экосистем разных экологических условий.

Известно, что в эволюции крупных таксонов адаптация к лимитирующим факторам определяла наиболее крупные изменения морфологии и физиологии. Так, выход позвоночных животных на сушу был невозможен без преодоления двух лимитирующих факторов – малой плотности среды и низкой влажности. В результате произошла замена «парящей» локомоции на развитие конечностей рычажного типа, способных обеспечить поступательное движение (возникновение «четвероногих») и активный полет птиц.

С эволюционной точки зрения важно не простое описание множества различных адаптаций, а классификация их по происхождению, принадлежности к разным аспектам среды, масштабу.

По происхождению различают следующие пути возникновения адаптаций:

1) *преадаптивный путь*. Мутационный процесс и скрещивания приводят к накоплению в популяциях скрытого (мобилизационного) резерва наследственной изменчивости. Часть его будет использована для создания новых приспособлений.

В качестве примера превращения ранее существовавших в скрытом виде в генофонде отдельных мутаций в адаптацию можно привести явление индустриального меланизма у бабочки берёзовой пяденицы (*Biston betularia*). Обычно днём эти бабочки неподвижно сидят на светлой коре берёз, сливаясь с фоном дерева, что защищает их от поедания птицами.

В 1848 году на окраине Манчестера впервые были пойманы единичные экземпляры берёзовой пяденицы тёмного цвета – меланисты.

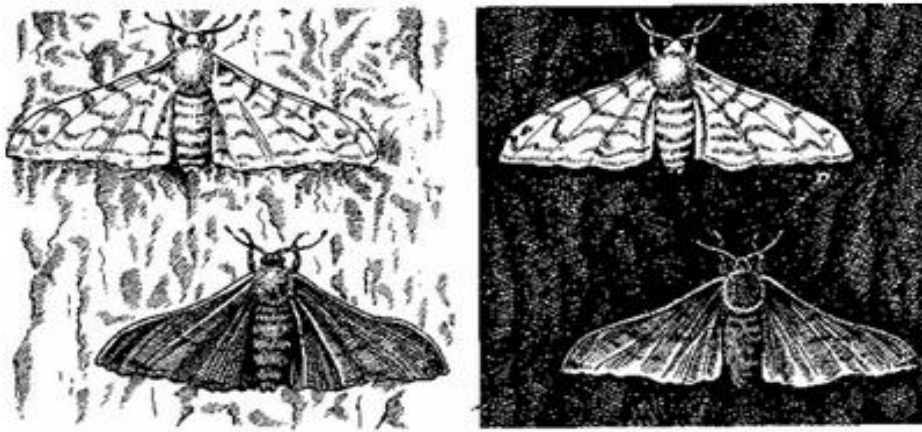


Рис.14. Две формы берёзовой пяденицы

Редкая вначале меланистическая форма впоследствии стала интенсивно распространяться в промышленных задымлённых и загрязнённых районах, вытесняя белую форму. Тёмная форма бабочек неожиданно оказалась покровительственной (в связи закопчением стволов деревьев и других мест их дневного отдыха). Наблюдения за некоторыми насекомоядными птицами (славки, синицы) показали, что вдали от промышленных центров они вылавливают в основном тёмных бабочек, а в промышленных – белых.

2) *Комбинационный путь*. При возникновении адаптаций таким путём существенно взаимодействие новых мутаций друг с другом и с генотипом в целом. Скрещивание особей даёт разнообразное сочетание мутантного аллеля с другими аллелями того же и других генов. Это приводит к изменению эффекта проявления мутации путём взаимодействия генов. При этом может быть как усиление, так и подавление его выражения в фенотипе. Во всех случаях создаётся реальная возможность для быстрой смены одних адаптаций другими.

3) *Постадаптивный путь* связан с редукцией ранее развитого признака и переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние. При переводе генов, влияющих на развитие редуцируемых органов в рецессивное состояние они включаются в скрытый резерв наследственной изменчивости. Эти гены сохраняются в генофонде популяций и время от

времени могут проявляться фенотипически. Например, различные атавизмы (наличие хвоста, наличие нескольких пар сосков у человека).

При постадаптивном пути новые адаптации возникают посредством использования ранее существовавших структур в случае смены их функции. Так, висцеральный скелет у предков позвоночных состоял из жаберных дуг, представленных нерасчленёнными кольцами и охватывавших передний конец пищеварительной трубки. Они служили как бы распоркой для пищеварительной трубки, препятствуя её спадению. Однако, в ходе дальнейшей эволюции с усилением функции дыхания жаберные дуги становятся частью системы нагнетания жидкости. В дальнейшей эволюции жаберные дуги принимают на себя функции хватания и превращаются в челюсти.

По принадлежности к различным аспектам среды выделяют:

1) *Генотипическая среда.* Для генотипической среды характерны целостность генотипа особи и взаимодействие генов между собой. Целостность генотипа определяет особенности доминирования генов и развитие коадаптаций. На молекулярном уровне мы встречаем тонкую адаптивную организацию строения и взаимодействия молекул, обеспечивающих эффективное воспроизведение и самоконструирование биополимеров.

2) *Онтогенетическая среда.* Адаптации на уровне отдельной особи связаны с онтогенезом – упорядоченными во времени и пространстве процессами реализации наследственной информации, наследственным осуществлением морфогенеза. Здесь тоже часто встречаются коадаптации – взаимные приспособления. Например, лопатка и тазовая кость подвижно сочленены с головкой плечевой и бедренной костей. Кости, подвижно прикреплённые друг к другу, имеют взаимные приспособления для обеспечения нормальной работы.

3) *Популяционно-видовая среда* проявляется во взаимодействии особей в пределах популяций и вида в целом. Популяционной среде соответствуют

надорганизменные, популяционно-видовые адаптации. К популяционно-видовым адаптациям относятся, например половой процесс, гетерозиготность, мобилизационный резерв наследственной изменчивости и т.д.

4) *Биоценотическая среда.* Чрезвычайно разнообразны способы взаимодействия видов в биогеоценозах. Растения воздействуют друг на друга через изменения не только условия освещённости и влажности, но и выделяя специальные активные вещества, способствующие вытеснению одних и размножению других видов (аллелопатия).

По масштабу адаптации делятся на:

1) *Специализированные*, пригодные в узколокальных условиях жизни вида (например, строение языка у муравьедов в связи с питанием муравьями, приспособления хамелеона к древесному образу жизни и т.п.);

2) *Общие.* Данные адаптации пригодны в широком спектре условий среды и характерные для больших таксонов. Например, крупные изменения в кровеносной, дыхательной и нервной системах у позвоночных, механизмы фотосинтеза и аэробного дыхания, семенное размножение и редукция гаметофита у высших растений, обеспечивающие проникновение их в новые адаптивные зоны.

По морфофизиологическому содержанию выделяют:

1) ведущие к *усложнению* органов и структур всего индивида или даже всей группы. Например, создание семейных отношений в популяциях млекопитающих.

2) ведущие к *упрощению* строения органов, организмов, группы в целом. Так, паразитизм обычно ведёт к упрощению или редукции ряда органов.

Сформулированные выше общие подходы к классификации адаптаций объединены в краткой форме в следующей таблице (табл.4).

**Классификация адаптаций**

Принцип классификации	Группа адаптаций
По происхождению	Преадаптивный, комбинативный и постадаптивный пути
По принадлежности к разным аспектам среды	Генотипические, онтогенетические, популяционные, биогеоценотические
По эволюционному масштабу	Специализированные и общие
По морфофизиологическому содержанию	Упрощающие и усложняющие строение



### 3. МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

После знакомства с учением о микроэволюции рассмотрим основные процессы и явления, возникающие на надвидовом – макроэволюционном – уровне, когда прекращается нивелировка возникающих в процессе микроэволюции различий.

*Макроэволюция – эволюционные преобразования, ведущие к формированию таксонов более высокого ранга, чем вид (родов, семейств, отрядов, классов и т.д.)* (Филипченко, 1927).

Макроэволюция не имеет специфических механизмов и осуществляется только посредством процессов микроэволюции, являясь их интегрированным выражением. Накапливаясь, микроэволюционные процессы получают внешнее выражение в макроэволюционных явлениях. Макроэволюция представляет собой обобщённую картину эволюционных явлений, наблюдаемую в широкой исторической перспективе. Поэтому только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира, которые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

#### 3.1 Главные направления эволюции

Изучение особенностей развития отдельных стволов филогенетического древа показывает существование двух главных направлений эволюции филумов в конкретной среде обитания:

1. Аллогенез – развитие группы внутри одной адаптивной зоны<sup>5</sup> с возникновением близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба.
2. Арогенез – развитие группы с существенным расширением адаптивной зоны и с выходом в другие природные в результате

---

<sup>5</sup> Адаптивная зона – комплекс экологических условий, представляющих возможную среду жизни для данной группы организмов (Дж. Г. Симпсон).

приобретения группой каких-то крупных, ранее отсутствовавших приспособлений.

**Аллогенез** происходит на основе общих особенностей строения и функционирования организмов – членов группы, ставящих их в примерно одинаковые отношения с давлением среды. Развитие группы в пределах такой адаптивной зоны может продолжаться длительный период, ограниченный сроком существования всей адаптивной зоны.

Аллогенез наблюдается в любой группе. При выделении аллогенеза как типа развития группы принципиален не его масштаб (который может быть и на уровне рода, и на уровне семейства, отряда и т.д.), а характер развития дочерних филогенетических групп; в случае аллогенеза они отличаются адаптациями одного и того же уровня, определяющими специализацию в данной адаптивной зоне или её части. Такие адаптации называются *идиоадаптациями*.

Аллогенез связан с некоторой специальной адаптацией каждой из филогенетических форм к каким-то определённым условиям внутри адаптивной зоны. Иногда такая адаптация заходит столь далеко, что говорят о специализации как самостоятельном типе развития группы.

*Специализация – это крайний вариант аллогенеза, связанный с приспособлением группы к очень узким условиям существования (сужение адаптивной зоны).*

Приспособление современных пустынных, лесных, водоплавающих и горных птиц определяются возникновением частных особенностей – алломорфозов, а тип эволюции внутри класса птиц должен быть определён как аллогенез.

**Арогенез.** Как свидетельствует палеонтологическая летопись, из одной природной зоны в другую обычно попадают лишь отдельные, сравнительно немногочисленные группы. Этот переход, называемый арогенезом, обычно осуществляется со сравнительно большой скоростью: на пути арогенеза многие промежуточные группы гибнут в межзональных промежутках, не

достигнув новых зон. Но та ветвь, которая попадает в новую природную зону, вступает на путь широкого аллогенеза.

В качестве примера арогенеза сравнительно небольшого масштаба можно рассматривать возникновение и расцвет класса птиц. Проникнуть в определённую адаптивную (природную) зону предки современных птиц смогли лишь благодаря возникновению крыла как органа полёта, четырёхкамерного сердца, развитию отделов мозга, теплокровности. Все эти изменения в строении и функционировании и привели какие-то группы триасовых динозавров к арогенезу.

Крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза, называются ароморфозами. (А.Н. Северцов).

И арогенез, и аллогенез представляют собой лишь разные этапы общего единого процесса эволюции группы. Важно отметить также, что эти этапы следуют в определённом чередовании: после начала периода аллогенеза может наступать период арогенеза; арогенез, как правило, завершается периодом аллогенеза. Следует отметить также и то обстоятельство, что возникновение изменений двух типов – арогенеза и аллогенеза – является обычными адаптациями к конкретной среде. Лишь в будущей эволюции группы выяснится, что одни из них оказались перспективными и обеспечивающими переход в иную адаптивную зону, а другие – менее перспективными, хотя и обеспечивавшими выживание данной группы в прежних условиях.

### **3.2 Биологический прогресс и биологический регресс**

А.Н. Северцов (1939) выделил как основное наиболее общее направление эволюции – «биологический прогресс» - возрастание приспособленности по мере филогенеза группы.

Биологический прогресс, согласно Северцову, может достигаться четырьмя способами, которые и представляют собой «главные направления эволюционного процесса»:

- 1) ароморфоз – повышение уровня организации и общей жизнедеятельности организма
- 2) идиоадаптация – выработка более или менее частных приспособлений
- 3) катагенез (общая дегенерация) – вторичное упрощение организации
- 4) ценогенез – выработка приспособлений на провизорных стадиях онтогенеза.

*Ароморфоз – эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфофизиологическому прогрессу.* Организм получает в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные какой-либо строго определенной средой, и поэтому приобретает возможность выйти за пределы этой среды и освоить новую. Усовершенствование легких у птиц и у млекопитающих, полное разделение артериальной и венозной крови в сердце птиц и млекопитающих, развитие теплокровности. Возникновение млекопитающих сопровождалось рядом крупных ароморфозов: прогрессивное развитие легких и кровеносной системы, возникновение волосяного покрова – общий подъем жизнедеятельности с приобретением постоянной высокой температуры тела, усовершенствование нервной системы и развитие органов чувств. В результате ароморфозов организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды.

*Идиоадаптация – частное приспособление организмов к определённому образу жизни в конкретных условиях внешней среды.* Идиоадаптации не сказываются существенно на общем уровне организации данной группы, а обеспечивают адаптивную радиацию в пределах одного уровня организации и бывают специфическими признаками низших таксономических категорий (видов, родов, семейств).

Особенности строения конечностей крота, белки, конечностей копытных или ластоногих млекопитающих, особенности строения клюва хищных птиц, различных куликов, попугаев, цапель и т.п. Многие

идиоадаптации покрытосеменных растений нацелены на разные способы опыления.

