

Федеральное агентство по образованию
Государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«ГОРНО-АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра безопасности жизнедеятельности, анатомии и физиологии

БИОЛОГИЯ

(часть 4)

Учебно-методический комплекс

Для студентов, обучающихся по специальностям

020401 «География»

020802 «Природопользование»

Горно-Алтайск
РИО Горно-Алтайского госуниверситета
2008

Печатается по решению методического совета
Горно-Алтайского государственного университета

УДК 575.8

ББК

Авторский знак

Биология (часть 4): учебно-методический комплекс (для студентов, обучающихся по специальности 020401 «География»; 020802 «Природопользование») / Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2008. – 61 с.

Составитель:

Воронков Е.Г., к.б.н., доцент

Рецензенты:

Комарова Л.А.,

д.б.н., профессор кафедры биологии и химии Бийского педагогического государственного университета им. В.М. Шукшина.

Малков П.Ю.,

к.б.н., доцент кафедры зоологии, экологии и генетики ГАГУ.

В работе представлены учебно-методические материалы по дисциплине «Биология» (часть 4), в том числе рабочая программа, методические указания студентам, содержание и порядок проведения зачета. Дисциплина «Биология» является естественнонаучной дисциплиной федерального компонента для студентов 2 курса специальности 020401 «География»; 020802 «Природопользование».

© Воронков Е.Г., 2008

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	4
I. Квалификационная характеристика выпускника.....	4
II. Компетенции выпускника.....	5
III. Рабочая программа.....	5
3.1 Объяснительная записка.....	5
3.2 Требования к обязательному минимуму содержания дисциплины.....	6
3.3 Технологическая карта учебного процесса.....	6
3.4 Содержание учебного курса.....	6
3.5 Курс лекций по дисциплине.....	8
3.6 Методические указания к выполнению лабораторных работ.....	50
3.7 Глоссарий.....	52
3.8 Рекомендуемая литература.....	55
IV. Методические указания по самостоятельной работе студентов.....	57
V. Темы рефератов.....	59
VI. Контрольные вопросы, выносимые на зачет.....	60

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий учебно-методический комплекс по курсу «Биология» (часть 1) составлен с учетом рекомендаций Научно-методического совета по биологии Учебно-Методического Объединения университетов. Его структура и содержание соответствуют требованиям Государственного образовательного стандарта по специальности «География» и «Природопользование», утвержденного приказом Министерства образования РФ 10.03.2000 г.

Учебно-методический комплекс включает в себя: квалификационную характеристику и компетенции выпускника-географа и эколога - природопользователя; рабочую программу и дисциплины с технологической картой; курс лекций; методические указания к выполнению практических работ, вопросы к семинарским занятиям; глоссарий; рекомендуемую литературу (основную и дополнительную); методические указания по самостоятельной работе студентов; темы рефератов; контрольные вопросы, выносимые на зачет.

I. Квалификационная характеристика выпускника

Географ по специальности 020401 – География может занимать должности: младшего научного сотрудника (по рекомендации вуза), инженера (№ 22446), геохимика (№ 20603), палеографа (№ 25457), научного редактора (№26039), экономиста (№ 27728), экономиста-демографа (№ 27726), инженера-исследователя (№22488), инженера по охране окружающей среды (№ 22656), стажера-исследователя в области экономики (№ 26638), экскурсовода (№ 27765) и другие, требующие высшего профессионального образования согласно действующему законодательству РФ.

При условии освоения соответствующей образовательной профессиональной программы педагогического профиля географ может занимать должности, относящиеся к педагогической деятельности в общеобразовательных учреждениях (должности преподавателя - № 25814, 25813, 25812).

Эколог - природопользователь по специальности 020802 – Природопользование может занимать должности, требующие высшего профессионального образования, согласно действующему законодательству РФ: эколога, младшего научного сотрудника (по рекомендации вуза), инженера (№ 22446), инженера по охране окружающей среды (№ 22656), стажера-исследователя в области экологии (№26638), экономиста – природопользователя, научного редактора (№ 26039), инженера-исследователя (№ 22488) и др.

При условии освоения соответствующей образовательной профессиональной программы педагогического профиля географ может занимать должности, относящиеся к педагогической деятельности в общеобразовательных учреждениях (должности преподавателя - № 25814, 25813, 25812).

II. Компетенции выпускника

Профессиональные:

- уметь приобретать новые знания, используя современные информационные образовательные технологии;
- владеть навыками и методами исследований биологических объектов (приготовление объекта к исследованию, зарисовка, работа с гербарием и коллекционным материалом и др.);
- иметь представление об эволюционном развитии и взаимодействии эволюционирующих косных, биокосных и живых систем на разных этапах развития.

III. РАБОЧАЯ ПРОГРАММА

3.1 Объяснительная записка

Курс «Биология» позволяет получить объем сведений, необходимых географу и экологу - природопользователю. Владение основами биологии

развивает способность и далее самостоятельно осмысливать сложный и разнообразный материал современной биологии. Открытие принципиально новых явлений вызвало огромный интерес к этой науке, причем этот интерес к биологии сосредоточился главным образом на таких ее аспектах, которые были прежде достоянием только специалистов.

Современная биология представляет собой комплекс биологических наук, изучающих природу как особую форму движения материи, законы ее существования и развития. Многие основные положения определяются тесным взаимодействием таких наук, как генетика, цитология, экология и др.

Основное содержание курса включает в себя преимущественно вопросы, рассчитанные на общебиологические знания. Сегодня уже ни для кого не секрет, что тревожное состояние окружающей среды и здоровья людей во многом объясняется незнанием основных биологических закономерностей.

Основная цель курса разобраться в общих закономерностях развития живой природы, попытаться раскрыть сущность жизни, ее формы.

Задачи:

1. изучение основных свойств живых организмов;
2. изучение механизмов эволюционных преобразований;
3. изучение современных представлений о происхождении жизни на Земле;
4. теоретические исследования основных проблем биологии.

Место дисциплины в учебном процессе

«Биология» относится к циклу естественнонаучных дисциплин федерального компонента. Курс тесно связан с генетикой, экологией. Дисциплина проводится на 2 курсе, в течение 4 семестра. Формой отчетности в 4-ом семестре является зачет (для специальности 020401 – География) и экзамен (для специальности 020802 - Эколог – природопользователь).

3.2 Требования к обязательному минимуму содержания дисциплины

Требования к обязательному минимуму содержания дисциплины Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования по специальности 020401 «География», утвержденного 10.03.2000 г., номер государственной регистрации 104 ЕН/СП, а также по специальности 020802 «Природопользование», утвержденного 10.03.2000 г., номер государственной регистрации 100 ЕН/СП.

Дидактические единицы дисциплины

Сущность жизни; происхождение и эволюция; уровни организации живых систем.

3.3 ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОГО КУРСА

Факультет: географический

Кафедра: безопасности жизнедеятельности, анатомии и физиологии

Семестр: 4

Тема	Всего часов	Аудитор. занятий			Самост.
		лекций	семин.	лаборат.	
Семестр 8					
Модуль 1					
Введение. Происхождение и эволюция	38	14		8	22
Модуль 2					
Происхождение человека	10	4		4	10
Форма итогового контроля	Зачет (для специальности 020401 – География) Экзамен (для специальности 020802 - Эколог – природопользователь).				

3.4 СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО КУРСА

Введение

Понятие биологии. Методы исследования, основные принципы. Место биологии в системе наук.

Происхождение и эволюция

Развитие представлений о сущности жизни. Основные уровни организации жизни. Роль живого вещества в геохимических процессах в биосфере. Геологические, космические и биотические факторы изменения условий жизни. Эволюционные преобразования жизни на земле.

Возникновение жизни (биогенез). Современные гипотезы происхождения жизни. Последующие стадии биохимической эволюции.

Становление клеточной организации. Проблема возникновения генетического кода.

Оформление ядра и полового процесса, происхождение эукариотных форм. Эволюция энергетических процессов. Деятельность биосферы в архее и протерозое. Возникновение атмосфер. Возникновение многоклеточности.

Жизнь в докембрии и кембрии. Становление типов беспозвоночных животных и типа хордовых.

Появление высших растений. Завоевание жизнью суши. Дальнейшее развитие жизни на Земле, по данным палеонтологии и филогенетики. Смена флор и фаун. Характеристика органического мира.

Организм – объект эволюционных преобразований.

Популяция - элементарная единица эволюции. Принципы популяционного равновесия. Уравнение Харди – Вайнберга и его биологический смысл. Типы популяций.

Типы изменчивости. Изменчивость количественных признаков. Дрейф генов, волны жизни, динамика численности популяций.

Миграция, ее роль в поддержании устойчивости видов.

Изоляция. Формы изоляции. Эволюционная роль изоляции популяций.

Борьба за существование. Формы борьбы за существование. Эволюционная роль отношений хищник-жертва, паразит-хозяин, конкуренция, мутуализм.

Формы внутривидовой конкуренции. Естественный отбор. Особенности отбора. Формы естественного отбора. Элиминация, формы элиминации, эволюционное следствие разных форм элиминации. Эволюция адаптаций - результат действия естественного отбора. Классификация адаптаций.

История развития понятия вид. Концепция вида. Критерии вида. Общие признаки вида. Структура вида. Географическая, климатическая изменчивость. Видообразование. Экологическая радиация. Филетическая эволюция. Эволюция вида по Ф. Добжанскому.

Понятия «макроэволюции». Соотношение макроэволюции и микроэволюции. Направленность эволюционного процесса.

Способы филогенетического преобразования органов. Соотношение индивидуального и исторического развития

Биологический прогресс, критерии и способы его осуществления. Морфофизиологический прогресс (ароморфоз). Частные приспособления в эволюции (алломорфоз, теломорфоз, гиперморфоз). Морфофизиологический регресс (катаморфоз, гипоморфоз). Вымирание и тупики в эволюции.

Происхождение человека

Развитие представлений о происхождении человека. Место человека в зоологической системе. Основные этапы антропогенеза. Движущие силы антропогенеза и их специфика.

Человек – уникальный вид и специфика его адаптаций. Особенности биологической эволюции современного человека.

Человеческие расы и их происхождение. Адаптивное значение расовых признаков. Биологическая несостоятельность расизма.

3.5 КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

(4 семестр - 18 часов)

Лекция № 1. Введение. Развитие представлений о сущности жизни (2 часа).

План:

1. Предмет и методы биологии. Место биологии в системе наук.
2. Развитие представлений о сущности жизни.
3. Основные свойства живых организмов.
4. Основные уровни организации жизни.

Термин **биология** (греч. bios – жизнь, logos – наука) был впервые предложен в 1802 году выдающимся французским естествоиспытателем и эволюционистом Жаном Батистом Ламарком для обозначения науки о жизни как особом явлении природы.

Современная биология представляет собой комплекс биологических наук, изучающих живую природу как особую форму движения материи, законы ее существования и развития. В настоящее время биология характеризуется высочайшей специализацией составляющих ее дисциплин и одновременно

тесным их взаимодействием. Кроме классических наук биологического цикла, таких, как морфология, изучающая строение живых организмов, или физиология, исследующая функции биологических систем, и многих других наук, стали появляться направления исследований, использующих открытия химии, физики, математики, кибернетики. Это привело к возникновению целого ряда молодых наук, которые изучают глубинные, физико-химические основы живого. К таким перспективным направлениям можно отнести молекулярную биологию, биохимию, биофизику, генетическую инженерию и другие науки.

Интеграция помогает в решении самых сложных, синтетических по своей природе проблем. В результате объединения наук произошло интенсивное обогащение биологии фактическим материалом, новыми теориями и обобщениями.

Живые биологические системы настолько сложны, что методы, способы и формы их исследования очень разнообразны.

1. метод наблюдения – дает возможность анализировать и описывать биологические явления.

2. описательный – основан на сборе фактического материала и описания его.

3. сравнительный – позволяющий через сопоставления изучать сходство и различие организмов и их частей.

4. исторический – выясняет закономерности появления и развития организмов, становления их структуры и функции.

5. экспериментальный – связан с целенаправленным созданием ситуации, которая помогает исследователю изучать свойства и явления живой природы.

6. моделирование – метод изучения какого-либо процесса или явления через воспроизведение его самого или его существенных свойств в виде модели.

Вопрос о сущности и происхождении жизни на Земле на протяжении всей истории человечества имеет огромное значение. Проблема сущности жизни – комплекс вопросов о характере связей живого и неживого о соотношении движущих сил эволюции материи, целостности биологических систем, их целесообразности и др. Эта проблема имеет несколько подходов к своему пониманию и решению.

Идеалистическое направление – **витализм** – это концепция, которая признает особую жизненную силу у всех представителей живой природы.

Механистическое направление – сводит все жизненные процессы лишь к физическим и химическим изменениям.