*Катагенез – регрессивная эволюция, связанная с переходом организмов в упрощенную экологическую среду и ведущая к общему снижению их морфофизиологической организации, к дезинтеграции и редукции ряда органов и их систем.* Катагенез в отличие от катаморфоза подчеркивает экологические и генетические аспекты регрессивной эволюции, несводимость ее только к морфологическим изменениям. Катаморфоз же часто связан с потерей организмами в процессе эволюции некоторых приспособлений к частным условиям существования (т.е. с известной деспециализацией). Генетическая основа катаморфоза – накопление мутаций, вызывающих недоразвитие организмов, потерявших свое значение при переходе животных к неподвижному образу жизни, особенно к эндопаразитизму. У таких организмов наблюдаются, однако, и прогрессивные изменения в отдельных системах органов.

*Ценогенез – эмбриональное приспособление, выработка провизорных приспособлений, обеспечивающих выживание организмов на ранних стадиях онтогенеза.* Например, формирование пупочного канатика, хориона.

Также Северцовым предложены три критерия биологического прогресса:

1. стойкое увеличение численности прогрессирующей группы по сравнению с её предками;
2. расширение ареала обитания потомков по сравнению с предками
3. увеличение числа подчинённых систематических групп данного таксона, т.е. увеличение таксономического разнообразия.

*Биологический регресс – эволюционный упадок данной группы организмов, которая не смогла приспособиться к изменениям условий внешней среды или не выдержала конкуренции с другими группами.*

Биологический регресс обладает следующими характеристиками:

- 1) уменьшением численности особей в данном таксоне;

- 2) сужением его ареала;
- 3) уменьшением числа подчиненных систематических групп.

Биологический регресс может привести к вымиранию данной группы. Общая причина биологического регресса – отставание в темпах эволюции группы от скорости изменений внешней среды.

### **3.3 Эволюция филогенетических групп**

Среди форм филогенеза выделяют первичные – *филетическую эволюцию* и *дивергенцию*, лежащие в основе любых изменений таксонов.

Филетическая эволюция – это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учёта всегда возможных дивергентных ответвлений). Без таких изменений не может протекать никакой эволюционный процесс, и поэтому филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции. При филетической эволюции генофонд данного вида изменяется как единое целое, т.е. без дивергенции признаков. В результате филетической эволюции возникает единственная неветвящаяся филетическая линия в виде непрерывного ряда последовательных во времени групп (видов, популяций), каждая из которых является потомком предшествующей группы и предком последующей.

Подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции. Развитие предков лошадей по прямой линии фенакодус – эогиппус – миогиппус – парагиппус – плиогиппус – современная лошадь – пример филетической эволюции (рис.15).

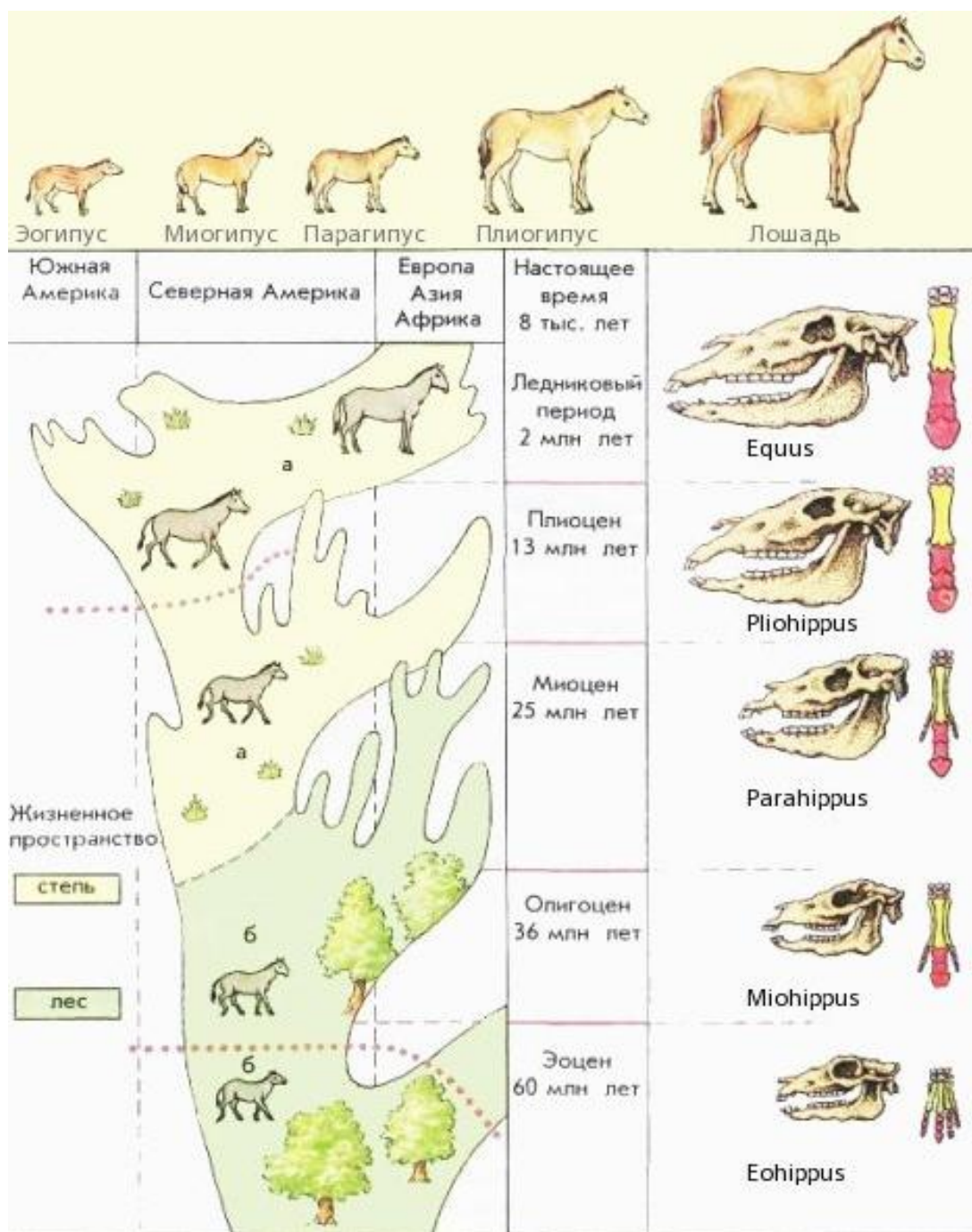


Рис.15. Схема филетической эволюции в семействе лошадиных

Филетическая эволюция происходит в пределах любой ветви древа жизни: любой вид развивается во времени, и как бы ни были похожи между собой особи вида (разделённые несколькими тысячами поколений в неизбежно меняющейся среде), вид в целом должен за это время в чём-то измениться.

В чистом виде филетическая эволюция может характеризовать лишь сравнительно короткие периоды эволюционного процесса. Но она

показывает, что процесс эволюции не может быть приостановлен. Даже когда говорят о длительном существовании в неизменном виде так называемых «живых ископаемых», имеется ввиду лишь их относительная неизменность, большое сходство современных форм с теми, которые жили миллионы или сотни миллионов лет назад (но не их идентичность).

Дивергенция – другая первичная форма эволюции таксона. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит дивергенция (расхождение) ветвей древа жизни от единого ствола предков.

В своё время Ч. Дарвин выдвинул принцип дивергенции признаков (и соответственно групп, несущих эти признаки) как прямое следствие разного давления и направления отбора в разных условиях существования, как главный путь увеличения «суммы жизни» через увеличение многообразия форм.

Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом (микроэволюционном) уровне, на примере возникновения различий по каким-либо признакам в отдельных частях видового населения. Так, дивергенция популяций может приводить к видообразованию.

Прекрасный пример дивергенции форм – возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям вьюрков от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах и многих видов бокоплавов (*Gammaridae*) в Байкале.

Дивергенция осуществляется на основе эволюции гомологичных органов. *Органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются гомологичными.* Другими словами, это органы, имеющие глубокое сходство в строении, основанное на единстве происхождения соответствующих организмов. Например, слуховые косточки среднего уха млекопитающих и человека (стремечко, наковальня и молоточек) гомологичны соответственно гиомандибулярному элементу подъязычной дуги, квадратной и сочленованной



костям челюстной дуги висцерального черепа низших позвоночных. Ещё одним классическим примером гомологичных органов является рука человека, ласт кита, лапа крота и конечность слона. Хотя все они различны по внешнему виду и выполняемым функциям, но состоят из сходных элементов: лопатки, костей плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев.

Дивергенция любого надвидового масштаба – результат действия изоляции и в конечном итоге естественного отбора, выступающего в форме группового отбора (сохраняются и устраняются виды, роды семейства и т.п.).

Несмотря на принципиальное сходство процессов дивергенции внутри вида (микроэволюционный уровень) и в группах более крупных, чем вид (макроэволюционный уровень), между ними существует и важное различие, состоящее в том, что на *микроэволюционном уровне процесс дивергенции обратим*: две разошедшиеся популяции могут легко объединиться путём скрещивания в следующий момент эволюции и существовать вновь как единая популяция. Процессы же дивергенции в макроэволюции необратимы: раз возникший вид не может слиться с прародительским (в ходе филогенетической эволюции и тот и другой вид неизбежно изменится).

Дивергенция и филогенетическая эволюция – основа всех изменений филогенетического древа и первичные формы протекания процесса эволюции любого масштаба в природе.

Среди вторичных форм филогенеза выделяют конвергенцию и параллелизм.

*Конвергенция – это процесс формирования сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп.*

Конвергенция как форма эволюции групп характерна для эволюционного процесса на любом уровне; можно найти конвергенцию видов разных семейств, отрядов, классов.

Нужно отметить, что конвергенция никогда не бывает глубокой (в отличие от сходства, основанного на филогенетическом родстве). Также

известно, что конвергенция осуществляется на основе эволюции аналогичных органов. Аналогичные органы лишь внешне сходны, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхождением. Например, строение глаза наземных позвоночных и головоногих моллюсков, несмотря на удивительное сходство, является аналогичным. Глаз кальмара и глаз позвоночного развиваются из разных зачатков, сходство же определяется физической природой света (рис.16).

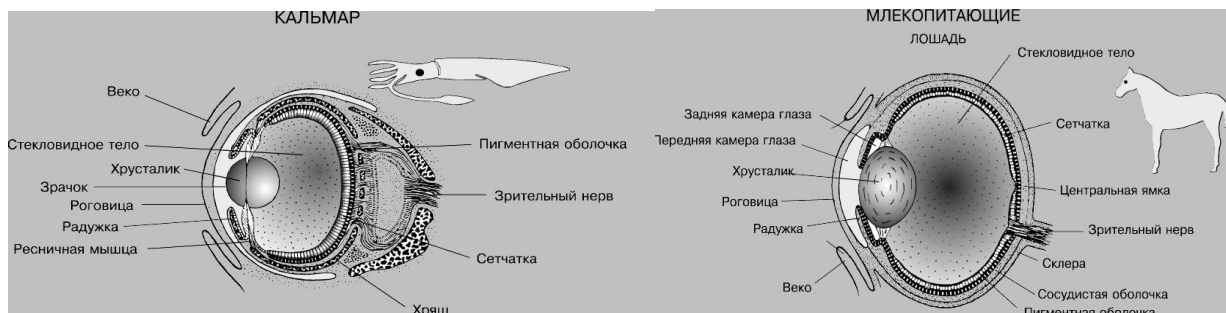


Рис.16. Аналогичное сходство строения глаза моллюсков и млекопитающих

Роющие конечности крота и медведки, крыло бабочки (хитиновые выпячивания на спинной поверхности) и крыло птицы (видоизменённые передние конечности) тоже являются примерами аналогичных органов.

Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возникновение сходных форм тела у акул (первичноводные рыбы), ихтиозавров (вторичноводные рептилии), китообразных (вторичноводные млекопитающие) и пингвинов (птицы) (рис.17).



Рис.17. Конвергентное сходство внешнего строения отдаленных видов

Примером конвергенции внутри отряда можно считать независимое возникновение биологического типа «прыгуна» открытых пространств.

Своеобразной формой конвергентного развития может рассматриваться параллелизм – формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами. Другими словами, параллелизм – процесс развития

группы, связанный с независимым приобретением сходных признаков и свойств, развивающихся на основе гомологичных зачатков.

Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: литоптерн (*Litopterna*) в Южной Америке (*Perissodactyla*) в Арктогее. В этих филогенетических ветвях, берущих начало от пятипалых предков типа фенакодуса (*Phenacodus*), происходило сокращение числа пальцев и переход к пальцехождению как приспособление к жизни на открытом пространстве. В этом примере сходные (но не зависимые) изменения групп происходят на единой генетической основе. Это пример *синхронного параллелизма*, т.е. независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп. Гораздо чаще палеонтология даёт примеры *асинхронного параллелизма*, т.е. независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств кошачьих; саблезубость возникла в стволе кошачьих (*Felidae*) по крайней мере четырежды в двух независимых стволах.

### 3.4 Правила эволюции групп

Сопоставления характера развития изученных ветвей древа жизни позволили установить некоторые общие черты эволюции групп. Эти эмпирические обобщения называются «правилами макроэволюции».

#### 1. Правило необратимости эволюции (Л. Долло, 1893)

Гласит, что *эволюция – процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков.*

Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы дальше не шла эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшись в просторы Мирового океана, рептилии (ихтиозавтры) и млекопитающие (киты) никогда не становятся рыбами.

## 2. Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере, 1876)

Гласит, что *группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.*

Если в процессе эволюции одна из групп позвоночных, скажем ветвь рептилий, приобрела адаптации к полёту, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается (например, птеродактили в своё время всё более приспособлялись к жизни в воздухе). Поскольку организм определённого строения не может жить в любой среде, в выборе адаптивной зоны или её части группа ограничена особенностями строения. Если эти особенности несут черты специализации, то организм обычно «выбирает», где его специализированные приспособления могут обеспечить успешное выживание и оставление потомства. Но это обычно ведёт лишь к дальнейшей специализации.

## 3. Правило происхождения от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896)

Гласит, что *обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных.*

Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных. Голосеменные растения возникли от неспециализированных палеозойских папоротникообразных. Причина происхождения новых групп от неспециализированных предков в том, что отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера. Например, трудно ожидать появления среди гельминтов каких-то новых форм. У таких форм скорее могут возникнуть эволюционные изменения, направленные к лучшему прикреплению внутри организма хозяина, лучшему использованию питательных веществ, более эффективному способу размножения.

Высокая потентность неспециализированных групп в эволюции определяется борьбой за существование, которую они вынуждены вести. Но

в историческом плане именно эти жёсткие требования среды и приводят потомков неспециализированных групп на путь арогенеза, вызывая к жизни приспособления, которые потом оказываются перспективными для начала нового широкого аллогенеза.

#### 4. Правило адаптивной радиации (Г.Ф. Осборн, 1902)

*Гласит, что филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния.*

По существу, это правило не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином (1859) при обосновании гипотезы естественного отбора. Дарвин говорил о внутривидовой приспособительной дивергенции к различной пище, нескольким различным условиям существования и т.п. и рассматривал её как обязательный этап образования новых видов. В дальнейшем принцип дивергенции был положен в основу представлений эволюционной морфологии об идиоадаптациях (А.Н. Северцов) и соответственно о развитии группы по пути аллогенеза.

#### 5. Правило чередования главных направлений эволюции (Шмальгаузен, 1939)

*Арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах.*

И.И. Шмальгаузен сформулировал это правило как *чередование фаз адаптациоморфоза*. Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития всё новых и новых адаптаций – адаптациогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не выходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении.

#### 6. Правило усиления интеграции биологических систем (Шмальгаузен, 1961)

*Биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со всё более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.*

Сейчас в общих чертах известны основные направления такой интеграции, идущей на уровне популяции и биогеоценозов. На уровне популяции это означает поддержание определённого уровня гетерозиготности, которая является основой интеграции всего популяционного генофонда в сложную, лабильную и одновременно устойчивую генетическую систему, способную к саморегуляции.

Интеграция в системе биогеоценоза определяет образование разными видами многих взаимодополняющих друг друга экологических ниш и слаженной работой биогеоценоза как элементарной структуры в биосфере нашей планеты.

### **3.5 Темпы эволюции групп**

Характер распределения скоростей эволюции служит естественной основой для их классификации. Различают (Симпсон, 1944) три категории скоростей: низкие (брадителія), нормальные (горотелія) и высокие (тахителія).

*Брадителія (от греч. bradýs – медленный и télos - завершение, результат, цель) - медленный темп эволюционного процесса, характерный для некоторых систематических групп организмов. Брадителіческие животные встречаются в тех местообитаниях, которые оставались высокостабильными на протяжении геологической истории: в тропических лесах умеренно тёплой зоны (опоссум), в больших тропических реках (крокодилы), в морях (устрицы, мечехвосты) и в других столь же длительно существующих местообитаниях. И напротив, во временных озёрах, в высоких горах, вулканических отложениях, в арктической тундре и тому подобных местообитаниях брадителіческие виды отсутствуют.*

Следует отметить, что брадителические линии почти бессмертны, почти всегда характеризуются многочисленными, свободно скрещивающимися популяциями. При своём первом появлении на эволюционной сцене брадителические виды не были примитивными, они представляли собой прогрессивные для того времени формы. Гаттерии были не менее прогрессивными, чем какие-либо другие из триасовых рептилий; то же касается и крокодилов мелового периода. Опоссумы были в меловой период столь же высоко организованными, как и любая другая группа млекопитающих. В современной фауне все эти группы являются примитивными потому, что на протяжении их жизненного пути их обогнали другие, а не потому, что они были в невыгодном положении вначале.

Ещё одним классическим примером брадителии являются пластинчатожаберные моллюски, которые претерпели за последние 400 млн. лет столь незначительные изменения, что современные и ископаемые формы могут быть отнесены к одним и тем же родам.

*Горотелия* (от греч. *hora* — обычное время, продолжительность и *télos* — осуществление, завершение) - средний темп эволюции, присущий многим группам организмов. Горотелия характерна для эволюции многих филогенетических линий, в частности хищных млекопитающих, некоторых брюхоногих моллюсков и др.

*Тахителия* (от греч. *tachýs* – быстрый и *télos* - завершение, результат, цель) – очень быстрый темп эволюции, характерный для некоторых групп организмов на протяжении сравнительно ограниченного периода. Важнейшие факторы, определяющие тахителию – резкие и частые изменения условий существования.

Тахителические линии либо вымирают, либо переходят на новую, высшую ступень адаптации, на которой таксон в целом становится горотелическим, но часто одна из линий или меньшая часть линий становится брадителической.

Ещё одна характерная черта тахителических линий – они должны или отсутствовать среди ископаемых или встречаться очень редко. Таким образом, о наличии такой линии можно заключить только на основании сведений о её предках и потомках, а объективные примеры таксонов, находящихся на тахителической стадии, очень редки. Но, несмотря на это, в исключительных случаях они всё же могут сохраняться, и некоторые примеры этому известны. Один из наиболее явных примеров – эволюция *Valenciennesia*. Этот таксон был боковой ветвью рода *Limnaea*, представляющего собой широко распространённый род брюхоногих лёгочных моллюсков, живущих в чистой пресной воде. *Valenciennesia* была чашеобразным моллюском с очень тонкой ребристой раковиной и с лёгочным сифоном, которого нет у *Limnaea*. Жил этот моллюск в иле, в солоноватой воде. Это необычное превращение произошло в один из периодов раннего плиоцена.

Также известно, что лошади, как и вообще млекопитающие, эволюционировали гораздо быстрее, чем брюхоногие моллюски вообще или лёгочные, в частности. Поэтому быстрые изменения на определённых этапах эволюции лошадей служат примером тахителических скоростей.

### 3.6 Доказательства эволюции

#### 3.6.1 Палеонтологические доказательства

1) Ископаемые переходные формы – это формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп.

Поиски и детальные описания таких форм служат важными доказательствами филогенеза отдельных групп.

Яркий представитель переходных форм – ископаемая *Ichthyostega* (рис.18), жившая в девоне и позволяющая связать рыб с наземными позвоночными. Наиболее древние наземные позвоночные из группы стегоцефалов также сохраняют некоторые рыбообразные черты.





Рис.18. *Ichthyostega*



Рис.19 *Archaeopteryx*

Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские первоптицы *Archaeopteryx* (рис.19) с длинными, как у рептилии, хвостом, несросшимися позвонками и брюшными рёбрами, развитыми зубами. Но это были уже настоящие птицы: тело покрыто хорошо развитыми перьями, передние конечности превращены в типичные крылья

Ещё один пример – переходная форма от рептилий к млекопитающим, звероподобная рептилия *Limnaea* из группы терапсид. Развитие большой зубной кости, вторичного костного нёба, типичная для млекопитающих дифференцировка зубов, как и многие другие черты, делали облик этого животного похожим на хищных млекопитающих. Но по ряду основных черт строения и образу жизни это были настоящие рептилии.

2) Палеонтологические ряды – ряды ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза.

По числу найденных промежуточных звеньев такой ряд может быть более или менее подробным, но во всех случаях это должен быть именно ряд форм, близких не только основными, но и частными деталями строения и, несомненно, генеалогически связанных друг с другом в процессе эволюции.

На примере анализа ствола лошадиных видна постепенность процесса эволюции: сменяющие друг друга ископаемые формы приобретали всё большее сходство с современными. При сравнении эоценового эогиппуса с современной лошадью трудно убедительно доказать их филогенетическую связь. Наличие многих последовательно сменяющих друг друга форм на обширных пространствах ряда континентов (Северной Америки и Евразии)

позволило построить филогенетический ряд лошадиных с высокой степенью достоверности.

### 3) Последовательность ископаемых форм.

Палеонтологические ряды конструируются на основании анализа отдельных разрозненных находок, относящихся к разным территориям. При этом всегда вероятно, что какие-то формы, жившие в прошлом, выпадают из-за отсутствия достаточно представительного материала. Но при определённых благоприятных обстоятельствах все вымершие формы сохраняются в ископаемом состоянии в одном и том же месте. При послойном анализе таких отложений можно получить истинную последовательность возникновения и изменения форм в эволюции.

## **3.6.2 Биogeографические доказательства**

### 1) Сравнение флор и фаун

Фауна млекопитающих, характерная для Восточной Европы, сохраняется в основном такой же и за Уралом – в Северной Азии. Это объясняется тем, что на всей огромной территории Северной Евразии нет особых преград для расселения крупных и средних по величине млекопитающих. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой Северной Азии, и различие не превышает родового ранга. Для фауны Северной Америки, так же как и для фауны Северной Евразии, характерны такие млекопитающие, как лоси, куницы, норки, россомахи, белые медведи, пищухи, летяги, бурундуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий «мост» между отделёнными ныне континентами Евразии и Северной Америки – Берингия. Всего лишь миллион лет назад эти континенты были связаны друг с другом.

Если же сравнивать фауну млекопитающих Северной и Южной Америки, то можно заметить, что, несмотря на большую территориальную

близость этих континентов, различия между фаунами оказываются огромными: число эндемичных родов Южной Америки достигает 80%. Только здесь живут ленивцы, муравьеды, броненосцы – представители отряда неполнозубых млекопитающих. Не меньшие отличия и орнитофауны Южной Америки. Такое своеобразие животного населения этой части планеты объясняется тем, что на протяжении десятков миллионов лет Южная Америка была полностью изолирована от остальных континентов.

В сходном положении оказалась и Австралия: на протяжении более 120 миллионов лет она не соединялась с другими материками. За это время на австралийском материке самостоятельно, без влияния со стороны других фаун, развивались сумчатые и клоачные млекопитающие.

Такой же анализ возможен и для растений данных континентов. Всё это показывает, как тесно связаны особенности видового состава отдельных районов планеты с историей этих территорий.

## 2) Островные формы

Флора и фауна островов оказывается тем более своеобразной, чем глубже и дальше эти острова были изолированы от основной суши. Так, например, сравнительно недавно потерявшие связь с материком Британские острова имеют фауну с небольшим числом возникших именно здесь видов. К последним относится куропатка-граус (*Lagopus scoticus*), два вида полёвок, несколько пресноводных сигов и некоторое число мелких насекомых. С другой стороны, давно обособившийся от африканского континента Мадагаскар имеет фауну настолько своеобразную, что выделяется в особую зоогеографическую подобласть: из 36 родов млекопитающих 32 рода эндемичны; из 127 родов птиц эндемична почти половина.

Детальный анализ островной фауны позволяет убедительно доказать пути эволюции группы близких видов. Со времени Ч. Дарвина классическим примером такого рода считается эволюция галапагосских вьюрков (*Fringillidae*). 14 видов этих вьюрков обитают ныне на Галапагосах и острове Кокос. Какой-то предок современных галапагосских вьюрков попал сюда,

вероятно, задолго до других воробьиных птиц и обитал в изоляции от континентальных видов. Этот предковый вид освоил практически все адаптивные зоны. Один из предковых видов галапагосских вьюрков попал на остров Кокос, не образовав новых форм, поскольку, несмотря на разнообразие местообитаний, отдельные части видового населения не изолированы и могут широко скрещиваться.

### 3) Реликты

О флоре и фауне далёкого прошлого Земли свидетельствуют и реликтовые формы. *Реликты – отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох.* Среди животных одной из наиболее ярких реликтовых форм является



Рис.20. Гаттерия (*Sphenodon punctatus*)

гаттерия – единственный представитель целого подкласса рептилий.

В ней отражены черты рептилий, живших на Земле десятки миллионов лет назад – в мезозое.

Гаттерия живёт в глубоких норах на островах залива Пленти (Новая Зеландия).

Другой известный реликт – кистепёрая рыба латимерия (*Latimeria chalumnae*), сохранившаяся малоизменённой с девона в прибрежных водах Восточной Африки.



Рис.21. Латимерия (*Latimeria chalumnae*)

Среди растений реликтом может считаться гинкго, ныне распространённое в Китае и Японии только как декоративное растение. Облик этого растения даёт нам представление о древесных формах, вымерших в юрском периоде.



Рис.22. Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*)

### **3.6.3 Сравнительно-анатомические доказательства**

#### **1) Рудиментарные органы и атавизмы**

В строении практически любого организма можно найти органы или структуры, сравнительно недоразвитые и утратившие былое основное значение в процессе филогенеза; такие органы или структуры называют *рудиментарными*. Рудиментарные задние конечности питона указывают на происхождение безногих змей от предков с развитыми конечностями.

У человека имеется много рудиментарных органов. Это ушные мышцы и мелкая мускулатура, поднимающая основание волосяных фолликулов (у человека осталась лишь способность образования «гусиной кожи»). У диких млекопитающих поднятие волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение.

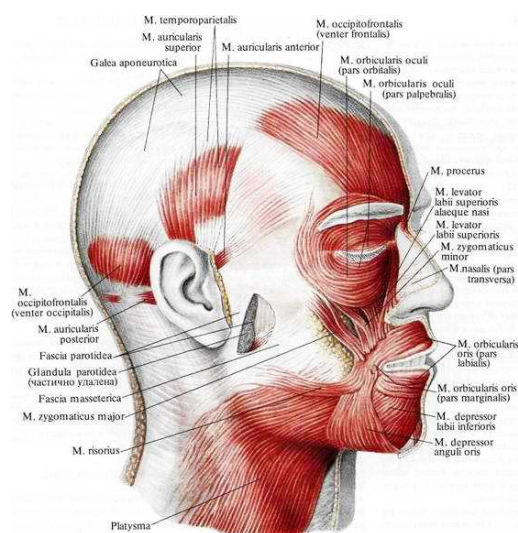


Рис.23. Ушные мышцы человека

Иногда рудиментарные органы могут достигать (у некоторых особей внутри вида) таких значительных размеров, что напоминают особенности строения предковых форм. *Орган или структура, показывающие «возврат к предкам», называются атавистическими.*

У человека атавизмами являются хвост, мощный волосяной покров на поверхности тела, наличие не двух, а нескольких пар сосков и т.п. Развитие у лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) настоящих боковых пальцев, так же как и развитие у китообразных выступающих на поверхность тела задних конечностей, - примеры атавизмов.