Диалектико-материалистическое направление – жизнь рассматривается в единстве ее субстанциональных и функциональных сторон. Ф. Энгельс дал классическое определение жизни: **жизнь – есть способ существования белковых тел и нуклеиновых кислот, носителей наследственной информации. Жизнь – это особая форма движения материи.**

К основным свойствам живых организмов относят:

Единство химического состава. В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение элементов в живом и неживом неодинаково. В живых организмах 98 % химического состава приходится на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород.

Обмен веществ и энергии. Важный признак живых систем – использование внешних источников энергии в виде пищи, света и др. Через живые системы проходят потоки веществ и энергии, вот почему они *открытые*. Основу обмена веществ составляют взаимосвязанные и сбалансированные процессы *ассимиляции*, т.е. процессы синтеза веществ в организме, и *диссимиляции*, в результате которых сложные вещества и соединения распадаются на простые и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Обмен веществ обеспечивает относительное постоянство химического состава всех частей организма.

Самовоспроизведение. Существование каждой отдельно взятой биологической системы ограничено во времени; поддержание жизни связано с самовоспроизведением. Любой вид состоит из особей, каждая из которых рано или поздно перестанет существовать, но благодаря самовоспроизведению жизнь вида прекращается. В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур, которое обусловлено информацией, заложенной в нуклеиновой кислоте – ДНК.

Самовоспроизведение тесно связано с явлением *наследственности*: любое живое существо рождает себе подобных. Наследственность заключается в способности организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. Она обусловлена относительной стабильностью, т.е. постоянством строения молекул ДНК.

Изменчивость – свойство, противоположное наследственности. Оно связано с приобретением организмами новых признаков и свойств. В основе наследственной изменчивости лежат изменения биологических матриц – молекул ДНК. Изменчивость создает разнообразный материал для отбора наиболее приспособленных к конкретным условиям существования, что, в свою очередь, приводит к появлению новых форм жизни, новых видов организмов.

Способность к росту и развитию – свойство, присущее любому живому организму. Растить – значит увеличиваться в размерах и массе с сохранением общих черт строения. Рост сопровождается развитием. В результате развития возникает новое качественное состояние объекта. Развитие живой формы материи представлено индивидуальным и историческим развитием. На протяжении индивидуального развития постепенно и последовательно проявляются все свойства организмов. Историческое развитие сопровождается образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. В результате исторического развития возникло все многообразие живых организмов на Земле.

Раздражимость – неотъемлемая черта, присущая всему живому; она является выражением одного из общих свойств всех тел природы – свойства

отражения. Оно связано с передачей информации из внешней среды любой биологической системе (организму, органу, клетке). Это свойство выражается реакциями живых организмов на внешнее воздействие. Благодаря свойству раздражимости организмы избирательно реагируют на условия окружающей среды.

Дискретность – всеобщее свойство материи. Любая биологическая система состоит из отдельных, но тем не менее взаимодействующих частей, образующих структурно-функциональное единство.

Проявление жизни на Земле чрезвычайно многообразны. Жизнь на Земле представлена ядерными и доядерными, одно- и многоклеточными существами. Многоклеточные в свою очередь представлены грибами, растениями и животными. Любое из этих царств объединяет разнообразные типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы.

Во всем многообразии живого можно выделить несколько различных уровней организации живого:

- **молекулярно-генетический уровень.** Основные структуры этого уровня – нуклеиновые кислоты и белки. Белки в свою очередь выступают как полимерные соединения, состоящие из отдельных мономеров. С этого уровня начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности организма; обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др. На этом же уровне закладываются основы эволюционного развития.

- **субклеточный уровень.** Этот уровень представлен клеткой как основной структурной и функциональной единицей всего живого обитающего на Земле. Субклеточный уровень позволяет изучить онтогенез клетки.

- **клеточный уровень.** На этом уровне появляются принципиальные отличия в строении растительных и животных организмов.

Растительная клетка	Животная клетка
Оболочка жесткая, пектиновая	Оболочка мягкая, кожистая
Наличие пластид, способных к синтезу органического вещества (автотрофы – организм, синтезирующий из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии Солнца)	Отсутствие пластид (кроме клеток печени; хромопласты) (гетеротрофы – организм использующий для питания органические вещества производимые другими видами и, как правило, не способные к синтезу веществ своего тела из неорганических веществ)
Запас питательных веществ в виде крахмала.	Запас питательных веществ в виде гликогена

- **тканевый уровень.** Клетки схожие по строению и выполняющие одну и ту же функцию в организме, образуют ткани.

- **органный уровень.** У большинства животных и растений орган – это структурно-функциональное объединение нескольких типов тканей (мозг,

сердце человека, плод, побег у растений). Но, как известно органы не существуют сами по себе, они способны функционировать лишь в составе целостного организма.

- **организменный** или **онтогенетический уровень**, более комплексная ступень организации жизни на Земле. Жизнь этого уровня представлена организмами или особями. Это в равной степени присуще микроорганизмам, растениям, грибам и животным, хотя в указанных царствах индивиды имеют различное морфологическое содержание. Так, одноклеточные состоят из ядра, цитоплазмы, множество органелл и мембран, макромолекул и т.д. Сложность индивидуума у многоклеточных во много раз выше, т.е. индивид – элементарная неделимая единица жизни на Земле. В ряде случаев вопрос об определении границ индивида, особи не столь прост. Например, не вполне ясно, можно ли считать особью отдельные организмы, составляющие колонии коралловых полипов, мшанок, сифонофор. Каждая из таких частей, хотя и существует в виде отдельного самостоятельного индивидуума, но зависит от других частей. Не прост вопрос определения особи у таких комплексных организмов, как лишайники. С эволюционной точки зрения особью следует считать все морфофизиологические единицы, происходящие от одной зиготы, гаметы, споры, почки и индивидуально подлежащие действию элементарных эволюционных факторов.

На онтогенетическом уровне единицей жизни служит особь с момента ее возникновения и до смерти. На онтогенетическом уровне происходит не только реализация наследственной информации, но и апробация ее посредством проверки согласованности в реализации наследственных признаков и работы управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи.

Возникновение онтогенетических дифференцировок лежит в основе возникновения всех эволюционных новообразований в развитии всякой группы организмов. До сих пор не известно, почему в онтогенезе строго определенные процессы происходят в должное время и в должном месте.

Пока можно предполагать, что элементарными структурами на онтогенетическом уровне организации жизни служат клетки, а элементарными явлениями какие-то процессы, связанные с дифференцировкой.

Особи в природе не абсолютно изолированы друг от друга, а объединены более высоким рангом биологической организации на популяционно-видовом уровне.

- **популяционно-видовой уровень**. Объединение особей в популяции, а популяций в виды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличительных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней.

Популяция – элементарная, далее неразложимая единица эволюции представляющая собой генетически открытую систему. На этом уровне происходят элементарные явления - изменение генотипического состава популяции; элементарный материал на этом уровне – мутации.

Виды, всегда выступающие как система популяций, являются наименьшими, в природных условиях генетически закрытыми системами.

Все это приводит к тому, что популяции оказываются элементарными единицами, а виды – качественными этапами процесса эволюции.

Популяции и виды как индивидуальные образования способны к длительному существованию и историческому развитию. При этом жизнь отдельной особи находится в зависимости от процессов, протекающих в популяциях. Популяции и виды всегда существуют в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты.

Конкретная среда протекания процесса эволюции, идущего в отдельных популяциях - биогеоценоз. В то же время биогеоценоз – элементарная единица следующего уровня организации жизни на Земле.

- **биогеоценотический (экосистемный) уровень.** Биоценоз – совокупность растений, животных, грибов и прокариот, населяющих участок суши или водоема и находящаяся в определенных отношениях между собой. Вместе с конкретными участками земной поверхности, занимаемыми биоценозами, и прилегающей атмосферой называются экосистемами. Экосистемы могут быть разного масштаба (от капли воды до экосистемы острова, реки, континента и всей биосферы в целом).

Экосистемы “безразмерное” понятие, но есть один класс экосистем, имеющих определенные размеры это биогеоценозы (В.Н. Сукчев, Николай Иванович Тимофеев-Ресовский).

Биогеоценоз - это такая экосистема, внутри которой не проходит биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ; биогеоценоз – одна из наиболее сложных природных систем.

Все группы экосистем продукт совместного исторического развития видов, различающихся по систематическому положению. Биогеоценозы – среда для эволюции входящих в них популяций. Популяции разных видов в биогеоценозах воздействуют друг на друга по принципу прямой и обратной связи, и жизнь в биогеоценозах регулируется в основном силами самой системы.

Литература основная: 1.

Литература дополнительная: 8,10,11,13,17,29.

Лекция № 2-3. Основные этапы химической и биологической эволюции (4 часа).

План:

1. Возникновение и основные этапы биогенеза.
2. Современные гипотезы происхождения жизни.
3. Основные этапы развития жизни на Земле по данным палеонтологии и филогенетики.

Существует две основных концепции возникновения жизни на Земле: концепция абиогенеза и концепция биогенеза. Идеи абиогенеза исходят из того, что жизнь возникает тем, или иным путем из неживой материи. Концепции

биоге́неза исходят из принципа «все живое – от живого», то есть жизнь существует столько, сколько существует наш мир.

Для того чтобы сделать выбор в пользу той, или иной концепции, необходимо ответить на вопрос: «Чем живое отличается от неживого?». Существует множество подходов к определению понятия «жизнь», выделяющих основные черты жизни, например:

1. биохимический - основные свойства жизни – обмен веществ и особенности биохимического состава.

2. генетический - основные свойства жизни – самовоспроизведение, передача и реализация наследственной информации.

3. эволюционный - основные свойства жизни – изменчивость наследственной информации и её дифференциальное воспроизведение (естественный отбор).

4. термодинамический - основные свойства жизни – активное противостояние процессам разрушения.

5. экологический - основные свойства жизни – соподчинение биологических систем, наличие устойчивых динамических связей между биологическими объектами.

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

Концепция абиогенеза базируется на следующих положениях:

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

2. жизнь возникла именно на Земле естественным путем из неорганических веществ с затратой свободной энергии. Жизнь возникла в результате появления новых химических веществ и новых химических реакций, при этом сложные органические соединения образуются из неорганических веществ. Такие теории происхождения жизни называются геоцентрическими.

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

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

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

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

Современные представления об основных этапах абиогенеза

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

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

3. образование нуклеопротеидов (комплексов белков и нуклеиновых кислот), появление реакций матричного типа, появление липидных мембран. Этот этап завершается появлением молекулярно-генетических систем управления и естественного отбора. Вероятно, первичными нуклеиновыми кислотами были различные типы РНК, которые обеспечивали все матричные процессы; ДНК (как основной носитель генетической информации) возникла значительно позже.

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

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

5. появление архебионтов (по терминологии А.И. Опарина – протобионтов) – предшественников современных организмов. Архебионты характеризовались наличием основных компонентов клетки: плазмалеммы, цитоплазмы и генетического аппарата. Существовали системы обмена веществ (электрон–транспортные цепи) и системы воспроизведения, передачи и реализации наследственной информации (репликация нуклеиновых кислот и биосинтез белка на основании генетического кода).

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

Концепции биогенеза

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

Концепции биогенеза базируются на следующих положениях:

1. живое и неживое есть два состояния материи. Ни одно из этих состояний не может быть выведено из другого. Такие теории называются физическими.

2. основные свойства и признаки жизни: активное противостояние процессам разрушения (термодинамические аспекты); соподчинение биологических систем, наличие устойчивых динамических связей между биологическими объектами (системные аспекты).

3. жизнь возникает не на Земле, а во Вселенной. Тогда биосфера Земли есть конкретное проявление живой части Космоса в земных условиях. Такие теории происхождения жизни называются космическими.

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

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

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

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

Основные этапы развития органического мира Земли

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

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

Ранние этапы развития органического мира

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

Дальнейшее развитие органического мира включает эволюцию отдельных групп организмов в составе экосистем. Экосистема должна включать не менее трех компонентов: продуцентов, консументов и редуцентов. Таким образом, на ранних этапах развития органического мира должны были сформироваться основные способы питания: фотоавтотрофный (голофитный), гетеротрофный голозойный и гетеротрофный сапротрофный. Фотоавтотрофный (голофитный) тип питания включает поглощение неорганических веществ поверхностью тела и последующий хемосинтез или фотосинтез. При гетеротрофном сапротрофном типе питания происходит поглощение растворенных органических веществ всей поверхностью тела, а при гетеротрофном голозойном типе питания – захват крупных пищевых частиц и их переваривание.

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

Другая часть архебионтов специализировалась на автотрофном питании. Древнейшим способом автотрофного питания является хемосинтез. На основе ферментно-транспортных систем хемосинтеза возникает фотосинтез – совокупность обменных процессов, основанных на поглощении световой энергии с помощью разнообразных фотосинтетических пигментов (бактериохлорофилла, хлорофиллов а, b, с, d и других). Избыток углеводов, образующихся при фиксации CO₂, позволил синтезировать разнообразные полисахариды.

Все перечисленные признаки у гетеротрофов и автотрофов являются крупными ароморфозами.