Отличие рудиментарных органов от атавизмов состоит в том, что первые встречаются у всех членов данной популяции, вторые – лишь у немногих особей. Разное функциональное значение – еще одно отличие атавизмов от рудиментов. Каким бы незначительным ни был рудиментарный орган, он всегда выполняет определённую функцию. Тазовые кости китообразных служат местом прикрепления мышц, обеспечивающих

нормальную работу анального отверстия и половых органов, аппендикс у человека – органом лимфотворения. Атавизмы же – все без исключения – не несут каких-либо специальных функций, важных для вида.

## 2) Сравнительно-анатомические ряды

На рис.24 изображён ряд конечностей современных непарнокопытных млекопитающих: тапира, носорога, лошади, - показывающий путь эволюции,

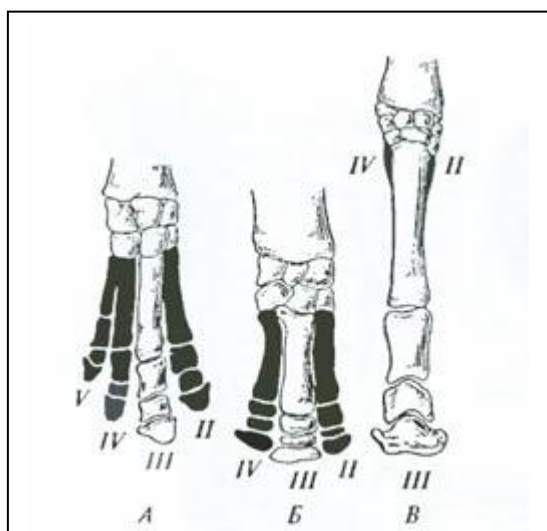


Рис.24. Сравнительно-анатомический ряд: А – передние конечности тапира (*Taipirus*), Б – носорога (*Ceratotherium*); В – лошади (*Equus*); II–V – пальцы

приведший к возникновению однопалой ног у лошади.

При переходе от обитания во влажных тропических лесах (тапир) к жизни в саванне (носорог) происходит редукция пальцев до трёх. При переходе к жизни на открытых пространствах (лошадь) редукция пальцев идёт ещё дальше – до сохранения лишь единственного центрального пальца, т.к. с биомеханической точки зрения хождение на одном пальце чрезвычайно выгодно для обеспечения мгновенного

отталкивания и быстрого бега.

Сравнение современных однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих позволяет представить основной путь эволюции зверей – от откладывания яиц (ехидна и утконос) к рождению живых, но очень недоразвитых детёнышей (сумчатые) и, наконец, к соединению организма зародыша с организмом матери (плацентарные).

## 3) Переходные формы

Несмотря на то, что между крупными естественными группами животных, растений и микроорганизмов, как правило, существуют глубокие разрывы, вызванные вымиранием промежуточных форм, в ряде случаев, мы обнаруживаем переходные формы. Существование форм, сочетающих в

своём строении признаки разных типов организации и занимающих поэтому промежуточное систематическое положение, определяется общим родством организмов. При таком родстве между отдельными, далеко отошедшими друг от друга крупными ветвями древа жизни могут существовать мелкие ветви, носящие промежуточный характер.

Одним из примеров переходных форм между оболочниками (наиболее примитивной группой хордовых) и позвоночными животными служит род ланцетников, для которых характерны все основные признаки хордовых, но развиты они незначительно.

Существование промежуточных форм в современном органическом мире – доказательство единства организации крупных стволов древа жизни и единства их происхождения.

4) Гомология и аналогия органов (см. раздел эволюция групп, стр.71-72).

### **3.6.4 Эмбриологические доказательства**

#### 1) Выявление зародышевого сходства

В первой половине XIX века Карл Бэр сформулировал «закон зародышевого сходства»: *чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами.*

Например, на ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных не отличаются друг от друга. Лишь на средних стадиях развития в сравниваемом ряду у зародышей появляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на её более поздних стадиях – особенности рептилий птиц и млекопитающих (рис.25).



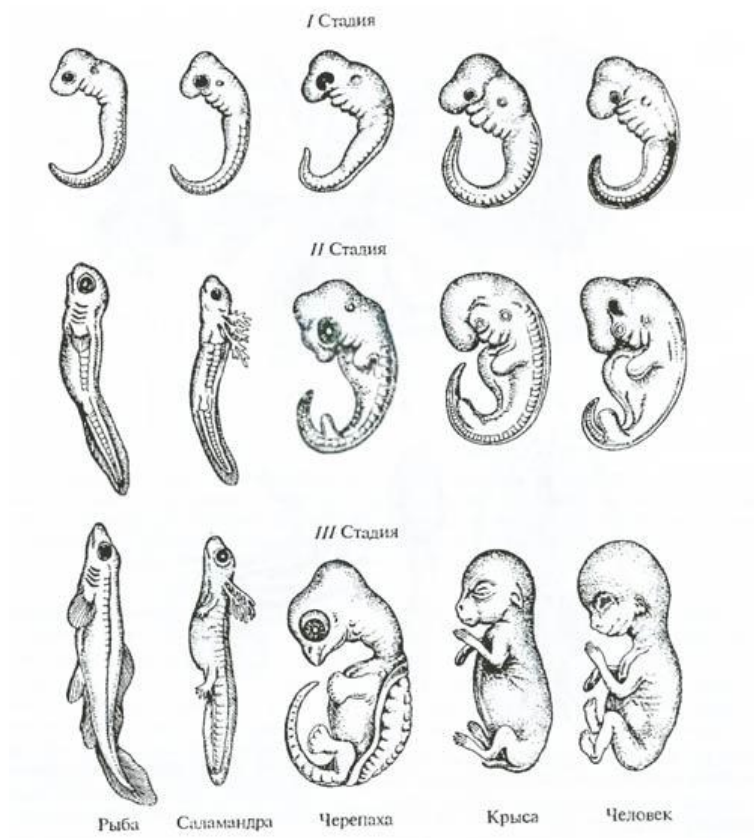


Рис.25. Явление зародышевого сходства. Эмбрионы всех позвоночных на ранних стадиях развития более сходны друг с другом, чем на более поздних. Размеры изображенных существ различны и некоторые детали опущены

Вскоре после открытия К. Бэр Ч. Дарвин показал, что явление зародышевого сходства свидетельствует об общности происхождения и единстве начальных этапов эволюции сравниваемых форм.

## 2) Принцип рекапитуляции

Явление зародышевого сходства позволило Ч. Дарвину и Э. Геккелю заключить, что в процессе онтогенеза как бы повторяются (рекапитулируют) многие черты строения предковых

форм: на ранних стадиях развития повторяются признаки более отдалённых предков, а на поздних стадиях – близких предков (или более родственных современных форм).

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Они проходят также стадию однослойного «шара» - ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (например, вольвокса). У всех позвоночных животных на определённой стадии развития существует хорда; вероятно у предков позвоночных хорда существовала всю жизнь.

Зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыш рыб, амфибий (вплоть до развития образований, напоминающих жаберные щели

рыб), на более поздних стадиях развития – на плод человекообразных обезьян. Эта эмпирическая закономерность – основа биогенетического закона (Э. Геккель, Ф. Мюллер), который гласит, что *онтогенез есть краткое повторение филогенеза*.

### **3.6.5 Генетические доказательства**

Генетические доказательства эволюции весьма разнообразны. Это и прямое определение генетической совместимости сравниваемых форм (например, посредством гибридизации), и анализ цитогенетических особенностей организмов.

Изучая повторные инверсии в определённых хромосомах у разных популяций одного и того же или близких видов можно с большой точностью восстановить последовательность возникновения таких инверсий, т.е. доказать микрофилогенез таких групп. Анализ числа и особенностей строения хромосом в группах близких видов часто позволяет выявлять направления возможной эволюции генома таких форм, т.е. выяснить их эволюционные взаимоотношения.

### **3.6.6 Молекулярные доказательства**

Начиная с середины XX века биохимические и молекулярно-биологические доказательства вышли на передовые рубежи в обосновании эволюционного процесса.

Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геном человека и других видов. Все живые организмы имеют одинаковые механизмы записи, передачи, считывания наследственной информации, использование одного и того же генетического кода, что свидетельствует о происхождении всего живого от одного общего предка.

На молекулярном уровне процесс эволюции связан с изменением состава нуклеотидов (в ДНК и РНК) и аминокислот (в белках). На

современном этапе развития молекулярной биологии можно анализировать число различий в последовательностях элементов нуклеиновой кислоты или белка разных видов, судить по этому показателю о степени их отличий. Поскольку каждая замена аминокислоты в белке может быть связана с изменением одного, двух или трёх нуклеотидов в молекуле ДНК, компьютерными методами можно вычислить максимальное и минимальное число нуклеотидных замен, необходимых для замещения аминокислот в белке.

Получаемая таким образом информация в дальнейшем анализируется и на её основе можно установить степень различий (меру эволюционной дивергенции) макромолекул при сравнении ряда организмов.

Другим методом доказательства эволюционного процесса на молекулярном уровне является оценка эволюционных изменений по степени сходства первичной структуры нуклеиновых кислот у различных групп организмов посредством гибридизации ДНК. Хотя около 90% ДНК не кодирует белков, тем не менее изучение ДНК позволяет оценивать филогению генов. Нуклеотидные последовательности позволяют судить об эволюции генов точнее, чем другие методы молекулярной биологии. Расщеплённая на отдельные нити ДНК одного организма «гибридизируется» с молекулами ДНК другого вида и в зависимости от того, насколько различаются последовательности нуклеотидов, гибридизация захватывает большие или меньшие участки нитей ДНК. Этим достигается количественная оценка эволюционных изменений, происшедших со сравниваемыми видами. ДНК человека оказывается гомологичной ДНК макаки на 66%, быка – на 28, крысы – на 17, лосося – на 8, бактерии кишечной палочки – на 2%.

Изучение особенностей эволюции на молекулярном уровне привело к идее *молекулярных часов*, не только отражающих, но и регулирующих эволюционный процесс. Такие расчёты основаны на предположениях о накоплении изменений в информационных макромолекулах с постоянной скоростью. Используя факт постоянства скорости замен в конкретном белке,

можно вычислить абсолютное время существования того или иного вида, установить момент дивергенции видов, родов или более крупных таксонов.

Молекулярные данные представляют нам самые убедительные свидетельства эволюции и показывают, что все современные виды организмов связаны между собой родственными отношениями.

### 3.7 Общая схема филогенетического цикла (эволюции таксона)

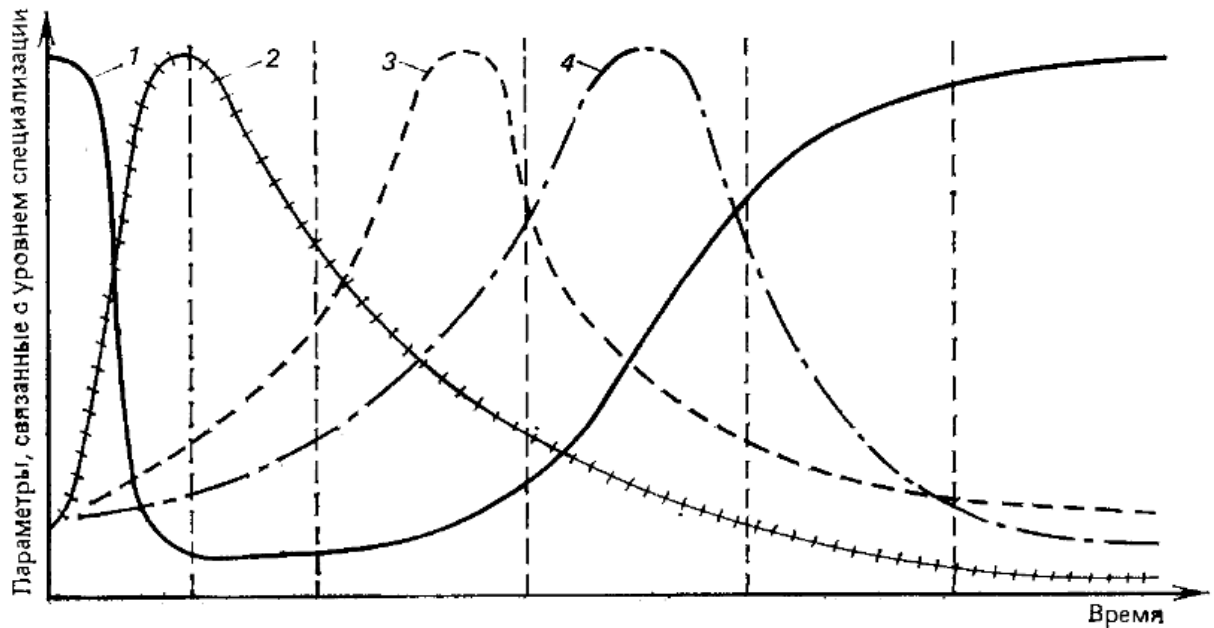


Рис.26. Схема филогенетического цикла

#### 1) Фаза роста.

Появление нового старшего таксона - это выход в новую адаптивную зону. Сначала в адаптивной зоне имеется много свободного пространства и ничто не сдерживает экспансию видов-пионеров. Стабилизирующий отбор слаб, изменчивость - велика. Происходит быстрая адаптивная радиация - виды-пионеры "расхватывают" адаптивную зону крупными пластами. Намечаются как бы "вчерне" все основные направления морфо- и экогенеза формирующегося таксона. Виды-пионеры обычно имеют большие ареалы и очень устойчивы (по крайней мере, у морских животных). Это неспециализированные виды, очень изменчивые и пластичные, но во многом "примитивные". Очень похожая ситуация складывается в биоте после крупных вымираний. По всей видимости, на этом этапе слабеют механизмы

репродуктивной изоляции, большую роль может играть гибридизация и горизонтальный перенос генов.

## 2) Фаза расцвета.

По мере заполнения адаптивной зоны межвидовая конкуренция обостряется. Это ведёт к экологической и морфологической специализации видов. Видовые ниши сжимаются и дробятся. Виды, появляющиеся на этом этапе, более конкурентоспособны, но менее устойчивы к переменам среды (об этом можно судить по сокращению их ареалов и средней продолжительности существования). Складывается механизм обратной связи между вымиранием видов и появлением новых: когда одни виды вымирают, на их место быстро "приходят" новые, чаще всего - из числа ближайших родственников. Таким образом, таксон может поддерживать свое разнообразие на более-менее постоянном уровне довольно долгое время, если не произойдёт катастрофического изменения среды, и если межвидовая конкуренция не станет слишком острой и не приведет к необратимой специализации и полной утрате пластичности.

## 3) Фаза упадка.

Специализация видов может пойти слишком далеко. Виды в погоне за повышением конкурентоспособности теряют не только способность переносить резкие колебания среды, но и эволюционную пластичность (как первое, так и второе во многом определяется изменчивостью), и тогда они уже не могут занимать новые ниши, даже если они освобождаются. Появление новых видов перестает компенсировать вымирание старых (а вымирание усиливается из-за снижения устойчивости к переменам). Начинается спад разнообразия.

## 4) Реликтовая фаза.

Иногда от таксона могут остаться только единичные виды - реликты, которые существуют порой еще очень долго после того, как таксон, фактически, прекратил свое существование. Как ни странно это может показаться, в качестве реликтов часто сохраняются вовсе не самые

"совершенные" и "приспособленные", а наоборот - самые примитивные. Это логично, поскольку именно эти представители – самые древние, "пионерные" виды обладают самой высокой изменчивостью, устойчивостью, и самыми широкими потенциальными нишами - они слабы в конкуренции с себе подобными, но устойчивы к изменениям среды.

#### **4. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА СИСТЕМ ОРГАНОВ ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА**

Особенности морфологии и физиологии современных организмов представляют собой результат исторического развития – филогенеза.

*Филогенез* - историческое развитие мира живых организмов, как в целом, так и отдельных таксономических групп. Термин «филогенез» ввел Э. Геккель в 1866 г.

##### **4.1 Эволюционная морфология и её задачи**

Закономерности филогенетических преобразований изучает область науки, получившая название *эволюционной морфологии*. Она возникла в конце XIX века на базе трех самостоятельных наук: сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии, которые лежат в основе метода *тройного параллелизма* – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии.

*Палеонтология* изучает останки вымерших форм, по которым судят о последовательной смене форм животного мира на Земле.

*Сравнительная анатомия* изучает строение сходных органов взрослых форм животных, относящихся к различным систематическим группам.

*Сравнительная эмбриология* сопоставляет зародышевое развитие организмов, поскольку сходство эмбрионов нередко проявляется более отчетливо, чем взрослых форм.

Перед эволюционной морфологией стоят три главные задачи:

- 1) установление фактов повторения – рекапитуляции предковых форм, т. е. преемственности строения или развития, позволяющего выявить родственные связи между организмами;
- 2) установление способов и направлений филогенетических преобразований в процессе эволюции;
- 3) выявление связи между характером изменений и условиями существования.

#### **4.2 Главные принципы и предпосылки эволюционных преобразований органов**

Для каждого органа характерна *мультифункциональность*, а для функции – *способность изменяться количественно*.

1) Мультифункциональность органов. Большинство органов одновременно выполняют несколько функций, одна из которых является главной, в то время как остальные – второстепенными. В настоящее время не известен ни один монофункциональный орган. Напротив, число известных нам функций, присущих тому или иному органу или структуре, имеет тенденцию «увеличиваться». Даже такой специализированный орган, как крылья летучих мышей, несёт функции не только полёта, но и схватывания добычи по принципу сачка (у настоящих летучих мышей); терморегуляции (у тропических летучих лисиц); продуцента витамина D, образующегося в основном в кожном покрове, и, наконец, органа осязания.

Прежде считалось, что маленький хвост у некоторых оленей действует как шторка, открывающая белое подхвостье, которое служит ориентиром для бегущих сзади оленей в густом лесу. Этологические исследования показали, что ещё большее сигнальное значение имеет само помахивание хвостом, при котором развеивается вокруг резко пахнущий секрет хвостовых желёз.

Мультифункциональность проявляется и на молекулярном уровне: молекулы белков полифункциональны.

Нужно отметить, что мультифункциональность характерна не только для эктосоматических (в широком понимании – внешних) органов, но и для эндосоматических (внутренних). Селезёнка млекопитающих не только орган кроветворения, но и важнейшая железа внутренней секреции. Пищеварительный тракт – не только орган пищеварения, но и важнейшее звено в цепи органов внутренней секреции, а также важное звено в лимфатической и кровеносной системах.

## 2) Количественные изменения функций.

Любые формы жизнедеятельности имеют не только качественную, но и количественную характеристику. В применении к функционированию того или иного органа или структуры это означает, *что одна и та же функция может проявляться с большей или меньшей интенсивностью*. Так, в природе всегда существуют те или иные степени проявления каждой из известных функций; функция бега выражена сильнее у одних видов млекопитающих и слабее – у других. То же самое наблюдается и внутри одного вида: по любому из свойств всегда существуют количественные различия между особями вида (например, по остроте зрения, силе, особенностям терморегуляции и т.п.).

Часто количественные изменения функции обусловлены уменьшением или увеличением числа или размера однородных структур, которым присуща данная функция. Так интенсивность дыхания клетки зависит от числа митохондрий.

Эти две фундаментальные особенности – мультифункциональность органов и способность количественного изменения функции – и лежат в основе всех принципов филогенетического изменения органов.

В основе эволюционных преобразований структур лежат процессы дифференциации и интеграции.

Сущность процесса *дифференциации* заключается в том, что первоначально однородная структура подразделяется на обособленные части, приобретающие различное строение, и, одновременно различные, более



частные, функции по сравнению с исходной структурой. Благодаря таким филогенетическим дифференцировкам орган из простого становится сложным, а функции органа более разнообразными, что расширяет возможности приспособления организма к среде.

Примером дифференциации является изменение пищеварительной трубки в подтипе позвоночных. В процессе эволюции пищеварительный тракт подразделяется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, двенадцатиперстную кишку с печенью и поджелудочной железой, тонкий и толстый кишечник. В различных отделах пищеварительной трубки пища подвергается определённым видам воздействия, что приводит в общей сложности к более полной переработке и повышению усвояемости пищи. Более высокая степень усвояемости пищи, в свою очередь, обеспечивает более высокий уровень жизненных процессов и, следовательно, жизнедеятельности.

Дифференциация неразрывно связана с процессом *интеграции* – усиления взаимозависимости частей организма.

Обособляющиеся части специализируются на выполнении одной, более узкой функции исходного органа и в связи с этим в своём существовании становятся более зависимыми от остальных компонентов организма. Поэтому параллельно дифференциации происходит интеграция, нарастает степень соподчинения частей организма между собой и подчинение их организму как целостной системе. Принцип интеграции составляет основу функциональной кооперации отдельных структур и органов.

### **4.3 Способы преобразования органов и функций**

Известно более полутора десятков способов (модусов) эволюции органов и функций. Рассмотрим важнейшие из них.

1) Усиление главной функции происходит очень часто в ходе эволюции отдельных органов. При этом оно достигается двумя путями: либо посредством изменения строения органа, либо увеличением числа

компонентов внутри одного органа. Примеры первого рода – усиление функции мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечнополосатой. Примеры второго рода – усиление функций клеток с увеличением развития соответствующих органелл, развитие млечных желёз у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения числа отдельных долек, вместе составляющих более мощную железу. Другим примером того же рода является увеличение дыхательной поверхности лёгких наземных позвоночных в процессе филогенеза в результате значительного увеличения числа альвеол.

2) Ослабление главной функции – столь же обычный эволюционный процесс, как и её усиление. При переходе китообразных к водному образу жизни у их предков ослаблялась терморегуляционная функция волосяного покрова (у современных китообразных волосяной покров практически исчез). Это ослабление было связано с постепенным сокращением числа волос на поверхности тела.

3) Смена функций. Смена главной функции – один из наиболее общих способов эволюции органов. У ряда насекомых яйцеклад превращается в жало; главная функция, первично связанная с размножением, замещается функцией защиты. Плавательный пузырь кистепёрых рыб в процессе эволюции превратился в орган дыхания атмосферным воздухом. Также, у предков позвоночных кожные чешуи при переходе на челюсти приобрели функцию зубов.

4) Уменьшение числа функций наблюдается в процессе эволюции главным образом при специализации какого-либо органа или структуры. Конечности предков китообразных несли много функций (опора на субстрат, рытьё, защита от врагов и многие другие). С превращением ноги в ласт большинство прежних функций исчезло.

5) Увеличение числа функций. При увеличении числа функций главная функция, как правило, не меняется, а дополняется другими. Так, например, основная функция жабр у пластинчатожаберных моллюсков

(*Lamellibranchia*) – дыхание. Но у ряда форм в процессе эволюции жабры выполняют добавочные функции по транспортировке частиц пищи с током воды к ротовому отверстию, а у самок используется как выводковая полость для развития личинок.

6) Разделение (расширение) функций и органов можно проиллюстрировать распадением единого непарного плавника, характерного для далёких предков всех рыб, на ряд самостоятельных плавников, обладающих определёнными частными функциями: передние и брюшные плавники становятся в основном рулями глубины и поворотов.

7) 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..*

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).

8) Активацию функций, или превращение пассивных органов в активные можно показать на примере развития подвижных плавников рыб из боковых кожных складок.

9) Олигомеризация органов и концентрация функций – уменьшение числа многочисленных однородных органов, структур, связанное, как правило, с интенсификацией функции, - широко наблюдается в эволюции. Например, у многих групп позвоночных отдельные, прежде самостоятельные крестцовые позвонки сливаются с тазовыми костями в прочный неподвижный блок, обеспечивая усиление опорной функции центрального звена заднего пояса конечностей.

10) Полимеризация органов. При полимеризации происходит увеличение числа однородных органов или структур. Этот принцип осуществляется при вторичном возникновении многочисленных хвостовых позвонков у длиннохвостых млекопитающих (приводит к усилению подвижности хвоста).

Исследования филогенеза указывают, что в ходе эволюции могут наблюдаться *гетеротопии*, которые заключаются в изменении места закладки органа или смещении его относительно главных осей тела. Так, сердце птиц и млекопитающих смещается в грудную полость, передние конечности высших позвоночных смещены более кзади, чем грудные плавники рыб.

Филогенетические преобразования проявляются также в виде *гетерохроний* – изменения времени закладки органа. Так у высших позвоночных закладка сердца происходит раньше, чем у низших.

Для эволюции характерны явление гетеробатмии и компенсации органов и функций. Под *гетеробатмией* понимают неодинаковый эволюционный уровень развития частей органа или организма. Связь органов движения с органами опоры в эволюции животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции. Эти системы органов относятся к разным координационным цепям в эволюции, они могут меняться относительно самостоятельно, асинхронно. Такое положение ведёт

к возможности осуществления разных темпов специализации систем органов в организме.

*Компенсация.* Принципиально сходные с гетеробатмией явления наблюдаются и в эволюции каждой крупной системы органов; быстрое изменение одних органов может компенсировать длительное отставание темпов изменения других органов той же системы.

Например, у ряда грызунов специализация системы органов пищеварения к определённому образу жизни затрагивает в основном особенности строения желудка и в меньшей степени строения зубной системы. У других видов этой же группы млекопитающих приспособление может пойти в основном по пути изменения зубной системы (при меньшей трансформации кишечной трубки).

Явления гетеробатмии и компенсации органов и функций имеют большое эволюционное значение, так как благодаря способности изменяться частями орган и организм сохраняют резервные неспециализированные структуры, что может быть использовано в дальнейшем развитии и в ином направлении.

#### **4.4 Теория филэмбриогенезов**

Проблему взаимоотношений индивидуального развития организмов и их эволюции затрагивал уже Ч.Дарвин, подчеркивавший влияние естественного отбора на все стадии индивидуального развития и формирование под контролем отбора специфических личиночных приспособлений.

В эволюционно-морфологическом плане соотношение онтогенеза и филогенеза наиболее полно было рассмотрено А.Н. Северцовым в его *теории филэмбриогенезов* (1912-1939). *Филэмбриогенез – эволюционные изменения хода онтогенеза.*

По А.Н. Северцову, *филогенез представляет собой генетический ряд онтогенезов*: эволюционируют не только фенотипы взрослых организмов, но и их онтогенезы, или кратко – *филогенез есть эволюция онтогенеза.*

Изменчивость организмов проявляется на всех стадиях индивидуального развития и служит материалом для действия естественного отбора.

А.Н. Северцов разработал классификацию разных типов филогенетических изменений онтогенеза, которые он, прежде всего, разделил на ценогенезы и филэмбриогенезы. *Ценогенезы* представляют собой приспособления развивающегося организма к специфическим условиям эмбрионального или личиночного развития, которые не сохраняются во взрослом состоянии и не сказываются на особенностях последнего. Таковы, например, роговые зубы и жаберный фильтрационный аппарат личинок бесхвостых амфибий, плацента и зародышевые оболочки у эмбрионов млекопитающих и т.п. С другой стороны, *филэмбриогенезы* – это изменения онтогенеза, связанные с эволюционными преобразованиями каких-либо признаков взрослого организма. Филэмбриогенезы могут происходить как на самых поздних стадиях индивидуального развития (*надставка*, или *анаболия*), так и на средних (уклонение, или девиация) или на ранних (*архаллакис*) стадиях.