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

Основные этапы эволюции животных

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Насекомые наиболее приспособлены к жизни на суше, благодаря появлению крупных ароморфозов:

- наличие зародышевых оболочек – серозной и амниотической.
- наличие крыльев.
- пластичность ротового аппарата.

С появлением Цветковых растений в меловом периоде начинается совместная эволюция Насекомых и Цветковых (коэволюция), и у них формируются совместные адаптации (коадаптации). В кайнозойской эре Насекомые, как и Цветковые растения, находятся в состоянии биологического прогресса.

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

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

От примитивных Хордовых животных в силуре происходят первые Позвоночные (Бесчелюстные). У позвоночных формируется осевой и висцеральный скелет, в частности, мозговая коробка и челюстной отдел черепа, что также является ароморфозом. Низшие Челюстноротые позвоночные представлены разнообразными Рыбами. Современные классы рыб (Хрящевые и Костные) формируются в конце палеозоя – начале мезозоя).

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

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

другие. В начале мезозоя формируются ветви черепах, плезиозавров, ихтиозавров. Начинается расцвет рептилий.

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

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

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

В юрских отложениях мезозойской эры (≈ 150 млн. лет назад) обнаружены отпечатки Первоптиц: археоптерикса и археорниса (три скелета и одно перо). Вероятно, это были древесно-лазающие животные, которые могли планировать, но не были способны к активному полету. Еще раньше (в конце триаса, ≈ 225 млн. лет назад) существовал протоавис (два скелета обнаружены в 1986 году в Техасе). Скелет протоависа существенно отличался от скелета рептилий, большие полушария мозга и мозжечок были увеличены в размерах. В меловом периоде существовали две группы ископаемых птиц: ихтиорнисы и гесперорнисы. Современные группы птиц появляются только в начале кайнозойской эры.

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

В начале мезозойской эры появляются первые Млекопитающие, которые возникли благодаря целому ряду ароморфозов: увеличенные полушария переднего мозга с развитой корой, четырехкамерное сердце, редукция правой дуги аорты, преобразование подвеска, квадратной и сочленовной костей в слуховые косточки, появление шерстного покрова, млечных желез, дифференцированных зубов в альвеолах, предротовой полости. Предками

Млекопитающих были примитивные пермские Пресмыкающиеся, сохранявшие ряд признаков Амфибий (например, были хорошо развиты кожные железы).

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

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

Окончательная дифференцировка современных групп Млекопитающих завершилась в эпоху великих оледенений – в плейстоцене. На современный видовой состав Млекопитающих значительное влияние оказывает антропогенный фактор. В историческое время были истреблены: тур, стеллерова корова, тарпан и другие виды.

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

Литература основная: 1.

Литература дополнительная: 10,11,17,18,29.

Лекция № 4. Движущие силы эволюции (2 часа).

План:

1. Борьба за существование как взаимодействие организмов с окружающей средой. Формы борьбы за существование: конституциональная, межвидовая, внутривидовая.
2. Особенности естественного отбора как основной движущей силы эволюции.
3. Элиминация как способ осуществления естественного отбора. Формы элиминации.
4. Движущий отбор и его разновидности. Понятие полового отбора.
5. Эволюция адаптаций – основной результат действия естественного отбора. Классификация адаптаций.

Одной из составляющих сил эволюции является борьба за существование, которая определяется как сложный процесс противоречивых взаимодействий особей одного или разных видов, который через уничтожение менее приспособленных организмов ведет к естественному отбору.

Впервые факт борьбы за существование вскрыл Дарвин выделяя основные ее формы: внутривидовую и межвидовую, и третью не основную – действие факторов абиотической среды на все живые организмы данной территории.

Стремление организмов выжить и оставить после себя потомство составляет исходное условие борьбы за существование, закономерным следствием ее является снижение численности особей каждого поколения и совершенствование морфофизиологических и поведенческих адаптаций.

В современном представлении борьба за существование – это совокупность внутривидовых и межвидовых взаимодействий, а также действие абиотических причин на каждое данное поколение с момента формирования гамет до половой зрелости, вызывающих закономерное снижение численности популяций.

Шмальгаузен предложил классификацию борьбы за существование:

Борьба за существование делится на соревнование (прямая и косвенная борьба) и элиминацию (избирательная и неизбирательная борьба). В основе соревнования лежит различие между особями одной популяции в борьбе за сохранение потомства и своей собственной жизни.

Северцев предложил различать две основные формы борьбы за существование: прямую и косвенную. Прямая приводит к элиминированию особи, а косвенная включает в себя состязание, соревнование, конкуренцию.

Конкуренция возникает, если у двух близких видов наблюдаются сходные потребности: пищевые ресурсы, убежища, места для размножения и т.д. Если эти два вида оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытеснит другого.

Внутривидовая конкуренция включает в себя три вида: трофическую, топическую, репродуктивную.

Внутривидовая трофическая конкуренция обусловлена у животных потребностями в одинаковой пище, у растений – в одних и тех же питательных веществах и солнечной энергии для фотосинтеза. Эта форма конкуренции носит наиболее острый характер, т.к. в нее вступают особи, одинаковые по морфофизиологической конституции, имеющие потребности в одинаковой пище.

Кроме того, эта форма может быть не только индивидуальной, но и в конкуренцию за пищу могут вступать группы генетически однородных особей (колонии, семьи), это так называемая групповая конкуренция. Эта форма конкуренции в эволюционном плане очень важна, т.к. совершенствуются морфофизиологические и поведенческие адаптации, связанные с улучшением способов добывания пищи и эффективности ее усвоения организмом.

Внутривидовая топическая конкуренция обусловлена совместным обитанием в одной среде. Конкуренция может происходить между самими организмами, либо между группами сходных организмов на фоне общих абиотических условий (холод, засуха, засоленность и т.д.) и биотических факторов.

Топическая форма конкуренции – важная причина выработки приспособлений к неблагоприятным условиям абиотической и биотической среды.

Репродуктивная конкуренция выражается в борьбе особей за воспроизведение потомства. Борьба особей одного вида может происходить за партнера для спаривания и оплодотворения.

Значение репродуктивной конкуренции в эволюционном плане велико, она является причиной возникновения и совершенствования адаптаций, связанных с размножением.

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

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

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

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

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

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

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

Вопрос о единице действия отбора до сих пор однозначно не решен. Классическая СТЭ подразумевает, что единицей действия отбора является фенотип особи. Однако сами понятия «фенотип» и «особь» строго не определены. Поэтому существуют теории группового отбора (единица отбора –

индивид, клон, семья, колония, популяция) и теории «эгоистического гена» (единица отбора – репликон, самовоспроизводящийся участок ДНК).

Большинство эволюционных теорий принимает следующее определение:

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

Основные формы естественного отбора

1. движущий отбор – является исходной формой отбора.

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

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

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

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

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

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

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

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

При отборе на разнообразие отбор часто действует в пользу гетерозигот (превосходство гетерозигот над гомозиготами называется

сверхдоминированием). Тогда в популяции длительное время сохраняется два и более аллеля одного гена в постоянном соотношении. Стабилизирующий отбор на разнообразии приводит к появлению и сохранению в популяции сбалансированного (устойчивого) полиморфизма. Этот тип полиморфизма сохраняется в популяциях неопределенно долгое время.

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

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

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

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

- а) все формы должны быть действительно равно приспособлены;
- б) обе формы должны не скрещиваться между собой;
- в) среда обитания должна быть неоднородной в пространстве и/или во времени.

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

Высшие формы естественного отбора

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

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

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

Концепция полового отбора, объясняет происхождение многих признаков, которые, на первый взгляд, являются бесполезными или даже вредными и для особи, и для вида. К таким признакам относятся: сильная разветвлённость рогов у оленей, ослабляющая их значение как органов защиты или нападения, длинный тяжёлый хвост у самцов некоторых птиц во время брачного периода.

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

Половой отбор сыграл значительную роль в эволюции человека. Основы концепции полового отбора разработаны Ч.Дарвином (Происхождение человека и половой отбор, 1871).

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

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

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

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

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

4. дестабилизирующий отбор. Это отбор на разрушение исторически сложившихся адаптивных комплексов. Теорию дестабилизирующего отбора

разработал акад. Д.К. Беляев, изучавший генетические аспекты доместикации лисиц. Не исключено, что дестабилизирующий отбор действует и в природе при смене адаптивных зон.

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

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

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

Адаптация – это способность организмов существовать и оставлять потомство в данной среде.

Адаптация характеризуется жизнеспособностью, конкурентоспособностью, фертильностью организмов.

Жизнеспособен такой организм, который нормально развивается в типичной для него среде.

Конкурентоспособность – способность организмов выдерживать борьбу за самые разные средства жизни (пищу, место обитания и размножения, партнера для спаривания).

Фертильность – способность особей к нормальному размножению.

С эволюционной точки зрения важна классификация адаптаций по происхождению, принадлежности к разным аспектам среды, масштабу.

Принцип классификации	Группа адаптаций
по происхождению	возникающие преадаптивным, комбинативным и постадаптивным путями
принадлежность к разной среде	генотипические, популяционно-видовые, биоценотические
по эволюционному масштабу	специализированные и общие
по длительности сохранения в онтогенезе	кратковременные, повторяющиеся, постоянные
по характеру возникающих изменений	упрощающие, усложняющие и сохраняющие строение систем и уровень сложности

Эти характеристики составляют исторически выработанную отбором адаптивную норму реакции, т.е. являются результатом эволюции.

Различают адаптации: организменные и видовые. К организменным относятся:

- морфологические (криптическая, апосематическая, маскировка);
- физиологические (динамические и статические);
- биохимические, охватывают все биохимические процессы, составляющие основу жизни;
- этологические, включают в себя многообразие форм поведения, направленных на выживание организмов.

К видовым относятся:

- конгруэнции (репродуктивная, трофическая, топическая, конституциональная);
- мутабельность, характеризуется способностью вида к мутациям в определенную единицу времени;
- численность и оптимальная плотность;
- внутривидовой полиморфизм, связан с наличием нескольких признаков выгодных для популяции.

Современная теория эволюции показывает, что вне приспособления в живой природе не существует никакой структуры, никакой внутренней целесообразности в строении, как отдельных организмов, так и целых видов.

Литература основная: 1.

Литература дополнительная: 4,10,17,29.

Лекция № 5-6. Вид и видообразование (4 часа).

План:

1. Понятие вида. Современная биологическая концепция политипического вида.
2. Критерии вида (морфологический, физиолого-биохимический, эколого-географический, репродуктивный).
3. Структура вида.
4. Видообразование.
5. Схема эволюционирующего вида по Ф. Добжанскому.

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

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

С типологической точки зрения, вид – это совокупность особей, сходных между собой, населяющих определенный ареал, способных скрещиваться между собой, давать плодовитое потомство, похожее на родителей и

отличающихся по ряду существенных признаков от других подобных совокупностей.

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

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

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

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

Различают совершенные и несовершенные таксоны. Совершенные таксоны – это генетически закрытые системы, между которыми в норме невозможен обмен генетическим материалом (роды, семейства, порядки, классы, отделы). В составе совершенного таксона все особи обладают признаками этого таксона. Несовершенные таксоны – это генетически открытые системы, которые в норме могут обмениваться генами, например, близкие подвиды, разновидности и формы. В составе несовершенного таксона не все особи, а лишь большая их часть обладает признаками данного таксона.

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

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

Рассмотрим классификации видов на основании некоторых критериев.

1. Классификация видов по площади видового ареала.

а. Виды-космополиты, встречающиеся практически во всех биогеографических областях Земли. Чаще всего это синантропные виды (подорожник большой, пастушья сумка, комнатная муха, серая крыса).

б. Широкоареальные виды, населяющие территории целых биогеографических царств, областей, провинций. Например, циркумбореальным ареалом характеризуются волки, лисы, медведи.

в. Узкоареальные виды-эндемики, ограниченные в своем распространении небольшой географической областью.

Различают палеоэндемики и неоэндемики. Палеоэндемики, или реликты – это виды с ограниченным современным распространением, но населявшие в прошлом обширные территории (например, гинкго и метасеквойя в Западном и Центральном Китае, секвойя в Калифорнии, латимерия в р-не Коморских островов, утконос в Австралии и Тасмании). Неоэндемики – это молодые прогрессивные формы, возникающие на недавно изолированных территориях – островах, горных районах, водоемах. Например, в биоте оз. Байкал около 75% видов-эндемиков: байкальская нерпа, байкальский омуль, 2 вида голомянок, ~ 50 видов бычков, ~ 250 видов бокоплавов, ~ 80 видов планарий, множество эндемичных полихет, моллюсков и др. Отметим, что видовое разнообразие выше у малоподвижных форм.

2. Классификация видов по экологической валентности.

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

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

3. Классификация видов по подвижности особей.

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

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

4. монотипические и политипические виды

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

б. Концепция политипического вида основана на представлении о существовании нескольких типов вида. Все выделенные типы должны быть представлены соответствующими коллекционными экземплярами. Политипический вид неоднороден по всем критериям и представляет собой

систему несовершенных таксонов. Виды с более или менее широким ареалом характеризуются сложной таксономической, экологической и хорологической (пространственной) структурой.