1) Анаболия – эволюционное изменение формообразования на поздних стадиях развития. Такие изменения широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры. С каждой новой анаболией прежние конечные стадии как бы передвигаются в глубь онтогенеза.

По способу анаболии шла эволюция конечностей лошадиных (Equidae), что доказывается рекапитуляцией в онтогенезе конечностей современной лошади стадий постепенной редукции боковых лучей конечности, весьма сходных с соответствующими филогенетическими стадиями. По способу анаболии, видимо, происходила и эволюция производных покровов у зауропсид: ранние стадии морфогенеза пера птиц полностью соответствуют морфогенезу роговой чешуи рептилий, а последующие стадии развития пера как бы продолжают этот морфогенез дальше состояния, достигнутого у пресмыкающихся в роговых образованиях их кожи.

2) Девиация – эволюционное отклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования.

В качестве девиации А.Н. Северцов рассматривал преобразование брызгальца (древней жаберной щели, находившейся у рыбообразных предков наземных позвоночных между челюстной и подъязычной дугами висцерального скелета) в полость среднего уха тетрапод.

Также примерами девиации служит развитие чешуй у акул и рептилий. Закладка чешуй у тех и других начинается с местного уплотнения нижнего слоя эпидермиса и скопления под ним соединительной ткани в виде сосочка. У акул сосочек по мере роста на средних стадиях эмбриогенеза образует зубец чешуи. В дальнейшем, поверхность сосочка покрывается костным веществом, выделяемым сосочком. У рептилий же после скопления соединительной ткани под эпидермисом на средних стадиях эмбриогенеза происходит девиация – начинается процесс не окостенения, а ороговения чешуй (приспособление к наземным условиям обитания).

3) Архаллаксис – эволюционное изменение начальных стадий формообразовательных процессов или изменения самих зачатков органов.

При этом наблюдается коренная перестройка в развитии органа, отклонение в развитии предков и потомков с самого начала.

Например, увеличение числа позвонков у змей, лучей плавников у некоторых видов рыб, числа зубов у зубатых китов – результат изменения числа зачатков на начальных стадиях развития.

Из сказанного выше следует, что эволюция посредством анаболии в целом более обычна, чем посредством девиации и тем более архаллаксиса. При этом следует иметь в виду, что между разными формами филэмбриогенезов нет отчетливых границ. Более того, некоторые эволюционные изменения, первоначально возникшие как изменения поздних стадий онтогенеза (анаболии), могут в ходе дальнейшей эволюции сместиться на более ранние стадии, т. е. вторично преобразоваться в девиации и архаллаксисы. Это может быть связано с необходимостью более

раннего выявления в онтогенезе нового адаптивного признака. Такой эффект достигается посредством более ранней онтогенетической активации соответствующих генов. Только на тех стадиях онтогенеза, которые не подверглись ценогенезам или филэмбриогенезам, сохраняется сходство с состоянием соответствующих стадий онтогенеза предков.

Ещё Э. Геккель показал, что изменения в онтогенезе в процессе эволюции могут возникать посредством гетерохроий – смещение времени закладки того или иного органа или структуры и гетеротопий – топографические смещения места закладки структуры. В качестве примера гетеротопий можно указать на изменение места закладки лёгких и плавательного пузыря у позвоночных, которые первично возникли из выростов, лежащих по бокам кишечника; у потомков лёгкие переместились на брюшную, а плавательный пузырь – на спинную сторону кишечника.

## 5. АНТРОПОГЕНЕЗ

*Антропогенез – раздел антропологии<sup>6</sup>, изучающий происхождение и эволюцию человека, становление его как вида, развитие его трудовой деятельности и речи, формирование человеческого общества.*

### 5.1 Становление представлений о происхождении человека

Представления о естественном происхождении человека от обезьяноподобных предков в результате эволюции существовали в Индии ещё три тысячи лет назад. Карл Линней (1735) впервые научно определил место человека, поместив его в класс млекопитающих и отряд приматов. Хотя сам Линней считал, что он отразил тем самым план Творца, распространение «Системы природы» было запрещено католической церковью. Ж.Б. Ламарк в «Философии зоологии» (1809) описывает последовательные этапы происхождения человека от обезьяноподобного предка. Однако основную роль в доказательстве животного происхождения

---

<sup>6</sup> Антропология – наука о человеке, занимает пограничное положение в системе естественных, гуманитарных и социальных наук.



человека сыграла публикация Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор (1871), которая содержала огромное число систематизированных фактов из разных областей биологии и палеонтологии, получающих естественнонаучное объяснение только в случае признания человека от ствола древних обезьян. Ч. Дарвин сформулировал *симмиальную теорию*, основываясь на том, что современный человек представляет собой последнее высокоорганизованное звено в цепи развития живых существ и имеет общих с современными человекообразными обезьянами далёких предков. Фридрих Энгельс (1820-1895) раскрыл соотношение биологических и социальных факторов в антропогенезе и разработал трудовую теорию, основные положения которой изложил в статье «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1896).

## 5.2 Место человека в системе животного мира

Царство *Animalia* – Животные

Подцарство *Metazoa* – Многоклеточные

Тип *Chordata* – Хордовые

Подтип *Vertebrata* – Позвоночные

Класс *Mammalia* – Млекопитающие

Подкласс *Eutheria* – Плацентарные

Отряд *Primates* – Приматы

Подотряд *Anthropoidea* – Высшие приматы

Семейство *Hominidae* – Гоминиды

Род *Homo* – Человек

Вид *Homo sapiens* – Человек разумный

Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорсальной полой нервной трубки, двусторонней симметрии в строении тела определяет принадлежность человека к типу хордовых (*Chordata*).

Развитие позвоночного столба, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей – к подтипу позвоночных (*Vertebrata*).

Теплокровность, развитие млечных желез, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих (*Mammalia*).

Развитие детёныша внутри тела матери и питание плода через плаценту определяют принадлежность человека к подклассу плацентарных (*Eutheria*).

Пятипалые конечности хватательного типа, подвижная ключица и шаровидный плечевой сустав, одна пара сосков, две генерации зубов в онтогенезе говорят о принадлежности человека к отряду приматов (*Primates*).

Увеличение числа крестцовых позвонков, которые срослись в одну кость – крестец, отсутствие хвоста, аппендикс, четыре группы крови и наличие резуса фактора, общие возбудители заболеваний, развитая мимическая мускулатура – всё это позволяет отнести человека к высшим приматам (*Antropoidea*).

Поскольку единственным современным представителем семейства гоминид (*Hominidae*) является человек, из его особенностей исторически были выделены три важнейшие системы, считающиеся истинно гоминидными. Эти системы были названы гоминидной триадой.

*Гоминидная триада* – совокупность трех отличительных признаков человека. Обычно выделяют две гоминидных триады.

#### Морфологическая:

1. абсолютное прямохождение;
2. развитие кисти, приспособленной к тонким манипуляциям;
3. развитие относительно большого головного мозга.

#### Психо-социальная:

1. абстрактное мышление;
2. членораздельная речь;
3. трудовая деятельность.

Современные человекообразные обезьяны – шимпанзе, горилла, орангутан, гиббоны – представляют формы, около 10-15 млн. лет назад уклонившиеся от линии развития, общей с человеком. По молекулярно-биологическим данным ближайшим к человеку из существующих приматов является шимпанзе. Геном шимпанзе отличается от генома современного человека менее чем на 1% всех нуклеотидов.

Выделяют следующие *движущие факторы антропогенеза*:

1) Биологические: мутации, борьба за существование, естественный отбор, изоляция, дрейф генов, популяционные волны.

2) Социальные: общественный образ жизни, трудовая деятельность, мышление, речь.

*Предпосылками антропогенеза являются:*

1. климатические;
2. географические;
3. физико-химические;
4. космические;
5. биологические.

### **5.3 Основные этапы антропогенеза**

Предполагают, что ближайшим общим предком человека и антропоморфных обезьян была группа дриопитеков (древесных обезьян), обитавших примерно 25-30 млн. лет назад.

**Дриопитеки.** Это большая группа человекообразных обезьян, близких к африканским шимпанзе и горилле (рис.27). Они были распространены в Европе и Африке. Рост около 60 см, масса тела до 35 кг. Объём головного мозга 350-380 см<sup>3</sup>. У них был сравнительно крупный головной мозг, их руки были отлично приспособлены для раскачивания на ветвях деревьев. Была хорошо развита хватательная функция передних конечностей, которая явилась предпосылкой к манипулированию предметами и превращения кисти в руку человека. Обитанию на деревьях благоприятствовала малая

плодовитость этих обезьян, у которых была высоко развита забота о потомстве благодаря стадному образу жизни и тесной связи матери и детёныша. Зубы имели сравнительно мало эмали. Обитали на границе леса и саванны. Передвигались на четвереньках. Питались мягкими листьями и плодами.



Рис.27. Дриопитеки

Примерно 25 млн. лет назад произошло разделение дриопитеков на две ветви, которые в дальнейшем привели к возникновению двух семейств: *понгид*, или *антропоморфных обезьян* (гиббон, горилла, орангутан, шимпанзе), и *гоминид* (людей).

Понгиды, оставаясь жить в лесу, сохранили древесный образ жизни. Предки же гоминид начали осваивать открытые пространства. На открытом пространстве потребовалась физическая перестройка организма обезьяны: преимущество получали те особи, которые могли дольше продержаться на двух ногах – в выпрямленном положении. В высокой траве для высматривания добычи и врагов такое положение тела более выгодно.

В период около 10 млн. лет назад немногие популяции должны были сделать следующий шаг, начав использовать орудия труда не от случая к случаю, а регулярно и постоянно. Возможно, именно это обстоятельство послужило причиной возникновения нового пучка форм человекообразных существ – австралопитеков (от лат. *australis* – южный, *pithecus* – обезьяна).

**Австралопитеки (стадия протантропа).** Первые представители жили в Северной и Восточной Африке, а позже заселили южную оконечность материка. сравнительно крупные существа 35-65 кг массой, 100-150 см ростом, на коротких ногах при выпрямленном положении тела. Масса мозга

450-550 г. Жили на открытых лесостепных пространствах и использовали примитивные орудия труда: из камня, костей, рогов, палок.

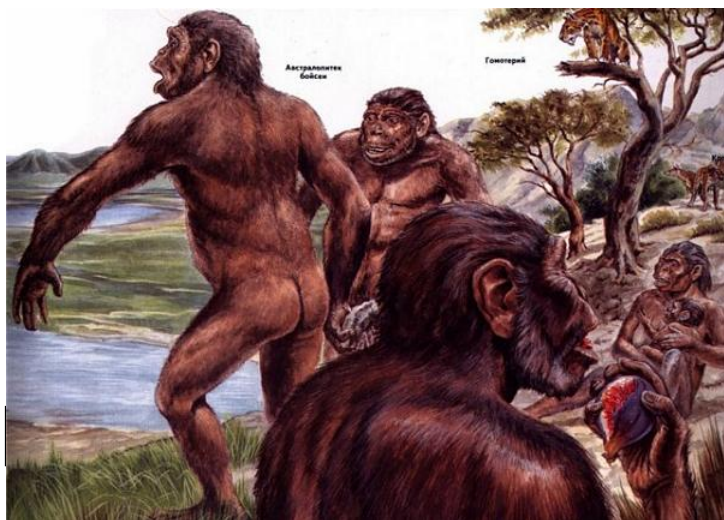


Рис.28. Австралопитеки

Значительное сходство с человеком у австралопитеков отмечается в строении зубов и зубной системы: клыки небольшие (в отличие от всех обезьян), зубы расположены в виде широкой, как у человека дуги. У большинства видов предкоренные зубы двубугорковые, как у человека.

В своём рационе имели твёрдую и жёсткую пищу, такую как орехи, семена и клубни, произрастающие в земле.

Одновременно существовало несколько разных видов австралопитеков, различающихся по величине и телосложению, строению зубов (более травоядные и более всеядные) и распространению. Наиболее вероятным «кандидатом» в непосредственные предки ствола рода *Номо*, по видимому, является менее дифференцированный афарский австралопитек, останки которого найдены в Эфиопии, в слоях возраста около 3,5 млн лет.

Не обладая узкой специализацией общего строения, австралопитеки дали начало более прогрессивной форме, получившей название человек умелый.

**Человек умелый.** Костные останки его были обнаружены в 1959 году в Танзании на склоне кратера Нгоронгоро в Олдовайском ущелье. В 1961-1977 гг. несколько десятков фрагментов сходной формы были найдены здесь же и в других местах Африки. Возраст этих находок около 2 млн лет. Рост этого существа достигал 150 см. Масса головного мозга была около 650 см<sup>3</sup>. В отличие от человекообразных обезьян и точно так же, как у современного человека, первый палец стопы Человека умелого не был отведён в сторону.

Это показывает, что морфологические перестройки, связанные с прямохождением, здесь полностью завершились. Концевые фаланги кисти *H. habilis* такие же короткие и плоские, как у современного человека.