Часто в состав рода входят и политипические виды с широким ареалом, и монотипические виды-эндемики. Например, кольчатая нерпа – это широкоареальный политипический вид; кольчатая нерпа распространена в умеренных и холодных водах Атлантического и Тихого океанов и циркумполярно в Северном Ледовитом океане, образуя подвиды (например, ладожская нерпа, балтийская нерпа и другие). В то же время, байкальская и каспийская нерпы – это самостоятельные монотипические виды-эндемики.

По площади видового ареала и по экологической валентности можно выделить несколько комбинаций групп видов: эврибионты-эндемики (байкальская нерпа), стенобионты-эндемики (байкальские холодолюбивые беспозвоночные), эврибионты с широким ареалом (волки, лисы), стенобионты с широким ареалом (многие мхи), виды с промежуточным положением в системе «ареал–местообитание» (дуб, ель).

В недалеком прошлом для характеристики видов с различным уровнем изменчивости использовались термины «жорданон» и «линнеон» (предложены голландским ботаником Яном Лотси в 1916 г.). Жорданон – это группа организмов, крайне сходных в морфологическом, экологическом и генетическом отношении, способных константно сохранять свои признаки в культуре. Термин «жорданон» предложен в честь франц. ботаника Алексиса Жордана. Каждую наследственную форму, выделенную хотя бы по одному признаку, Жордан считал далее неразложимым «настоящим», «элементарным», идеально монотипическим видом. Например, в пределах вида *Draba vernalis* (крупка весенняя) Жордан выделил 150 константных форм. Линнеон – это группа организмов, сходных между собой (но не идентичных) в морфологическом, экологическом и генетическом отношении. Термин «линнеон» предложен в честь К. Линнея. По представлениям Лотси, линнеон можно разложить на множество «элементарных видов», константных форм, или жорданонов. Такое разложение видов («видодробительство») было характерно для XIX века, но иногда подобный подход к выделению видов встречается и в наше время.

Унипарентальные организмы – это формы, у которых отсутствует регулярное половое размножение с перекрестным оплодотворением, т.е. для воспроизведения которых не требует наличия двух родителей. К унипарентальным организмам относятся агамные формы (размножающиеся вегетативным путем или споровым путем), облигатно-партеногенетические и самооплодотворяющиеся формы. У таких форм вид определяется как система близких биотипов, населяющих определенное пространство, занимающих сходные экологические ниши и связанные общностью эволюционных судеб. Такие виды (agamospecies) характерны для всех прокариот, многих низших эукариот (эвглена, хлорелла...), лишайников, дейтеромицетов, растений–апомиктов (манжетки, ястребинки...) и даже позвоночных (некоторые рыбы и амфибии).

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

Концепция биологического вида

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

Биологическая концепция вида построена на критерии репродуктивной изоляции.

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

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

Видообразование

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

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

В то же время биологический вид представляет собой основную единицу сообщества, поскольку именно виду соответствует собственная экологическая ниша.

Таким образом, для понимания сущности видообразования необходимо рассмотреть его популяционно-генетические и экологические аспекты.

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

Согласно общепринятой точке зрения, в основе видообразования лежит принцип дивергенции. В результате дивергенции увеличивается число видов.

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

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

Таким образом, для начала видообразования исходная большая популяция (мегапопуляция) должна быть разделена на множество малочисленных изолированных популяций (дробление крупных популяций на множество мелких, или островных популяций называется инсуляризацией). Такая изоляция является первичной и носит случайный характер.

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

1. пространственная, или географическая – формируются изолирующие барьеры в виде горных цепей, водных преград, перешейков, ледников, пустынь и т.д. Этот тип изоляции является универсальным для всех видов. Пространственная изоляция приводит к географическому, или аллопатрическому видообразованию (алло – разный, патриа – родина).

2. экологическая – формируются изолирующие барьеры в виде разрывов между экологическими нишами. Этот тип изоляции характерен для паразитических, узкоспециализированных и малоподвижных видов. Экологическая изоляция приводит к экологическому, или симпатрическому видообразованию (сим – вместе, патриа – родина).

3. генетическая – формируются изолирующие барьеры в виде хромосомных и геномных мутаций. Этот тип изоляции характерен для растений (при полиплоидизации) и некоторых животных (при хромосомных перестройках и анеуплоидизации). Генетическая изоляция приводит к генетическому, или парапатрическому видообразованию (пара – около, патриа – родина).

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

В первую очередь происходит дивергенция популяций по непосредственно адаптивным признакам, которые определяют (лимитируют) само существование популяции в данных условиях. При этом в каждой популяции действует собственное давление движущего отбора. Например, в популяции, обитающей на равнине, сохраняется только аллель, обеспечивающий покровительственную окраску, а в горной или низкоширотной популяции – аллель, обеспечивающий черную окраску (как средство защиты от избыточного ультрафиолета). Этот начальный этап видообразования протекает сравнительно легко и быстро (за десятки поколений), что связано с рядом обстоятельств:

- от непосредственно адаптивных признаков зависит само существование популяции;

- исходная популяция могла быть изначально полиморфной по адаптивным признакам;

- репродуктивная изоляция на данном этапе не возникает;

- численность популяции на этом этапе может быть любой.

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

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

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

В смешанной популяции существуют предпосылки для репродуктивной изоляции. Если скрещиваются особи из разных популяций, то их аллели не смогут перейти в последующие поколения из-за посткопуляционной изоляции, возникшей случайным образом в изолированных популяциях. В результате аллели, способствующие скрещиванию особей из сестринских популяций, будут элиминироваться из смешанной популяции, а аллели, препятствующие такому скрещиванию, будут сохраняться. Таким образом, заключительные этапы видообразования протекают при участии дизруптивного отбора по признакам, определяющим прекопуляционную изоляцию. Процессы, направленные на предотвращение межвидовой гибридизации в природных условиях, иначе называются «процессами Уоллеса».

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

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

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

1. менее конкурентоспособные виды вымирают, не успев полностью сформироваться. Из множества зарождающихся видов остается один, наиболее конкурентоспособный. В результате создается иллюзия линейной филогенетической эволюции, или эволюции путем анагенеза.

2. менее конкурентоспособные виды оттесняются на периферию географического ареала, образуя периферийные изоляты в неблагоприятных условиях, где снижен уровень конкуренции (горы, тундры, болота, пустыни и т.п.). На практике такие вторичные изоляты трудно отличить от первичных изолятов, которые возникают в результате действия первичной изоляции на первом этапе видообразования.

3. менее конкурентоспособные виды «уходят» в другую адаптивную зону. Например, морские виды переходят к обитанию в пресных водах и почве;

наземно-воздушные виды «возвращаются» в водную среду обитания, переходят к обитанию на открытых пространствах, к обитанию в почве, в других организмах. Для ухода в другую адаптивную зону необходимо наличие преадаптаций, т.е. организмы должны быть заранее приспособлены к обитанию в новых условиях. Если преадаптации носят характер ароморфозов, то наблюдается адаптивная радиация. Например, предковые формы млекопитающих, благодаря целому комплексу ароморфозов дали начало множеству групп, завоевавших все мыслимые адаптивные зоны: древесно-лазающие растительноядные (белки, приматы), древесно-лазающие хищные (куницы), наземно-лесные растительноядные (лоси, косули), наземно-лесные хищные (волки), наземные обитатели открытых пространств (лошади), подземные (кроты, слепыши), околородные и полуродные (ластоногие), водные (китообразные, летающие (рукокрылые), обитатели переходных местообитаний (лисы, зайцы, кабаны) и т.д. Адаптивная радиация тесно связана с действием дизруптивного отбора.

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

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

Незавершенное видообразование и гибридогенез

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

Если в первично изолированных популяциях не произошло дивергенции по признакам, определяющим репродуктивную изоляцию, то при устранении первичной изоляции происходит простое слияние популяций. Процесс объединения ранее дивергировавших популяций называется вторичной интерградацией. Если дивергенция популяций по множеству признаков (кроме признаков, определяющих репродуктивную изоляцию) зашла настолько далеко,

что по большинству критериев их можно считать разными видами, то вторичная интерградация может рассматриваться как процесс образования нового вида путем гибридогенеза.

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

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

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

В Африке на формирование наземной части биоты значительное влияние оказала изоляция популяций при изменении соотношения между лесами и безлесными пространствами. Заметный вклад в видообразование внесли также изменения границ пустынь в Южной Африке. Кроме того, в Юго-Восточной Африке сложилась уникальная система полуизолированных озер (Танганьика, Ньяса, Виктория), которые характеризуются исключительно высоким числом эндемичных видов.

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

В Южной Америке плейстоценовые изменения климата не способствовали инсуляризации крупных популяций, поэтому современная биота этого региона в значительной степени представлена доледниковыми формами, в т.ч. сумчатыми.

Незавершенное видообразование

При незавершенном видообразовании сохраняется возможность вторичной интерградации. Однако на практике это оказывается маловероятным. Например, большие синицы (сборный вид *Parus major*) представлены в настоящее время рядом форм видового ранга: *major* (большая синица, типичный подвид), *cinereus* (серая синица), *minor* (малая, или дальневосточная),

bokharensis (бухарская). При этом в зонах интерградации существуют гибриды большая × серая, малая × серая, но большая и малая между собой не скрещиваются. Вероятно, перечисленные формы ведут происхождение от древних недифференцированных групп, проникших из Юго-Восточной Азии в Центральную Азию в период господства влажных вечнозеленых лесов. С началом опустынивания и исчезновения остатков Тетиса возникла изоляция между предками современных форм. Однако возникшие изоляты не были настолько малочисленными, чтобы между ними случайно возникла посткопуляционная (постзиготическая) изоляция.

Подобная ситуация наблюдается в цепи подвидов больших чаек (род *Larus*). Большие чайки (род *Larus*) населяют территории и акватории субарктической и бореальной зон вокруг Северного полюса. Вероятно, эта группа птиц сформировалась в районе Берингии. В ледниковое и послеледниковое время эти птицы расселялись на восток и на запад, образуя сложную цепь подвидов (популяций). Крайние звенья трех цепей популяций – серебристая чайка, клуша и хохотунья – населяют побережье Северо-западной Европы. Они не скрещиваются в естественных условиях, т. е. ведут себя как хорошие виды. Однако в кругополярной цепи подвидов эти крайние звенья соединены друг с другом подвидами, скрещивающимися и образующими непрерывные переходы между звеньями. В настоящее время при выделении видов больших чаек используется анализ аминокислотного состава их белков: на основании биохимического критерия выделено 4 вида чаек, причем, границы этих «хемовидов» не совпадают с границами морфовидов.

Видообразование и адаптациогенез

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

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

Видообразование и биоразнообразие

Случайная фиксация селективно-нейтральных аллелей группы В возможна в результате дрейфа генов лишь в очень малых популяциях. Но в таких популяциях случайным образом фиксируются и селективно-нейтральные аллели других генов, что должно существенно снижать уровень генетического

полиморфизма. Установлено, что ледники оказали заметное влияние на структуру популяций некоторых видов рыб, например, тихоокеанских лососей. В частности, современные популяции кижуча характеризуются низким уровнем полиморфизма. Это связано с тем, что во время позднеплейстоценовых оледенений происходило значительное сокращение численности одних и полное уничтожение других популяций лососей, в том числе и кижуча. Сохраниться популяции могли в некоторых речных системах (рефугиях), откуда после прекращения ледникового периода кижуч во время морских миграций расселялся в соседние реки и восстанавливал свою численность. Снижение численности кижуча из-за неблагоприятного влияния период оледенения и сохранение его нерестилищ только в определенных реках обусловило прохождение популяций сквозь "бутылочное горлышко". Во время этого процесса произошло обеднение общей генетической изменчивости и усиление дрейфа генов в выживших локальных популяциях.

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

Проблемы эволюции видов с низким уровнем разнообразия

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

Литература основная: 1.

Литература дополнительная: 9,10,13,16,20,29.

Лекция № 7. Биологический прогресс, биологический регресс (2 часа).

План:

1. Биологический прогресс, критерии и способы его осуществления.
2. Морфофизиологический прогресс (ароморфоз).
3. Частные приспособления в эволюции.
4. Биологический и морфофизиологический регресс. Вымирание и тупики в эволюции.

Вопрос, что принимать за прогрессивное развитие, а что за регрессивное, пыталось разрешить ряд ученых.

Впервые этой проблемой занялся Ж.Б. Ламарк – который выделил два эволюционных процесса:

1. повышение уровня организации (градации) в результате внутренних стремлений к прогрессу;
2. возникновение разнообразия типов организации на каждом уровне под действием среды.

Ч.Дарвин рассматривал прогресс, как неизбежное явление в эволюции природы. Дарвин обозначив причины эволюции, заложив основы для изучения биологического прогресса сам эту проблему четко не выделял.

Противоречие в классическом дарвинизме в понимании прогрессивного развития было разрешено путем учета противоречий и относительности всякого развития в природе. “Основной закон всякого прогресса – в его относительности” Ф.Энгельс.

В 1925 г. оформилось направление в исследовании прогрессивной эволюции благодаря работам отечественного ученого Алексея Николаевича Северцова, который основное внимание уделил результатам различных путей эволюции.

Под *биологическим прогрессом* следует понимать усовершенствование морфофизиологической организации, которая позволяет организмам проникать в новые условия среды.

Прогрессивную эволюцию живой природы в целом называют арогенезом. Большая заслуга А.Н. Северцова состояла в том, что он разделил понятия морфофизиологического прогресса и биологического прогресса.

Биологический прогресс характеризуется процветанием вида или группы в целом.

Морфофизиологический прогресс – заключается в усложнении и усовершенствовании организации.

Северцев выделил три критерия, на основе которых достигается биологический прогресс: 1. увеличение численности особей; 2. расширение ареала (расселение особей в новые места обитания); 3. дифференциация видов на новые внутривидовые формы (видообразование).

Один из главных путей биологического прогресса является ароморфоз.

Прогрессивные усовершенствования морфофизиологической организации Северцев назвал ароморфозами (от лат. - поднимать строения).

Ароморфозы – это адаптации широкого значения, т.е. полезные в самых разнообразных условиях среды, повышающие уровень организации живых организмов. Ароморфозы открывают большие возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания.

Например: приобретение млекопитающими и птицами теплокровности позволило им заселить холодные зоны Арктики и Антарктиды.

Следует отметить, что ароморфозы при их появлении практически не отличаются от обычных адаптаций. И лишь при дальнейшей “шлифовке” естественным отбором, согласовании с многочисленными другими признаками

организма и широкого распространения у многих видов они становятся ароморфозами.

Например: появление легочного дыхания у древних обитателей пресных водоемов, не изменило кардинально их образа жизни и уровня организации, но дало возможность для освоения суши – обширной среды обитания многим тысячам видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Все ароморфозы носят комплексный характер, т.е. все признаки форм взаимосвязаны друг с другом.

Например: появление постоянной температуры тела привело к прогрессивным преобразованиям, нервной, кровеносной и дыхательной систем.

На основе крупных преобразований или адаптаций широкого значения или ароморфозов в ходе эволюции отдельных групп возникает большое количество мелких приспособлений к определенным условиям среды. Такие приспособления Северцев назвал идиоадаптациями (алломорфоз).

Идиоадаптация – это преобразование исходной ароморфной организации соответственно частным условиям среды, т.е. после ароморфного усовершенствования организации развитие может продолжаться на основе специализации ее в частных условиях среды.

Благодаря ароморфным преобразованиям (теплокровность, живорождение и др.) произошло широкое расселение животных в самых разнообразных условиях среды (суше, воде, в воздухе), тем самым возникло множество экологических форм, приспособленных к различным географическим зонам.

При идиоадаптации ароморфные признаки сохраняют свое значение.

Например: для всех видов млекопитающих характерны теплокровность, живорождение, вскармливание потомства молоком.

На основе идиоадаптации сформировалось большое число отрядов и семейств млекопитающих.

Например: хищные, ластоногие, копытные, кошачьи, лошадиные, медвежьи.

Вывод: алломорфная организация характеризуется признаками адаптивными к частным условиям среды, является одним из наиболее распространенных способов биологического прогресса.

Биологический прогресс осуществляется как на основе морфофизиологических усовершенствований, так и благодаря упрощению морфофизиологической организации.

В ряде эволюционных ситуаций, когда окружающая среда стабильна, наблюдается явление общей дегенерации (катаморфоз - от греческого движение вниз).

Общая дегенерация или катаморфоз – эволюционное направление, сопровождающееся упрощением организации.

В результате чего происходит переход в более простые условия жизни, что влечет утрату части имеющихся или бесполезных признаков. Согласно этому прогрессивная эволюция заключается в выживании наиболее приспособленных, а не более высокоорганизованных существ.

Общая дегенерация наблюдается у многих форм организмов и связана в основном с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни. Однако важно то, что общая дегенерация не затрагивает кардинальных черт организации данной систематической группы.

Например: ленточные черви паразиты не перестают быть плоскими червями, сакуллина – корнеголовый, паразитирующий на крабе рак сохраняет все черты половой системы представителей класса ракообразных.

Вывод: не смотря на то, что общая дегенерация приводит к значительному упрощению морфофизиологической организации, виды идущие по пути катаморфоза могут увеличивать численность и ареал, т.е. двигаться по пути биологического прогресса.

Таким образом, биологический прогресс может осуществляться благодаря как частным, так и общим приспособлениям организма.

Биологический регресс - явление противоположное прогрессу, поэтому характеризуется обратными по содержанию критериями:

1. снижение численности особей;
2. сужение ареала;
3. постепенное или быстрое уменьшение видового разнообразия группы.

Причины отставание в темпах эволюции группы от скорости изменяющихся условий внешней среды.

Если группа встала на путь биологического регресса – то это определяется уровнем ее адаптивной специализации, чрезмерным развитием одних органов и отставанием других.

И.И.Шмальгаузен выделил направления регрессивной эволюции.

Теломорфоз – специализация организмов, связанная с переходом к узким условиям обитания (колибри, хамелеон).

Гиперморфоз – переразвитое органов нарушение коррелятивных связей (каменноугольный период стрекозы, торфяной олень).

Как при теломорфозе, так и при гиперморфозе быстрая смена условий среды снижает эволюционные возможности группы и приводит к вымиранию.

Причины вымирания: 1. сужение эволюционной пластичности (неспособность перестроиться к быстро меняющимся условиям среды); 2. снижение жизнеспособности (в результате инбридинга); 3. появление мощного хищника, высокопатогенных микробов, наличие конкурентов, изменение абиотической среды.

Анализируя взаимосвязи прогрессивной и регрессивной эволюции можно выделить некоторые общие закономерности:

1. регрессивные изменения всегда вторичны по отношению к прогрессивным;
2. прогрессивные изменения в одном отношении диалектически связаны с регрессивными изменениями в другом.

Направление эволюции в сторону прогресса сопряжено с упрощением тех признаков, которые оказываются либо ненужными, либо препятствующие дальнейшему прогрессу.

Таким образом, морфофизиологический регресс повышает уровень приспособленности организмов.

Литература основная: 1.

Литература дополнительная: 23,26.

Лекция № 8. Происхождение человека (4 часа).

План:

1. Место человека в зоологической системе.
2. Основные стадии антропогенеза.
3. Движущие силы антропогенеза.

Проблема происхождения человека долгое время оставалась научной загадкой.

Происхождение человека – антропогенез – процесс исторического развития человека, того вида, к которому принадлежим все мы.

Еще в античное время человек признавался «родственником» животных (Анаксимен, Аристотель). К. Линней поместил его вместе с высшими и низшими обезьянами в один отряд приматов.

Первую гипотезу естественного происхождения человека выдвинул Ж.Б. Ламарк. Исходным предком человека он считал «четверорукое» высокоразвитое существо, которое спустилось на землю и постепенно превратилось в двурукое существо, способное к прямохождению на двух ногах. Этот процесс осуществлялся, по Ламарку, теми же факторами, что и эволюция всех животных с нервной системой: потребности вызывали формирование привычек, а последние благодаря усилию воли и упражнениям порождали органы. Антропогенная гипотеза Ж.Б. Ламарка не имела успеха.

Фундаментальный вклад в решение проблемы антропогенеза сделал Дарвин. На многочисленных фактах он доказал близкое родство с высшими антропоидными обезьянами. К числу таких фактов относилось сходство в строении скелета и других органов, а также и в поведении человека и обезьян, сходство ранних стадий их эмбриогенеза, общие рудиментарные органы, подтверждающие животное происхождение человека.

В последующее время накопилось множество данных, доказывающих родство человека и антропоидов не только по морфологическим, но и по другим признакам. Установлено большое сходство в строении голосового аппарата (гортани) у человека и шимпанзе. У орангутана значительно увеличены размеры 41-го поля коры головного мозга, и именно этот отдел мозга сложно дифференцирован у человека в связи с развитой речью. Только у высших обезьян и человека имеется червеобразный отросток слепой кишки. У антропоидных обезьян установлены те же четыре группы крови, как и у человека. Половое созревание наступает сравнительно поздно (8-12 лет). Срок беременности у гориллы близок к 9 месяцам. Порядок прорезывания зубов у высших обезьян сходен с таковым у человека. Высоко развиты у антропоидов формы заботы о потомстве, длителен период детства.

Исследования филогенетических связей человека с другими видами высших животных позволили установить его место в зоологической системе млекопитающих. Вид современного человека (*Homo sapiens*) относится к отряду приматов (*Primates*), семейству гоминид (*Hominidae*), роду гомо (*Homo*).

Становление человека как биологического вида проходило через четыре основных этапа эволюции в пределах семейства гоминид: предшественник человека (протоантроп); древнейший человек (архантроп); древний человек (палеоантроп); человек современного типа (неантроп).

В настоящее время еще нет палеонтологических данных для построения всех промежуточных стадий филогенетической линии гоминид, приведшей к человеку современного типа.

Дриопитеки – древнейшие предки человека. Примерно 25 млн. лет назад от высших узконосых обезьян (гоминоидов) отделились две ветви, которые привели к образованию двух семейств: *понгид*, или антропоморфных обезьян (гиббон, горилла, орангутан, шимпанзе), *гоминид*, давших начало возникновению человека.

Предполагается, что ближайшим общим предком человека и антропоморфных была группа дриопитеков (древесных обезьян). Имеется много косвенных данных, подтверждающих подобное предположение. Способность человеческой руки вращаться во все стороны благодаря шаровидному суставу плечевой кости могла возникнуть только у древесной формы, а не у бегающих по земле четвероногих животных. Только человек и приматы обладают способностью к вращению предплечья внутрь и наружу, а также хорошо развитой ключицей. У человека и обезьян на кистях и стопах развиты кожные узоры, которые имеются только у древесных млекопитающих.

Древесные животные выработали способность к стереоскопическому зрению для правильной оценки прыжков, что было возможно благодаря сближению глазниц и перемещению их в лицевую плоскость и что оказалось затем полезным человеку в его трудовой деятельности. Жизни на деревьях благоприятствовала и малая плодовитость крупных обезьян, у которых высоко развита забота о потомстве благодаря стадному образу жизни и взаимопомощи, тесной связи матери и детеныша.

Наиболее древним представителем эволюционной линии гоминид многие ученые считают рамапитека, останки которого обнаружены в Индии (возраст отложений 12 млн. лет). Последующие за рамапитеком стадии в развитии гоминид пока не найдены.

В 1948 г. М. Лики обнаружила на острове Рузинга (оз. Виктория в Африке) остатки черепа древнейшей обезьяны, сочетавшего в себе черты строения, которые позволяли рассматривать ее в качестве возможного общего предка понгид и гоминид. Эта разновидность обезьян, названная проконсулом, обитала 25 млн. лет назад.

Обнаружение на том же острове трех костей конечности проконсула привело известного антрополога У. Ле Грос Кларка к выводу, что нога человека ближе к конечности типа проконсула, чем современной высшей обезьяны.

Вероятно, переход проконсула к прямохождению освободил передние конечности, с чем было связано и увеличение его мозга.

Из семейства гоминид выделилась линия, давшая начало возникновению группы австралопитековых.

В 1924 г. Р. Дарт и затем Р. Брум обнаружили в южноафриканских отложениях останки древнейшей предковой формы человека, которой было дано видовое название *Australopithecus africanus*. Вскоре была описана сходная с этим видом более поздняя форма – парантроп.

Сенсационные открытия, пролившие свет на эволюцию ранних предшественников человека (протоантропов), были сделаны супругами Луисом и Мэри Лики в 1959–1960 гг. В отложениях Олдовайского каньона в Танзании (Восточная Африка) они нашли остатки черепа, плечевую и бедренные кости существа, по ряду признаков напоминающего и австралопитека Дарта, и парантропа. Однако по меньшей мере 20 признаков отличали находку Лики от этих предшественников человека. Представителя нового вида Лики назвал «зинджантроп» (в переводе с арабского – «человек Восточной Африки») и предложил объединить всех трех предшественников человека в один род австралопитековых. Однако зинджантроп еще далеко отстоял от человека.

Питекантропы — это вторая по счету стадиальная группа гоминид после австралопитековых. В этом аспекте в специальной литературе они часто обозначаются как «архантропы», т. е. «древнейшие люди», сюда можно также добавить определение «истинные люди», так как принадлежность питекантропов к семейству гоминид никем из антропологов не оспаривается. Ранее некоторые исследователи объединяли питекантропов с неандертальцами в одну эволюционную стадию.