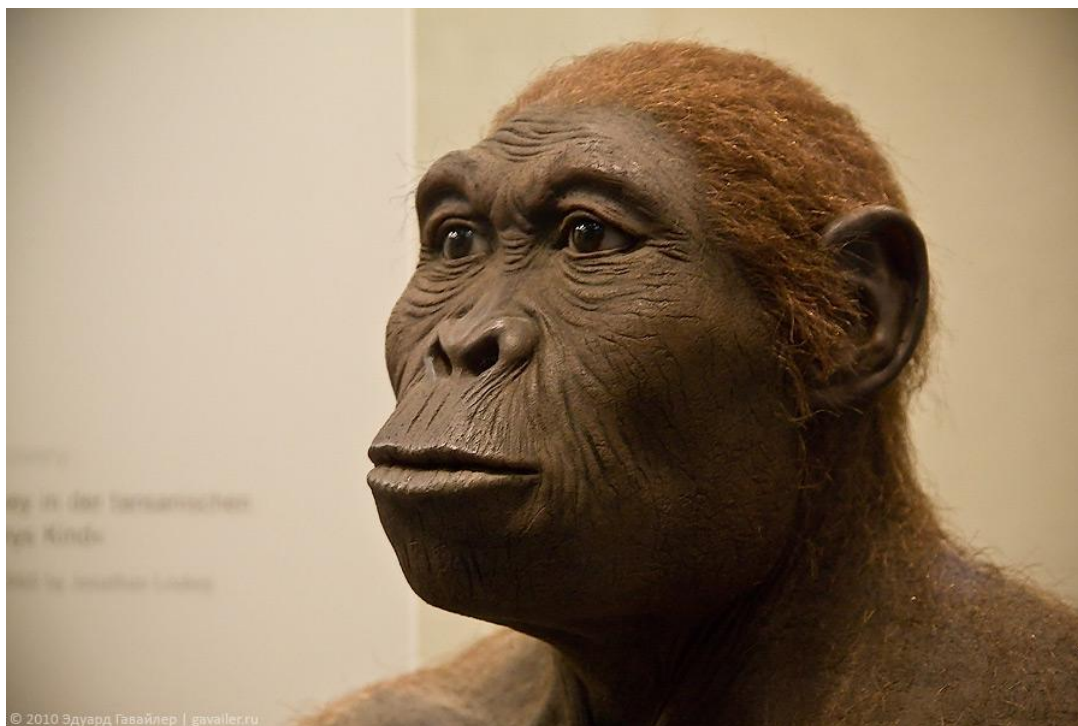


Рис.29. Человек умелый (*Homo habilis*)

Вместе с *H. habilis* были найдены грубые галечные орудия (хорошо выделанные из камня) и кости животных. Значение находок таких орудий огромно, так как *трудовая деятельность является границей, отделяющей человека от остальной природы*. находка *H. habilis* – творца галечниковой культуры – находка одного из первых вида человека на Земле.

Все названные особенности, вместе взятые, давали такие большие преимущества, что около 2 млн лет назад началось быстрое расселение *H. habilis* по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Восточной Азии. Расселяясь и попадая в новые условия существования, они образовывали отдельные изолированные формы. Все эти формы, названные *архантропами*, видимо относятся к одному большому виду *Homo erectus* – человек прямоходящий.

**Архантропы. Человек прямоходящий.** Жили примерно с 2 млн до 140 тыс. лет назад. Внешне они были похожи на современного человека, хотя по таким существенным чертам, как мощное развитие надбровного валика,

отсутствие настоящего подбородочного выступа, низкий покатый лоб и плоский нос, они ещё достаточно отличались от более поздних форм человека.



Рис.30. Человек прямоходящий (*Homo erectus*)

Масса их головного мозга (около 800-1000 г) значительно превосходила таковую *H. habilis*. Архантропы отличались развитой орудийной деятельностью. С помощью уже совершенных ручных рубил, обтёсанных с двух сторон, эти люди могли разделывать убитых животных. Они успешно охотились на слонов, буйволов, носорогов, оленей, грызунов, крупных птиц. Древние люди жили в основном в пещерах и были способны строить примитивные укрытия из крупных камней. На месте постоянных стоянок обычно использовали огонь. Трудовая деятельность, стадный образ жизни привели к дальнейшему развитию мозга. Судя по размеру мозга, они должны были обладать настоящей речью (рубежом для этого считается масса мозга, близкая к 750 г; именно при такой массе мозга овладевает речью современный ребёнок). Речь, несомненно, была очень примитивной, но это была речь, а не отдельные сигналы животных. Возникновение речи, основанное на трудовой деятельности и общественном образе жизни, должно

было дать мощный толчок развитию в том же прогрессивном направлении – выделении человечества из мира органической природы.

Сейчас изучено значительное число форм древнейших людей. Наиболее известные – *питекантроп* (Ява), *синантроп* (Китай), *гейдельбергский человек* (Средняя Европа), *атлантроп* (Алжир), *телантроп* (Южная Африка), *олдовайский питекантроп* (Центральная Африка).

Несмотря на всё большее сходство с современным человеком, древнейшие люди по ряду существенных морфологических принципов отличались от современного человека. Их эволюция направлялась ещё биологическими факторами, включавшими жёсткий естественный отбор, связанный с внутривидовой борьбой за существование. После периода максимального расцвета 600-400 тыс. лет назад эти формы исчезли, дав начало новым группам – палеоантропам (неандертальцам) и неантропам.

**Палеоантропы (неандертальцы).** Более чем в 400 местах Европы, Африки, Передней, Средней, Центральной и Восточной Азии, в Индонезии обнаружены останки существ, живших от 250 до 40 тыс. лет назад. Они занимают промежуточное положение между архантропами и ископаемыми формами *Homo sapiens* как по строению тела, так и по развитию культуры. По месту первой находки (долина реки Неандерталь близ Дюссельдорфа, Германия) их называли неандертальцами.



Рис.31. Неандертальцы



Для неандертальцев характерны низкий скошенный лоб и затылок, сплошной надглазничный валик, большое лицо с широко расставленными глазами, обычно слабое развитие подбородочного выступа. Крупные зубы, короткая массивная шея, сравнительно небольшой рост (155-165 см). Пропорции тела были близки к таковым у современных людей. Руки с широкими кистями и концевыми флангами с ногтями, более широкими, толстыми и крепкими, чем у современного человека. Позвоночник без изгибов. Объём мозга 1200-1400 см<sup>3</sup>, причём сильное развитие получили отделы, связанные с логическим мышлением. Извилины мало. Жили группами по 50-100 человек в пещерах, которые отвоёвывали у медведей, львов, гиен. Добывали огонь и одевались в шкуры. Охотились коллективно, методом облав на северных оленей, лошадей, слонов, медведей зубров. Появилось разделение труда.

Увеличение числа находок позволило выяснить, что неандертальцы – неоднородная группа. Неоднородность проявляется в том, что зачастую более древние по возрасту находки неандертальцев оказываются морфологически более прогрессивными, чем значительно более поздние формы.

Данный факт можно объяснить, если предположить, что представители одной из ветвей архантропов быстро вытеснили своих предков по всей Земле. Эта форма, в свою очередь, распалась на две главные расы. Одна из них – так называемые поздние неандертальцы – характеризовалась описанными выше признаками; они имели мозг, в котором, как и у архантропов, форма лобных долей была клювовидной. Скелет имел крупные остистые отростки позвонков – свидетельство мощно развитой туловищной мускулатуры.

Другая линия эволюции – ранние неандертальцы, или кроманьонцы.

**Неоантропы (кроманьонцы).** Первые находки обнаружены в 1868 году во Франции. Рост 180 см, объём мозга 1400-1600 см<sup>3</sup>. Жили 30-40 тыс. лет назад. Характеризовалась меньшим надбровным валиком, более тонкими

челюстями, высоким лбом, заметно развитым подбородком. Все эти грациальные черты в строении скелета свидетельствуют о менее мощном физическом развитии. Особенности строения мозга – развитие передних лобных долей и сокращение клювовидных долей – говорит о том, что эти существа вступили на путь, ведущий от орды к возникновению общества.

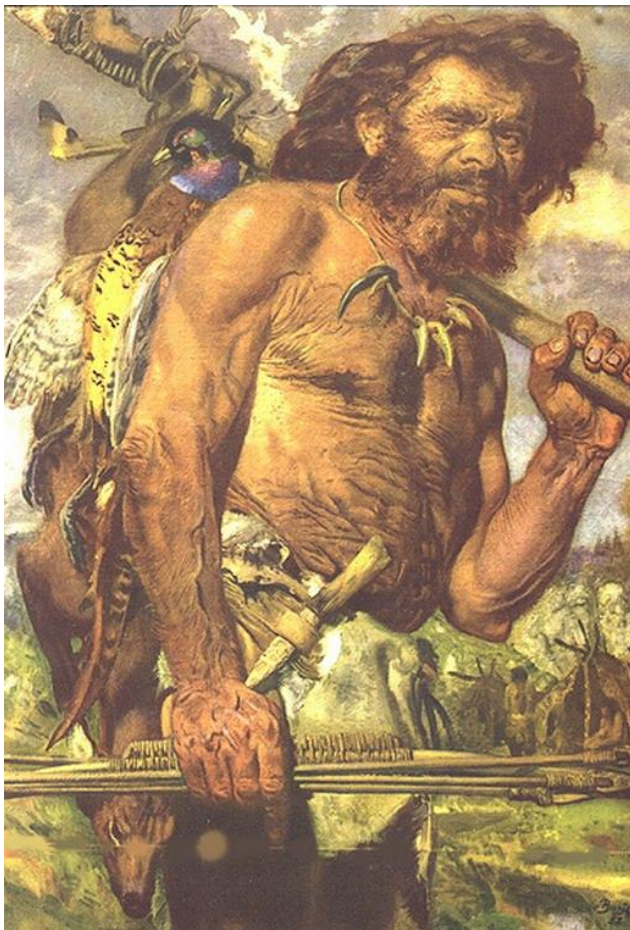


Рис.32. Кроманьонцы

Жили в естественных укрытиях – пещерах, гротах или в построенных жилищах из стволов деревьев. В жилищах использовались каменные светильники с жиром животных. Носили одежду, для изготовления которой использовали иглы. Занимались наскальной живописью (рисунки животных, сцены охоты), для которой использовали краски растительного и минерального происхождения. Имели значительно более совершенные орудия труда – ножи, дротики, скребки, проколки, изготовленные из рога, кости,

украшенные резьбой. Делали украшения из костей мамонтов. Была хорошо развитая членораздельная речь.

**Современные люди.** Появились после первой экологической катастрофы, когда были уничтожены все мамонты – основной объект охоты. Фигура их стала более стройной, несколько увеличился рост, лицевая часть черепа стала занимать меньшее место на голове. Величина головного не изменилась, однако в строении мозга произошли перемены: большое развитие получили зоны, связанные с развитием речи и сложной, конструктивной деятельностью. Человеческие племена, в которых был развит каннибализм,

быстро вымерли, так как в первую очередь съедали стариков – носителей опыта. Преимущества получили те орды и племена, которые заботились о стариках и поддерживали физически не таких сильных, но полезных своими умственными способностями особей (например, хороших следопытов и наблюдателей). Несомненно, на ранних этапах развития общества должен был существовать отбор, направленный к возникновению способности ставить превыше всего интересы племени, жертвовать собственной жизнью ради этих интересов. Поэтому выжили те популяции людей, которые имели «ген альтруизма».

### Основные этапы развития *Homo sapiens*

1) Небывалое духовное, психическое развитие Человека разумного. Только Человек разумный достиг такого уровня самопознания, который сделал возможным создание искусства

2) Вторым величайшим достижением эволюции Человека разумного были открытия, приведшие к неолитической революции – приручению животных и окультуриванию растений (около 11 тыс. лет назад). Эти события были наиболее крупными на пути овладения *Homo sapiens* окружающей средой. До этого человек был полностью зависим от среды при добычи пищи и одежды. Теперь зависимость приобрела иной характер – она стала осуществляться через контроль над некоторыми сторонами среды обитания.

3) Третьим крупнейшим этапом в истории современного человека была научно-техническая революция, в результате которой человек приобрёл власть над природой (последние 2 тыс. лет и особенно последние 3-4 столетия). Техническая мощь человечества ныне такова, что оно может по своему желанию менять условия существования в крупных районах нашей планеты, обеспечивать условия для жизни в районах, прежде недоступных (Арктика и Антарктика), в воздухе, на воде, в ближнем Космосе.

## 5.4 Видовое единство человека. Понятие о расах

Всё современное человечество принадлежит к единому полиморфному виду *Homo sapiens*. Единство человечества основано на общности происхождения, социально-психического развития, на неограниченной способности к скрещиванию людей разных рас, а также на практически одинаковом уровне общего физического и умственного развития представителей всех рас.

*Расы – это исторически сложившиеся ареальные группы людей, связанные единством происхождения, которое выражается в общих наследственных морфологических и физиологических признаках, варьирующих в определенных пределах.*

Вид *Homo sapiens* распадается на три большие расы: австрало-негроидную, европеоидную и монголоидную (табл.5).

Таблица 5

### Характеристика современных рас

Раса	Характерные особенности	Биологическое значение приспособлений
Негроидная	Тёмный цвет кожи, волнистые или кучерявые волосы, широкий и мало выступающий нос, поперечное расположение ноздрей, толстые губы, редкая растительность на лице и на теле.	Тёмная кожа лучше защищает от избыточного ультрафиолетового излучения, курчавые волосы способствуют защите от перегрева головы. Широкий и плоский нос способствует охлаждению горячего воздуха, а толстые губы увеличивают теплоотдачу.
Европеоидная	Светлая или смуглая кожа, прямые или волнистые мягкие волосы, узкий выступающий нос, тонкие губы, хорошее развитие растительности на лице у мужчин.	Светлая кожа эффективнее улавливает ультрафиолетовые лучи для лучшей выработки витамина D в условиях недостатка солнечного света. Высокий и длинный нос и тонкие губы способствуют максимальному сохранению внутреннего тепла.
Монголоидная	Смуглая или светлая кожа, прямые, часто жёсткие волосы, средняя ширина носа и губ, сильно выступающие скулы, крупные размеры лица, заметное развитие эпикантуса.	Косой и узкий разрез глаз спасал их обладателей от яркого солнца, резких сильных ветров, которые зачастую бываю на открытых степных пространствах. Плоское лицо с сильно развитой

		подкожной клетчаткой лучше помогает переносить неблагоприятные внешние условия окружающей среды.
--	--	--

Эти три главные расы различаются и распространением. До эпохи европейской колонизации негроидная раса была распространена в Старом Свете к югу от тропика Рака; европеоидная – в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии; монголоидная – в Юго-Восточной, Северной, Центральной и Восточной Азии, Северной и Южной Америке.