Находки питекантропов известны в трех частях света — Африке, Азии и Европе. Их предками были представители *Homo habilis* (поздние восточноафриканские представители данного вида часто именуются *Homo rudolfensis*). Время существования питекантропов (включая самых ранних, *Homo ergaster*) в интервале 1,8 млн. лет — менее 200 тыс. лет. Наиболее древние представители стадии открыты в Африке (1,6 млн. лет — 1,8 млн. лет); с рубежа 1 млн. лет они распространены в Азии, а со времени 0,5 млн. лет питекантропы (именуются часто «пренеандертальцы», или представители *Homo heidelbergensis*) обитали в Европе. Почти всемирное распространение питекантропов можно объяснить их достаточно высоким уровнем биологического и социального развития. Эволюция различных групп питекантропов происходила с различной скоростью, но имела одно направление — к сапиентному типу.

Впервые костные фрагменты питекантропа обнаружил голландский врач Е. Дюбуа на о. Ява в 1891 г. Примечательно, что автор находки разделял концепцию «промежуточного звена» в родословной человека, принадлежавшей дарвинисту Э. Геккелю. В 1894 г. Э. Дюбуа впервые дал научное описание *Питекантропуса эректуса* («обезьяночеловека прямоходящего»). Столь феноменальную находку некоторые европейские ученые встретили с недоверием, да и сам Дюбуа часто не верил в ее значение для науки.

С интервалом в 40 лет были сделаны другие находки питекантропов на о. Ява и в других местонахождениях.

Следующая серия находок у Сангирана относится к периоду 1952 — 1973 гг. Наиболее интересна находка черепа питекантропа с сохранившимся лицевым отделом черепа, сделанная в 1963 г. Остатков палеолитической культуры на о. Ява не обнаружено.

Множественные находки позволяют уверенно говорить о реальности таксона питекантропов. Приведем основные черты его морфотипа.

Современный тип бедренных костей и положение большого затылочного отверстия, сходное с тем, что мы видим на современных черепах, свидетельствуют о несомненно состоявшейся адаптации питекантропа к прямохождению. Общая массивность скелета питекантропа больше, чем у австралопитека.

Многочисленные архаичные черты наблюдаются в строении черепа: сильно развитый рельеф, покатый лобный отдел, массивные челюсти, выраженный прогнатизм лицевого отдела. Стенки черепа толстые, нижняя челюсть массивная и широкая, зубы крупные, при этом размеры клыка близки к современным. Сильно развитый затылочный рельеф связан с развитием шейной мускулатуры, игравшей значительную роль в балансировке черепа при ходьбе.

Синантроп несколько отличен по типу от питекантропа. Длина его тела составляла около 150 см (питекантропов — до 165 — 175 см), размеры черепа увеличены, но тип строения был тем же, исключение составлял ослабленный затылочный рельеф. Скелет синантропа менее массивен. Обращает на себя внимание грациальная нижняя челюсть. Объем мозга — более 1000 см³. Отличие синантропа и яванского питекантропа оценивается на уровне подвидового.

Фрагменты черепов древностью, соизмеримой с ранними питекантропами о. Явы (примерно 1 млн лет), найдены в двух провинциях Китая Ланьтянь, Куваньлинь. Интересно, что более древние китайские питекантропы отличаются от синантропов так же, как ранние питекантропы от поздних, а именно, большей массивностью костей и меньшей величиной мозга. К поздним прогрессивным питекантропам относится недавняя находка в Индии. Здесь вместе с позднеашельскими орудиями найден череп объемом 1300 см³.

Реальность существования стадии питекантропов в антропогенезе практически не оспаривается. Правда, предками последующих, более прогрессивных форм считаются поздние представители питекантропов.

Синхронные формы ископаемого человека из Европы имеют меньший возраст и достаточно своеобразны. Их часто именуют «пренеандертальцами» или относят к *Homo heidelbergensis*, который в Африке, Европе и Азии был предковым для человека современного типа и неандертальцев Европы и Азии. Европейские формы имеют следующий возраст: Мауэр (500 тыс. лет), Араго (400 тыс. лет), Петралона (450 тыс. лет), Атапуэрка (300 тыс. лет). Переходный эволюционный характер имеют в Африке Брокен-Хилл (300 тыс. лет) и Бодо (600 тыс. лет).

На Кавказе наиболее древней считается находка в Грузии *дманисского человека*, древность которого оценивают в 1,6 — 1,8 млн лет. Анатомические особенности позволяют поставить его в один ряд с древнейшими гоминидами Африки и Азии.

Питекантропы найдены и в других памятниках: в Узбекистане (Сель-Унгур), на Северном Кавказе (Кударо), Украине. Форма, промежуточная между питекантропами и неандертальцами, найдена в Азербайджане (Азых). Человек ашельского времени, видимо, жил на территории Армении (Ереван).

В результате афроазитских миграций первых людей возникло два основных центра эволюции человека — западный и восточный. Разделенные огромными расстояниями популяции питекантропов могли прогрессировать длительное время в изоляции друг от друга. Существует мнение, что неандертальцы не были во всех регионах закономерной ступенью эволюции, в Африке и Европе таковой были питекантропы («пренеандертальцы»).

В традиционной стадийной модели антропогенеза промежуточную эволюционную ступень между *Homo erectus* и *Homo sapiens* представляли собою **палеоантропы** («древние люди»), которые в абсолютном летоисчислении обитали в период от 300 тыс. лет до примерно 30 тыс. лет в Европе, Азии и Африке.

В общем, палеоантропы продолжают линию эволюции «*Человека прямоходящего*» (точнее — *Homo heidelbergensis*), но в современных схемах часто обозначаются как боковая ветвь гоминид.

По общему уровню эволюционных достижений эти гоминиды наиболее близки к человеку современного вида. Палеоантропы в настоящее время рассматриваются как подвид «Человека разумного», т. е. как его ископаемый вариант (*Homo sapiens neanderthalensis*). Такой взгляд отражает новые знания о сложности биологии, интеллектуальной сферы и социальной организации неандертальцев.

Первые находки неандертальцев были сделаны в XIX в. в Западной Европе и не имели однозначной интерпретации.

Группы палеоантропов, разместившись в значительном диапазоне геологического времени, весьма многообразны по морфологическому облику. Антрополог В.П. Алексеев осуществил попытку классификации групп неандертальцев, сходных морфологически и хронологически, и выделил несколько группировок: европейскую, африканскую, типа Схул и переднеазиатскую.

Выделен комплекс признаков, сближающих самые ранние формы неандертальцев с современным человеком: сравнительно узкий и высокий череп, относительно выпуклый лоб, массивное надбровье, как у питекантропов, не разделенное на составляющие элементы, довольно округлый затылок, выпрямленный лицевой отдел, наличие зачаточного подбородка нижней челюсти.

Согласно одной из точек зрения, типичный неандертальский человек существовал лишь в пределах Европы и некоторых регионах Азии, куда он мог переселиться из Европы. Причем, начиная с рубежа 40 тыс. лет, неандертальцы

сосуществовали с вполне сложившимися людьми современного анатомического типа; на Ближнем Востоке подобное сосуществование могло быть более длительным.

Исключительны по значению находки палеоантропов горы Кармел (Израиль). Они привлекли исследователей мозаикой сапиентных и неандерталоидных особенностей. Указанные находки можно трактовать как фактическое свидетельство метисации ранних неандертальцев и современного человека. Правда, надо заметить, что некоторые находки Схул в настоящее время рассматриваются как принадлежащие «архаичному *Homo sapiens*».

Окончательное становление современного человека завершается, судя по ископаемым находкам, около 25 тыс. лет назад. С этого времени на Земле живет лишь один вид гоминид — *Homo sapiens*.

Древние человеческие кости были найдены еще в 1771 г., в пещере недалеко от немецкого города Бамберг, вместе с костями пещерного медведя и других вымерших животных. Немецкий пастор, который нашел кости, решил, что они "оказались в пещере случайно". Другая известная находка доисторического человека была сделана в Англии, в Уэльсе, в 1823 г. Был найден один скелет, без черепа, окрашенный в красный цвет, вместе с орудиями верхнего палеолита. Эта находка получила название "Красная леди". Затем в 1852 г. на территории Южной Франции, вблизи Пиренеев, в пещере Ориньяк, были найдены фрагменты не менее 17 человеческих скелетов. Эти кости по приказанию местных властей были преданы земле на местном кладбище, но впоследствии были выкопаны и определены как очень древние.

В 1868 г. на холме Кро-Каньон в местечке Дордони, у городка Лес-Эзи, также расположенном на территории Южной Франции, велись дорожные работы. Когда рабочие расчищали землю под скальным навесом, они наткнулись на человеческие кости, кремневые орудия, просверленные морские раковины и зубы морских животных. Людей, которым все это принадлежало, назвали кроманьонцами. Вскоре стало ясно, что жили они около 25 тыс. лет назад и по своему морфологическому облику были современными людьми.

Юго-запад Франции был родиной не только для кроманьонцев — до них здесь обитали неандертальцы, именно та популяция, которая затем получила название "классических неандертальцев". Неандертальцы были предшественниками кроманьонцев во многих пещерах, и более глубокие слои почвы хранят неандертальские орудия.

Если классические неандертальцы не были непосредственными предками кроманьонцев, то куда делись неандертальцы и откуда пришли кроманьонцы? Оба эти вопроса по-прежнему интригуют исследователей, и если первый из них обсуждался в предыдущей главе, то второй мы затронем ниже, при обсуждении проблемы происхождения современного человека.

Морфологическая характеристика

Современный человек от всех своих предков отличался, прежде всего, строением черепа. Объем черепа у современного человека составляет в среднем 1440 см у мужчин и 1300 см у женщин. Как видим, по объему черепа современный человек даже отстает от неандертальца, у которого объем черепа достигал 1900 см, и ненамного обгоняет архантропа, максимальный объем черепа которого достигал средних величин у современного человека.

Таким образом, главное отличие заключалось не в размере черепа, а в его форме. По словам антрополога Д. Пилбима, речь идет о "разных способах упаковки одного и того же количества мозговой ткани". Но для работы человеческого мозга вовсе небезразлично, как он "упакован", т.е. какие его отделы развиты больше, а какие — меньше. Череп современного человека более высокий, его свод более округлый. Такая форма черепа отвечает максимальному развитию лобных и теменных отделов головного мозга, в которых расположены так называемые ассоциативные зоны, ответственные за высшую координацию психических функций у человека.

Что могло послужить причиной столь важных эволюционных преобразований в строении черепа? На этот счет существуют различные мнения. Некоторые ученые полагают, что важную роль сыграло уменьшение использования передних зубов в качестве дополнительного орудия — например, для удержания одного конца шкуры при ее обработке каменным скребком. В результате могла уменьшиться общая массивность лицевого отдела черепа, а весь череп стал короче. Поскольку объем мозга не менялся, то череп увеличивался в высоту. Другая точка зрения, которой придерживается Пилбим, связывает изменение формы черепа с развитием глотки в качестве резонирующей камеры, необходимой для членораздельной речи. Глотка крепится к основанию черепа, которое у современного человека изогнуто. У архантропов и неандертальцев основание черепа более плоское. В результате образования характерного для черепа современного человека изгиба весь череп менял свою форму, становясь выше и короче.

Итак, первое отличие черепа современного человека от черепов архантропа и неандертальца то, что он стал короче и выше, с округлым затылком и отчетливо выраженным изгибом в основании.

Вторым важным отличием черепа современного человека является отсутствие сплошного надглазничного рельефа — "козырька" — над глазами, столь характерного для древних гоминид. Иногда и у современного человека надбровье может быть развито очень сильно, но никогда надбровные дуги не выражены на всем протяжении надглазничного края, от одного виска до другого, как это было у архантропов и классических неандертальцев.

Третье отличие черепа современного человека — подбородочный выступ на нижней челюсти. Подбородочный выступ иногда встречается даже на черепах архантропов, но это единичные случаи. Только у современного человека подбородочный выступ может считаться видовым признаком, характерным для всех неантропов.

Ископаемые люди современного облика, которые получили название кроманьонцев, обладали всеми характерными особенностями строения черепа, которые перечислены выше.

Возникает вопрос: неужели за 25 тыс. лет не произошло никаких изменений в строении черепа? Естественно, изменения были, но они уже не носили характера эволюционных преобразований и не затрагивали основных видовых характеристик черепа *Homo sapiens*. С течением времени на всех территориях, населенных человеком, происходил процесс укорочения черепа. Антропологи называют это явление эпохальной брахицефализацией. Череп продолжал приобретать все более округлую, гармоничную форму. Иногда это могло вводить исследователей в заблуждение, поскольку более позднее население одной и той же территории имело иную форму черепа, чем население более древнее. Строились гипотезы о миграциях, смене одних народов другими, но при более тщательном изучении выяснялось, что речь, скорее, идет о процессе эпохальной брахицефализации, при которой потомки имеют более короткие черепа, чем их предки.

Важной особенностью населения Земли того времени было иное, чем сейчас, общее антропологическое разнообразие. Антропологи не могут сказать точно, когда именно возникли современные человеческие расы. На некоторых территориях расовые признаки уходят в очень глубокую древность, и можно с большой долей уверенности утверждать, что в формировании современного населения этих территорий приняли участие местные неандертальцы или даже архантропы. В других случаях никакой преемственности не наблюдается. Такая ситуация свойственна, например, Европе и Северной Азии. В течение какого-то времени после появления здесь человека современного типа ученые не обнаруживают находок, которые напрямую вели бы к современным антропологическим типам этой территории. Находки из разных областей Европы и Северной Азии иногда представляли собой самые неожиданные комбинации признаков. Это говорит о том, что современные расы сформировались относительно недавно, позже, чем 25 тыс. лет назад, а в древности среди популяций того времени могли существовать какие-то свои "расы", о которых мы ничего не знаем.

Традиционно считается, что кроманьонцы были высокими, стройными людьми, с удлинёнными пропорциями. Это верно только для некоторых популяций древних людей, обитавших на территории Европы, Передней Азии и Африки. Для многих ископаемых групп были свойственны иные особенности телосложения. Есть веские основания считать, что все разнообразие конституциональных типов сформировалось еще раньше — в эпоху неандертальцев. Освоение современным человеком арктических широт, высокогорных районов и пустынь приводило к повышению адаптивного морфологического разнообразия человечества в целом.

Литература основная: 1.

Литература дополнительная: 5,6,7,10,13,14,18,20,23.

3.6 МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ К ВЫПОЛНЕНИЮ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

Лабораторные работы по каждому модулю, приведенному в технологической карте учебного курса, сочетают в себе элементы практических работ и семинаров. Каждая работа включает вводные вопросы для теоретического ознакомления с темой, материалы и оборудование, цель и методику выполнения, контрольные вопросы.

Для выполнения лабораторной работы студент получает необходимое оборудование и самостоятельно выполняет работу в соответствии с планом, результаты наблюдений или экспериментов заносятся в тетрадь для лабораторных работ, по форме, указанной преподавателем, рисунки и схемы студент выполняет аккуратно, карандашом, при необходимости получает консультацию преподавателя. Тетрадь по биологии является итоговым документом лабораторных занятий.

Пропущенное занятие должно быть отработано. При отработке студент полностью сдает теоретический материал по соответствующей теме, проводит лабораторную работу и защищает ее.

Занятие № 1 - 2. Изменчивость внутри популяций. Адаптация – как результат действия естественного отбора (4 часа).

Контрольный опрос:

1. Изменчивость, ее сущность. Дарвин о формах, закономерностях и причинах изменчивости.
2. Причины и механизм мутаций, их значение для эволюции.
3. Роль рекомбинаций для эволюции.
4. Норма реакции и ее изменения.
5. Полиморфизм в популяциях и его значение для эволюции.
6. Сущность адаптаций и пути их возникновения.
7. Адаптации на различных уровнях организации живой материи.
8. Классификация видовых адаптаций.
10. Относительность органической целесообразности.

Практическая работа с гербарием, коллекциями, таблицами.

Литература: 1,10,21,24,25,29._

Занятие № 3 - 4. Естественный отбор. Борьба за существование и ее формы (4 часа).

Контрольный опрос:

1. Представления об отборе во времена Дарвина и синтетической теории эволюции.
2. Особенности естественного отбора.
3. Элиминация, ее формы.
4. Формы естественного отбора.
5. Дарвиновская концепция борьбы за существование.
6. Борьба за существование как процесс взаимодействия в биогеоценозе.

Практическая работа с карточками, таблицами.

Литература: 1,2, 3,21,24,25,29.

Занятие № 5. Микроэволюционные процессы в популяциях (2 часа).

План:

1. Популяция – элементарная единица эволюции. Типы популяций.
2. Закон Харди – Вайнберга и его биологический смысл.
3. Дрейф генов, волны жизни.
4. Миграция. Роль миграций в поддержании устойчивости видов.
5. Изоляция. Формы изоляции. Эволюционная роль изоляции популяций.

Литература: 1,2,3,12,17,24,25.

Занятие № 6. Антропогенез (2 часа).

План:

1. Доказательства животного происхождения человека.
2. Отличие человека от животного, сравнительно – анатомические особенности.
3. Поведение и образ жизни.
4. Этапы антропогенеза.
5. Основные факторы становления человека современного типа.
6. Образование рас. Теория поли - и моноцентризма. Критика расизма и социал – дарвинизма.
7. Современная филогенетическая эволюция человека.

Литература: 1, 2, 3,5,6,7,8,10,14,18,22,25,29.

3.7 ГЛОССАРИЙ

Адаптация – комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей особи, популяции или вида, обеспечивающий успех в конкуренции с другими видами, популяциями и особями и устойчивость к воздействиям факторов абиотической среды.

Аллогенез – развитие филогенетической группы внутри одной адаптивной зоны.

Адаптивная зона – комплекс экологических условий в определенной части биосферы, составляющих среду жизни для данной группы организмов.

Аллопатрия – видообразование на периферии ареала исходного вида.

Автономизация развития – уменьшение значения физико-химических факторов внешней среды в индивидуальном развитии в процессе эволюции.

Анаболия – эволюционные изменения на поздних стадиях онтогенеза.

Аналогия, аналогичное сходство – сходство строения разных органов, вызванное не общностью происхождения, а сходством выполняемых функций.

Арогенез – развитие группы с резким расширением адаптивной зоны и выходом в другую адаптивную зону в результате приобретения, каких – то принципиально новых приспособлений.

Ароморфоз – крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза.

Архаллакис – эволюционное изменение на начальных стадиях онтогенеза.

Атавизм – орган или структура, не несущие каких – либо важных функций для вида, встречающиеся лишь у отдельных особей, но хорошо развитые у предковых форм.

Биогенез – процесс возникновения живого из неживого в эволюции Земли; образование органических соединений живыми организмами; учение, принципиально отрицающее возможность появления живого из неживой материи и утверждающее, что живые существа могут происходить только от себе подобных.

Вид – качественный этап эволюционного процесса, эволюционно-устойчивая генетико–экологическая система.

Видообразование – процесс возникновения новых биологических видов и изменения их во времени.

Волны численности (жизни, популяционные) – присущие всем видам периодичные и непериодичные изменения численности особей в популяциях, возникающие в результате влияния абиотических и биотических факторов, воздействующих на популяцию, ведущие к изменению интенсивности естественного отбора и переменам в генетической структуре популяций.

Вымирание – в широком смысле слова – исчезновение любой группы (вида, рода и т.д.) в процессе эволюции. В узком смысле – исчезновение группы без оставления каких-либо дочерних форм.

Гомология органов – органы с общим планом строения, развивающиеся из исходных зачатков, и могущие выполнять как сходные, так и различные функции.

Дарвинизм – теория эволюции органического мира, основанная на признании естественного отбора главной движущей силой развития живой природы.

Дегенерация – возникновение в процессе эволюции группы более простого строения особей, чем было характерно для предковых групп.

Дивергенция – разделение в процессе эволюции единого таксона на два или несколько.

Динамика популяции – изменение численности, полового и возрастного состава популяции, определяемое внутривидовыми процессами и взаимодействием популяций разных видов.

Древо жизни – отражение эволюционного пути развития группы, ее филогенеза, в виде дерева с ветвями.

Дрейф генов (генетико-автоматический процесс в популяции)- изменение генетической структуры популяции в результате любых случайных причин. Дрейф генов проявляется, как правило, лишь при небольшой численности популяции и ведет к уменьшению наследственной изменчивости в ней.

Естественный отбор – выживание и оставление потомства более приспособленными в данных условиях особями; избирательное сохранение и передача следующему поколению определенных генотипов.

Идиоадаптация – адаптации одного уровня, определяющие приспособления к жизни внутри одной адаптивной зоны.

Изоляция – разобщение (или обособление) особей или их групп друг от друга. Изоляция внутри вида служит одним из важнейших факторов эволюции.

Катастрофа эволюционная – относительно внезапное исчезновение или возникновение большого числа форм живого.

Квантовая эволюция – крайне быстрая эволюция какой-либо группы, связанная со сменой адаптивной зоны. Такая группа либо приобретает новый комплекс приспособлений к новой адаптивной зоне, либо вымирает.

Коадаптация – взаимное приспособление разных видов в процессе коэволюции. Иногда коадаптацией называют взаимную приспособленность органов одной особи.

Конвергенция – одна из основных форм филогенеза, выражающаяся в возникновении у представителей разных групп сходных (аналогичных) признаков, вызванных приспособлением к сходным условиям.

Конгруэнция – взаимоприспособление особей, возникающее в ходе внутривидовых отношений.

Козволюция – эволюционные взаимодействия организмов разных видов, не обменивающихся генетической информацией, но тесно связанных экологически (например, хищник – жертва, паразит – хозяин).

Креационизм – концепция постоянства видов, объясняющая многообразие органического мира творением его богом.

Макроэволюция – эволюционные процессы, протекающие на уровнях выше видового.

Микроэволюция – эволюционные процессы текущие внутри вида.

Молекулярные часы – расчет времени дивергенции сравниваемых форм, основанный на признании постоянного во времени темпа изменения последовательности аминокислот в молекуле белков.

Монофилия – происхождение группы организмов от общего предка, т.е. группы такого же таксономического ранга.

Нейтрализм – концепция эволюции, основанная на отрицании творческого характера действия естественного отбора ввиду селективной нейтральности многих мутаций.

Необратимость эволюции – невозможность повторения в процессе эволюции состояния, уже осуществленного в ряду предковых форм.

Неодарвинизм – 1/ концепция, распространяющая действие естественного отбора не только на группы особей, но и на отдельные части внутри особи; 2/ то же, что нейтрализм; 3/ современное эволюционное учение, включающее дарвинизм как главную составную часть.

Неотения – приобретение в процессе эволюции группы способности к половому размножению на стадиях, предшествующих взрослому состоянию.

Ортогенез – концепция, признающая возникновение направленных тенденций в развитии какой-либо группы не под действием естественного отбора (ортоселекция), а под действием внутренних факторов.

Палингенез – признак или процесс в онтогенезе, повторяющий признак или процесс в филогенезе данного вида.

Панспермия – концепция о возможности переноса жизни в космическом пространстве с одной планеты на другую.

Параллелизм – независимое развитие в процессе эволюции сходных признаков у родственных групп.

Полифилия – происхождение одной группы организмов от нескольких, не связанных близким родством.

Преадаптация – свойство организма, возникающее как приспособление к старым условиям, но имеющее адаптивное значение и в условиях, которые ранее не встречались в развитии данной группы.

Преформизм – эволюционная концепция, основанная на признании эволюции как процесса развертывания информации, заключенной в зачатковых клетках.

Прогресс – совершенствование организмов в процессе эволюции.

Регресс – упрощение организмов в процессе эволюции.

Рекапитуляция – повторение в эмбриогенезе современных форм признаков, характерных для взрослых предков.

Реликты – виды и другие группы организмов, сохранившиеся от прежде широко распространенных флор и фаун.

Рудименты – сравнительно упрощенные по сравнению с гомологичными структурами предковых или близких форм структуры, утратившие свое основное функциональное значение в процессе эволюции. В отличие от атавизмов встречаются у всех особей данного вида.

Сетчатое родство – эволюционные процессы, при котором группы (популяции внутри вида и изредка – близкие виды) связаны обменом генетической информацией.

Симбиогенез – гипотеза о происхождении крупных групп организмов путем симбиоза.

Симпатрия – совместное обитание в одном географическом регионе генетически различных внутривидовых групп особей с разными экологическими особенностями.

Специализация – направление эволюции группы, выражающаяся в приспособлении ее к очень узким условиям существования, крайний вариант аллогенеза.

Трансформизм – система взглядов об исторической изменчивости организмов в XVII – XIX вв., предшествовавшая эволюционному учению.

Филетическая эволюция – эволюция данного вида как целого, без дивергенции; непрерывный ряд последовательных во времени групп.

Филоэмбриогенез – эволюционное изменение хода индивидуального развития.

Филогенез – путь эволюционного развития данной группы.

Филум – определенный отрезок филогенеза данной группы, часть древа жизни.

Фратрия – отрезок филогенеза, эквивалентный виду в неонтологии.

Финализм – эволюционная концепция, утверждающая существование строго определенного характера эволюции группы, направленного к определенной цели.

Эволюционное учение – вся система эволюционных взглядов, включающая теорию эволюции, различные эволюционные гипотезы, историю эволюционной мысли, методы изучения эволюционного процесса.

Эпигенез – учение о развитии организма как о процессе полного новообразования, зависящего лишь от внешних или нематериальных факторов.

3.8 РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Северцев, А.С. Теория эволюции / А.С. Северцев. – М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 380 с.