Данные расовые отличия – это биологические особенности, которые появились в связи с жизнью людей в разных природных условиях. Люди испытывали на себе разное влияние солнечного света, влажности воздуха, его температуры, пищи и т.д. Всё это отразилось на внешнем облике: цвете кожи и волос, форме волос головы, губ, носа, росте и весе, длине рук и ног. Также возникли физиологические различия в химическом составе крови, интенсивности обмена веществ. Следовательно, все эти приспособления возникли путём идиоадаптаций, а также в результате исторического и общественно-экономического развития человеческого общества.

Между этими большими расами, каждая из которых состоит из нескольких меньших, существуют переходные расы (рис.33).

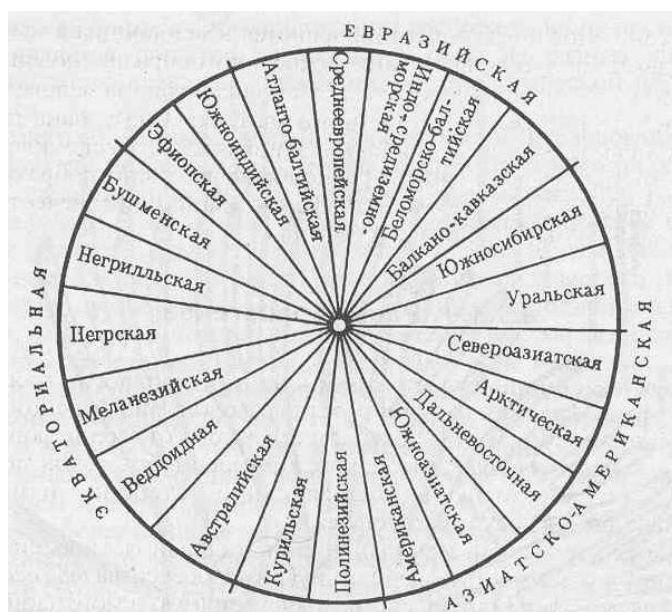


Рис.33. Классификация рас

Судя по ископаемым находкам и особенностям биохимического состава крови и другим признакам, негроидная и европеоидная расы несколько ближе друг к другу и, вероятно, имеют один общий корень. Облик таких «негро-европеоидов» близок к таковому современных австралийских аборигенов – людей со светлой и смуглой кожей, частично европеоидными, частично негроидными чертами лица. Разделение человечества на монголоидную и европеоидно-негроидную расы произошло раньше.

## Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятию «биологическая эволюция». Перечислите этапы истории развития теории эволюции.
2. В чем заключается значение работ Ж.Б.Ламарка для эволюционного учения? Назовите его основные ошибки.
3. В чем заключается суть дискуссии Ж. Кювье и Ж. Сент-Илера в Парижской Академии наук в 1830 г.?
4. В чем отличия теории Ч.Дарвина от представлений Ж.Б. Ламарка?
5. В чем заключается роль Альфреда Рассела Уоллеса в развитие эволюционных идей?
6. В чем заключались противоречия между генетикой и дарвинизмом в начале 20 столетия?
7. В чем принципиальные отличия синтетической теории эволюции от теории Ч.Дарвина?
8. Коротко охарактеризуйте элементарные факторы эволюции
9. Опишите формы видообразования.
10. Охарактеризуйте основные пути видообразования. Приведите примеры
11. Дайте определение понятия «вид». Перечислите критерии вида.
12. Охарактеризуйте типы темпов эволюции групп. Приведите примеры.
13. Охарактеризуйте главные направления эволюции.
14. Дайте понятие об аналогичных и гомологичных органах. Приведите примеры.
15. Опишите методы изучения эволюционного процесса.
16. Охарактеризуйте формы изоляции.
17. Опишите виды естественного отбора
18. Перечислите и кратко охарактеризуйте основные способы достижения биологического прогресса по Северцову А.Н.
19. Перечислите правила эволюции групп.
20. Перечислите и охарактеризуйте пути достижения биологического прогресса

21. Перечислите и охарактеризуйте формы эволюции групп
22. Опишите все формы борьбы за существование. Приведите примеры.



## Тестовые задания

### 1. БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН Э.ГЕККЕЛЯ И Ф.МЮЛЛЕРА УТВЕРЖДАЕТ

- а) возможность установления функций отдельных органов
- б) изменения в эмбриональном развитии влияют на филогенез
- в) возможность установления общих закономерностей эволюционного процесса
- г) онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза

### 2. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС

- а) уменьшение популяционных видов;
- б) увеличение численности;
- в) возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками
- г) расширение ареала;

### 3. КРИТЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА ОТНОСЯТСЯ К

- а) видам и надвидовым таксонам
- б) группе организмов;
- в) отдельной особи;
- г) популяции

### 4. К КРИТЕРИЯМ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА НЕЛЬЗЯ ОТНЕСТИ

- а) расширение ареала отдельной особи;
- б) увеличение численности;
- в) сужение экологической ниши
- г) увеличение количества дочерних таксонов;

### 5. ПУТЬ ДОСТИЖЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА, СВЯЗАННЫЙ С УПРОЩЕНИЕМ СТРОЕНИЯ И ФИЗИОЛОГИИ ОРГАНИЗМА

- а) арогенез
- б) катагенез
- в) аллогенез
- г) ценогенез

### 6. СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ – ЧАСТНЫЙ СЛУЧАЙ

- а) ценогенеза
- б) ароморфоза
- в) катагенеза
- г) идиоадаптации

7. ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИВОРОЖДЕНИЯ, ТЕПЛОКРОВНОСТИ - ПРИМЕР

- а) аллогенеза
- б) идиоадаптации
- в) ароморфоза
- г) ценогенеза

8. ПОВЫШЕНИЕ УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ ЭУКАРИОТ ПО СРАВНЕНИЮ С ПРОКАРИОТАМИ МОЖЕТ СЛУЖИТЬ ПРИМЕРОМ

- а) арогенеза
- б) аллогенеза
- в) катагенеза
- г) ценогенеза

9. ПРАВИЛО НЕОБРАТИМОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ГЛАСИТ

- а) биологические системы в ходе эволюции становятся более интегрированными
- б) в процессе филогенеза филогенетические группы распадаются на филогенетические стволы
- в) организмы не могут вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков
- г) для групп характерна прогрессирующая специализация

10. ИСЧЕЗНОВЕНИЕ У ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ И НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ – ПРИМЕР

- а) биологического прогресса
- б) эмбриоадаптации
- в) биологического регресса
- г) ароморфоза

11. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ У ЖИВОТНЫХ, ОСОБЕННОСТЕЙ КЛЮВА У ПТИЦ – ПРИМЕР

- а) эмбриоадаптации
- б) катагенеза
- в) ароморфоза
- г) идиоадаптации

12. ПРИМЕРОМ КАТАГЕНЕЗА МОЖЕТ СЛУЖИТЬ

- а) переход к паразитическому образу жизни
- б) покровительственная окраска насекомых
- в) возникновение вторичных яйцевых оболочек у Amniota
- г) повышение уровня организации эукариот по сравнению с прокариотами

13. ЭЛЕМЕНТАРНОЙ ЕДИНИЦЕЙ ВИДА ЯВЛЯЕТСЯ

- а) семейная группа, стая

- б) особь
- в) две разнополые особи
- г) популяция

14. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПРИВОДИТ К ОБРАЗОВАНИЮ НОВЫХ

- а) родов
- б) семейных групп
- в) подвидов и видов
- г) классов

15. УЧЕНЫЙ, ВПЕРВЫЕ ОПИСАВШИЙ СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

- а) Ч.Дарвин
- б) Дж.Симпсон
- в) С.С.Четвериков
- г) И.И.Шмальгаузен

16. В СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИЯ РАССМАТРИВАЕТСЯ КАК

- а) форма естественного отбора
- б) единица мутации
- в) единица процесса микроэволюции
- г) ароморфоз

17. ТЕРМИН «ПОПУЛЯЦИЯ» ВВЕДЕН В 1903 Г.

- а) В.Иогансенем
- б) Ж.Б.Ламарком
- в) С.С.Четвериковым
- г) И.И.Шмальгаузенем

18. ФАКТОРАМИ ЭВОЛЮЦИИ НЕ ЯВЛЯЮТСЯ

- а) мутации
- б) зародышевое сходство позвоночных
- в) популяционные волны
- г) естественный отбор

19. С.С.ЧЕТВЕРИКОВ И И.И.ШМАЛЬГАУЗЕН УСТАНОВИЛИ, ЧТО ЛЮБАЯ ПОПУЛЯЦИЯ НАСЫЩЕНА МУТАЦИЯМИ

- а) модификационными
- б) доминантными
- в) рецессивными
- г) нейтральными

20. ВРЕДНЫЕ МУТАЦИИ НАКАПЛИВАЮТСЯ В ПОПУЛЯЦИИ В СКРЫТОМ ВИДЕ, СОЗДАВАЯ

- а) резерв изменчивости, ведущий к изменению генофонда
- б) модификационную изменчивость
- в) усиленную выраженность признака
- г) изменения числа хромосом в кариотипе

21. ИЗМЕНЕНИЕ ЧАСТОТЫ ГЕНОВ В ПОПУЛЯЦИИ ПРИВОДИТ К

- а) дивергенции
- б) изоляции
- в) половому отбору
- г) дрейфу генов

22. «ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС» БЫЛ ОТКРЫТ

- а) И.И.Шмальгаузенем
- б) Д.Д.Ромашовым и Н.П.Дубининым
- в) В.Иогансенем
- г) Р.Фишером

23. ОГРАНИЧЕНИЕ ИЛИ ПОЛНОЕ ИСКЛЮЧЕНИЕ СВОБОДНОГО СКРЕЩИВАНИЯ МЕЖДУ ОСОБЯМИ ОДНОГО ВИДА НАЗЫВАЕТСЯ

- а) дрейф генов
- б) борьба за существование
- в) изоляция
- г) градация

24. ДРЕЙФ ГЕНОВ – ЭТО

- а) миграции особей, обогащающих генофонд популяции
- б) свободное скрещивание
- в) колебание численности особей в популяции
- г) спонтанное изменение частоты аллелей в большую или меньшую сторону

25. К ФОРМЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА, НАПРАВЛЕННОГО НА ПОДДЕРЖАНИЕ В ПОПУЛЯЦИИ СРЕДНЕГО ЗНАЧЕНИЯ ПРИЗНАКА, ОТНОСИТСЯ:

- а) половой
- б) стабилизирующий
- в) движущий
- г) разрывающий

26. К КОЛЕБАНИЯМ ЧИСЛЕННОСТИ ОСОБЕЙ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПРИВОДИТ

- а) изоляция
- б) мутации
- в) общая дегенерация
- г) популяционные волны

27. ФОРМА ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА, БЛАГОПРИЯТСТВУЮЩАЯ ИЗМЕНЕНИЮ ФЕНОТИПА В ОДНОМ НАПРАВЛЕНИИ

- а) групповой
- б) индивидуальный
- в) движущий
- г) стабилизирующий

28. СЕГРЕГАЦИОННЫЙ ГРУЗ В ПОПУЛЯЦИИ ЧЕЛОВЕКА

- а) рецессивно передающиеся мутантные признаки
- б) доминантные мутации, появляющиеся в каждом поколении
- в) половая структура популяции
- г) численность популяции

29. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

- а) вызывает гибель гибридных эмбрионов
- б) способствует разобщению популяции в пространстве
- в) вызывает стерильность гибридов
- г) обуславливает различные временные периоды размножения

30. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СУЩНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ЗАКЛЮЧАЕТСЯ В

- а) изоляции популяции
- б) избирательном сохранении в популяции определенных генотипов
- в) дивергенции популяции
- г) миграции особей, обогащающих генофонд популяции

31. МУТАЦИОННЫЙ ГРУЗ ПРЕДСТАВЛЯЕТ СОБОЙ

- а) рецессивно передающиеся мутантные признаки
- б) высокую скорость эволюции
- в) борьбу за существование
- г) доминантные мутации, появляющиеся в каждом поколении заново

32. БОРЬБОЙ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ НЕ ЯВЛЯЕТСЯ

- а) свободное скрещивание особей в популяции
- б) соперничество между особями одного вида
- в) соперничество и борьба между представителями разных видов
- г) борьба и противостояние условиям окружающей среды

33. НАИБОЛЕЕ АКТИВНО БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ ИДЕТ

- а) между конкурирующими видами
- б) внутри популяции
- в) в системе «жертва-хищник»
- г) в системе «хозяин-паразит»

## Отвѣты к тестам:

- 1) Г
- 2) В
- 3) а
- 4) В
- 5) б
- 6) Г
- 7) В
- 8) а
- 9) В
- 10) а
- 11) Г
- 12) а
- 13) Г
- 14) В
- 15) Г
- 16) В
- 17) а
- 18) б
- 19) В
- 20) а
- 21) Г
- 22) б
- 23) В
- 24) Г
- 25) б
- 26) Г
- 27) В
- 28) а
- 29) б
- 30) б
- 31) Г
- 32) а
- 33) б

## Рекомендуемая литература

### Основная литература

1. Биология: учебник. В 2-х кн. Кн. 2/ под ред. В. Н. Ярыгина. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2014. – 560с.

### Дополнительная литература

1. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999
2. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории: Пер. с англ. – М.: Мир, 1991. – 488 с., ил.
3. Кейлоу П. Принципы эволюции: Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – 128 с., ил.
4. Северцов А.С. Направленность эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 272 с.: ил.
5. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция: Пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – 488 с., с ил.
6. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Мир, 1977. – 303 с., ил.
7. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение: Учеб. Для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 2004. – 310 с.: ил.