Дополнительная литература

2. Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. - М., 1984.
3. Алексеев, В.П. География человеческих рас / В.П. Алексеев. – М.: Мысль, 1974.
4. Алексеев, В.П. Становление человечества / В.П. Алексеев. – М., 1984.
5. Алексеев, В.П. Человек. Эволюция и таксономия (некоторые теоретические вопросы) / В.П. Алексеев. – М., 1985.
6. Алексеева, Т.И. Адаптивные процессы в популяциях человека / Т.И. Алексеева. - М., 1986.
7. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. - М., 1983.
8. Брук, С.И. Население мира. Этнодемографический справочник / С.И. Брук. – М., 1981.
9. Воронцов, Н.Н. Эволюция органического мира / Н.Н. Воронцов, Л.Н. Сухорукова. - М.: Просвещение, 1991.
10. Георгиевский, А.Б. Дарвинизм / А.Б. Георгиевский. - М.: Просвещение, 1985. – 271 с.
11. Грант, В. Эволюция организмов / В. Грант. - М., 1980.
12. Дольник, В.Р. Непослушное дитя биосферы / В.Р. Дольник. – Санкт-Петербург, 2003.
13. Ефимов, Ю.И. Философские проблемы антропосоциогенеза / Ю.И. Ефимов. – М., 1981.
14. Завадский, К.М. Вид и видообразование / К.М. Завадский. - М., 1967.
15. Кейлоу, П. Принципы эволюции / П. Кейлоу. - М., 1986.
16. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. - М., 1985.
17. Констебл, Дж. Неандертальцы / Дж. Констебл. – М., 1978.

18. Майер, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майер. – М.: Мир, 1974.
19. Придо, П. Кроманьонский человек / П. Придо. – М., 1979.
20. Рычков, Ю. Г. Антропология и генетика изолированных популяций / Ю.Г. Рычков. - М., 1985.
21. Спицын, В. А. Биохимический полиморфизм человека / В.А. Спицын. - М., 1985.
22. Уайт, Э. Первые люди / Э. Уайт, Д. Боаун. – М., 1978.
23. Четвериков, С.С. Волны жизни / С.С. Четвериков Проблемы общей биологии и генетики. – Новосибирск, 1983.
24. Шарова, И.Х. Проблемы теории эволюции / И.Х. Шарова. - М.: Знание, 1981.
25. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. - М.: Наука, 1980.
26. Щербакова, Н. А. Методические рекомендации к практическим занятиям по дарвинизму / Н.А. Щербакова. - Горно-Алтайск, 1992.
27. Фоули, Р. Еще один неповторимый вид / Р. Фоули. - М.: Мир, 1990.
28. Эволюционная биология: материалы конференции «Проблема вида и видообразование»/ Под ред. В.Н. Стегния. - Томск: ТГУ, 2001. – т.1.
29. Яблоков, А.В. Эволюционное учение /А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. - М.: Высшая школа, 1989. – 335 с.

IV. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЕ СТУДЕНТОВ

Самостоятельная работа студентов по курсу призвана, не только закреплять и углублять знания, полученные на аудиторных занятиях, но и способствовать развитию у студентов творческих навыков, инициативы, умению организовать свое время.

При выполнении плана самостоятельной работы студенту необходимо прочитать теоретический материал не только в учебниках и учебных пособиях, указанных в библиографических списках, но и познакомиться с публикациями в периодических изданиях.

Студенту необходимо творчески переработать изученный самостоятельно материал и предоставить его для отчета в форме реферата или конспекта.

Проверка выполнения плана самостоятельной работы проводится на семинарских занятиях, во время защиты практической работы, индивидуальных занятиях.

Темы	Кол-во часов	Формы отчетности, сроки
Семестр 4		
Происхождение и эволюция		
Формирование эволюционной идеи (додарвиновский период). Значение работ К. Линнея. Зарождение эволюционной идеи (трансформизм). Эволюционная концепция	1	Защита реферата на зачете

Ж.Б. Ламарка.		
Биография и научная деятельность Ч. Дарвина. Общая оценка эволюционного учения Ч. Дарвина.	1	Защита реферата на зачете
Основные этапы химической и биологической эволюции. Возникновение жизни (биогенез). Современные гипотезы происхождения жизни. Значение работ А.И. Опарина, Д. Холдейна, Д. Бернала. Основные этапы биогенеза и их экспериментальное моделирование. Деятельность биосферы в архее и протерозое. Изменение атмосферы и литосферы земли живыми организмами. Возникновение многоклеточности. Жизнь в докембрийских и кембрийских морях. Становление типов беспозвоночных животных типа хордовых. Появление высших растений. Завоевание жизнью суши. Основные этапы дальнейшего развития жизни на Земле. Краткая характеристика органического мира и состояние биосферы в палеозое, мезозое и кайнозое.	6	Защита реферата на зачете
Организм как объект эволюционных преобразований. Фенотип – основная единица отбора и передатчик наследственной информации по поколениям. Популяция – элементарная единица эволюции. Типы популяций (клональные и панмиктические). Влияние абиотической среды и взаимодействие организмов как основа борьбы за существование и естественного отбора.	4	Защита реферата на зачете, ответ на занятии «Микроэволюционные процессы в популяциях», ответ на лабораторно-практическом занятии «Изменчивость внутри популяций. Адаптация – как результат действия естественного отбора»; «Естественный отбор. Борьба за существование и ее формы»
Определение понятия микроэволюции. Нарушения закона Харди – Вайнберга как неизбежное явление природы и как причина изменения генофонда популяции: эволюционные следствия ограничения численности и панмиксии в популяциях, изменения генофонда при мутационном процессе и отборе. Микроэволюция как результат взаимодействия направленных и ненаправленных факторов эволюции: мутационного процесса, дрейфа генов, миграции, изоляции, борьбы за существование и естественного отбора. Сравнительный анализ роли этих факторов	4	Защита реферата, ответ на занятии «Микроэволюционные процессы в популяциях», ответ на лабораторно-практическом занятии «Изменчивость внутри популяций. Адаптация – как результат действия естественного отбора»; «Естественный отбор. Борьба за существование и ее формы»

<p>в изменении генофонда популяций. Эволюция адаптаций - результат действия естественного отбора. Классификация адаптаций.</p>		
<p>История развития понятия вида. Номиналистическая концепция (Ж.Б. Ламарк). Понимание вида Ч. Дарвиным. Учение об элементарных видах (жорданоны и т.п.). Накопление материалов об экологической и генетической структуре вида. Современная биологическая концепция политипического вида. Критерии вида, структура вида, общие признаки вида. Значение изолирующих механизмов для внутривидовой дифференциации и обособления новых видов. Разнообразие путей формирования новых видов. Гибридогенное видообразование и роль полиплоидии в формировании новых видов. Теория и доказательства аллопатрического (географического) видообразования. Экологическая радиация. Филетическая эволюция.</p>	4	Защита реферата на зачете
<p>Общие закономерности макроэволюции: прогрессивная направленность исторического развития жизни, необратимость эволюции, прогрессивная специализация. Темпы эволюции. Неравномерность эволюции. Причины, влияющие на скорость эволюции.</p>	4	Защита реферата на зачете
Происхождение человека		
<p>Развитие представлений о происхождении человека: борьба религиозных и научных концепций. Место человека в зоологической системе. Основные этапы антропогенеза. Антропоморфные обезьяны (дриопитеки, австралопитеки) – ранние предшественники человека. Находки Л. Лики и его продолжателей в Африке и их познавательное значение. Стадии древнейших (питекантропы) и древних (неандертальцы) людей. Возникновение человека современного типа. Вопрос о центрах происхождения человека.</p> <p>Движущие силы антропогенеза и их специфика. Роль социального образа жизни в становлении человека. Эволюция языка и речи, возникновение второй сигнальной системы. Роль группового отбора в эволюции человека и его культуры.</p>	6	Защита реферата, ответ на занятии «Антропогенез»

Человек – уникальный вид и специфика его адаптаций. Генетическая и социальная наследственность. Уникальная способность к обучаемости у человека – его открытая генетическая программа. Особенности биологической эволюции современного человека.		
Человеческие расы и их происхождение. Значение изоляции и дрейфа генов в происхождении политипизма у человека. Адаптивное значение расовых признаков. Биологическая несостоятельность расизма.	4	Защита реферата, ответ на занятии «Антропогенез»

V. ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ

Цель: приобретение навыков анализа научной литературы по определенной теме.

Тематика рефератов:

1. Геохронология и основные этапы эволюции на Земле.
2. Основные постулаты синтетической теории эволюции.
3. Биография и научная деятельность Ч. Дарвина.
4. Формирование эволюционной биологии и развитие дарвинизма как научного направления.
5. Проблемы видообразования у рода *Homo sapiens*.
6. Борьба за существование в человеческом обществе.
7. Современное понимание концепции Ламарка.
8. Адаптация – результат действия естественного отбора.
9. Развитие теории эволюции.
10. Учение о виде. История и современность.
11. Прокариоты.
12. Возникновение первых эукариотических клеток.
13. Дивергенция как основной путь эволюции.
14. Эволюционирующий вид по Ф. Добжанскому.
15. Эволюционная теория и медицина.
16. Охрана и рациональное использование природы с точки зрения эволюционной теории.
17. Экологические закономерности эволюции.
18. Философия и теория эволюции.
19. Эволюционная идея в биологии.
20. Основные этапы антропогенеза.
21. Человеческие расы и их происхождение.
22. Человек – уникальный вид и специфика его адаптации.
23. Проблемы видообразования у рода *Homo sapiens*.

Содержание и объем пояснительной записки (или введения): актуальность проблемы, обоснование темы. Постановка цели и задач. Объем: 2-3 стр. (2 ч).

Основная часть: должна включать основные вопросы, подлежащие освещению. Самостоятельной работой студента является подбор и составление полного списка литературы (кроме указанных преподавателем) для освещения и обобщения новейших достижений науки по теме реферата. Выявление дискуссионных, выдвигающих спорные вопросы и проблемы ученых. Объем: 20-25 стр. (8 ч.).

Заключение: должно включать обобщение анализа литературы и выводы. Объем: 2-3 стр. (1 ч.).

Список использованной литературы: не менее 10-15 источников.

Примечание: Тематический план примерный. Студенты имеют право на выбор темы по своим интересам.

VI. КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЧЕТ

1. Предмет и задачи биологии.
2. Методы исследования биологии.
3. Значение работ К. Линнея.
4. Зарождение эволюционной теории (трансформизм).
5. Эволюционная концепция Ж.Б. Ламарка.
6. Научные предпосылки возникновения дарвинизма. Развитие систематики, сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии.
7. Создание клеточной теории, развитие экологии, исторический метод в геологии.
8. Оценка эволюционного учения Дарвина.
9. Учение Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе.
10. Учение об искусственном отборе.
11. Послударвиновский период. Три течения в дарвинизме.
12. Кризис эволюционной теории в первой четверти XX века. Основные направления генетического антидарвинизма.
13. Сущность неоламаркизма и социал – дарвинизма.
14. Общая характеристика жизни как особой формы движения материи.
15. Основные уровни организации жизни и эволюционный процесс.
16. Современные гипотезы происхождения жизни на Земле.
17. Основные этапы биогенеза.
18. Основные ароморфозы в архее и протерозое.
19. Эволюция прокариот и эукариот.
20. Основные ароморфозы и алломорфозы в мезозое и кайнозое.
21. Эволюция энергетических процессов.
22. Популяция – элементарная единица в эволюции. Типы популяций.
23. Дрейф генов, волны жизни, их значение для эволюции.
24. Миграция, ее значение в изменении генетической структуры популяций.
25. Изоляция. Ее эволюционная роль.
26. Борьба за существование. Классификация форм борьбы за существование.

27. Естественный отбор. Формы естественного отбора.
28. Элиминация, ее формы. Эволюционные следствия разных форм элиминации.
29. Роль комбинативной изменчивости в эволюции.
30. Эволюция адаптаций – основной результат естественного отбора.
31. История развития понятия «Вид».
32. Структура вида.
33. Действие посткопуляционных изолирующих механизмов, их значение для вида.
34. Общие признаки вида. Критерии вида. Виды двойники.
35. Видообразование.
36. Проблема происхождения таксонов надвидового ранга. Направленность эволюционного процесса.
37. Макроэволюция. Пути макроэволюции.
38. Способы филогенетического преобразования органов. Гомология и аналогия органов.
39. Биологический прогресс, биологический регресс.
40. Основные этапы антропогенеза.
41. Человек – уникальный вид и специфика его адаптации.
42. Человеческие расы и их происхождение.

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
Государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«ГОРНО-АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Биолого-химический факультет

Кафедра безопасности жизнедеятельности, анатомии и физиологии

«СОГЛАСОВАНО»

Декан ГФ

_____ А.В. Бондаренко

« ____ » _____ 200__г.

«УТВЕРЖДАЮ»

Проректор по УР

_____ О.А. Гончарова

« ____ » _____ 200__г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«Биология»
по специальности 010401 «География»
020802 «Природопользование»

Составитель:

к.б.н., доцент

Воронков Е.Г.

и.о. зав. кафедрой безопасности
жизнедеятельности, анатомии и физиологии

Воронков Е.Г.

Горно-Алтайск, 2008 г.