

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

Т.А.Алаторцева

СПРАВОЧНЫЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ
К КУРСУ «ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ»

*Учебно-методическое пособие
для студентов биологического факультета*

ИЗДАТЕЛЬСТВО САРАТОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
2013

Алаторцева Т.А.

Справочные и методические материалы к курсу «Теория эволюции»: Учеб.-метод. пособие. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2013. – 37 с.

В пособии представлены теоретический материал и вопросы для подготовки к семинарским занятиям по дисциплине «Теория эволюции», а также тестовые задания для самоконтроля знаний и список рекомендуемой литературы.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата «020400 Биология» и «050100 Педагогическое образование» (профиль Биология), а также по специальности «020501 Биоинженерия и биоинформатика».

Печатается по решению ученого совета
биологического факультета Саратовского государственного университета

Рекомендуют к печати:

Кафедра генетики Саратовского государственного университета

Доктор биологических наук *С.И.Белянина*

Доктор биологических наук *С.А.Степанов*

УДК 581.3(075.8)

© Алаторцева Т.А., 2013

© Издательство Саратовского университета, 2013

ВВЕДЕНИЕ

Теория эволюции (эволюционное учение) – базовая общебиологическая дисциплина о причинах, движущих силах, механизмах и общих закономерностях эволюции живой природы. Фундамент современного эволюционного учения составляют обобщённые и систематизированные данные, полученные частными биологическими науками. В связи с чем освоение этой дисциплины и понимание закономерностей процесса развития требуют определённого комплекса биологических знаний. Совершенно справедливо, что она изучается на последних курсах, завершая биологическое образование студентов.

Сложность освоения дисциплины заключается в неоднозначности взглядов учёных на эволюционный процесс, что порождает многочисленные острые дискуссии в отношении современных и предшествующих эволюционных теорий. Для понимания сущности эволюционных процессов важно знать, какие аргументы приводят авторы для обоснования своих эволюционных гипотез, как путём проб и ошибок происходит формирование основных положений эволюционного учения.

В данном учебно-методическом пособии в краткой форме приведены положения наиболее известных эволюционных теорий, рассмотрен вопрос об основных направлениях эволюционного процесса с позиций разных авторов. Достаточно подробно изложено эволюционное учение Ж.Б.Ламарка. В большинстве учебников, как правило, дается критический обзор его положений и делается акцент на их недостатках. При этом практически игнорируется факт аналогий в трактовке процессов изменчивости и видообразования Ж.Б.Ламарка и Ч.Дарвина. В этом пособии автор осознанно приводит взгляды Ж.Б.Ламарка без каких-либо критических комментариев, давая возможность студентам самостоятельно оценить их значимость для развития эволюционного учения.

Пособие содержит вопросы для подготовки к семинарским занятиям, а также тестовые задания для самоконтроля знаний. Приведён список рекомендуемой литературы.

Пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки бакалавриата «020400 Биология» и «050100 Педагогическое образование» (профиль Биология), а также по специальности «020501 Биоинженерия и биоинформатика».

Теоретический материал для подготовки к семинарским занятиям

Эволюционное учение Ж.-Б. Ламарка

Жан Батист Пьер Антуан Шевалье Ламарк (1744 – 1829) – выдающийся французский натуралист широкого профиля, автор терминов "биология" (независимо и одновременно с Тревиранусом, 1802 г.) и «беспозвоночные» животные. Он автор многочисленных сочинений, по ботанике, зоологии, общей морфологии, гидрогеологии, философии и др. К заслугам Ламарка следует отнести создание первой естественной системы животного мира, подробное обоснование возможного происхождения человека от обезьяноподобных предков. Главный труд Ламарка – двухтомное издание книги "Философия зоологии" (1809), где представлено первое целостное учение об эволюции органического мира, вошедшее в историю как «ламаркизм». Идеи автора, изложенные в «Философии зоологии» не получили признания у современников. Возрождение ламаркизма в форме неоламаркизма произошло во второй половине XIX века, в связи с развитием отдельных положений ламаркизма и как противопоставление дарвинизму.

Дискуссии по различным аспектам учения Ламарка не утихают и в настоящее время. В связи с чем, следует обратиться к первоисточнику и рассмотреть основные положения такой спорной теории.

Вопросы, рассматриваемые Ламарком в его «Философии зоологии», были характерны для философов и биологов XIX: учение о самозарождении, «лестница существ», идея плавного превращения видов, образование видов под влиянием условий и в результате скрещиваний.

По своим философским убеждениям Ламарк был деистом, что сказалось и на его трактовке эволюционного процесса.

Происхождение жизни. Ламарк считал, что, Творец создал материю и природу. Материя, существующая в различных видах, неразрушима, как и всё сотворенное Высшей Силой. Продолжительность жизни материи зависит от воли Творца. Материя сама по себе пассивна, инертна. Она может лишь приобрести движение извне или передать его другому виду материи.

Природа, по Ламарку, – это естественный порядок вещей, а также совокупность законов, которые управляют порядком. Природа, действующая исключительно на материю, созидает все наблюдаемые на Земле тела. При этом ничто не совершается без воли Создателя, все им предопределено. Высший Творец является лишь творцом материи и законов её превращения. Всё остальное на Земле создаётся самой природой без его участия. Таким образом, Творец лишь косвенным образом причастен к появлению произведений природы – разнообразных неорганических и органических тел, среди которых неорганические возникают раньше органических. Самые простейшие и несовершенные организмы возникают из неорганической материи путем *самозарождения*. Их оживление происходит при участии *флюидов*, тонких жидкостей, которые встречаются повсюду. Флюидами,

возбуждающими и поддерживающими в организмах жизненные процессы являются *теплород* и *электричество*. При их участии происходит преобразование ткани, возникновение органов, а также возбуждается и поддерживается движение собственных жидкостей у животных и растений. Процесс самозарождения происходит непрерывно и в настоящее время. Путём самозарождения на Земле возникают простейшие тела. Из простейших форм возникают более сложные. Все они проходят один путь прогрессивного преобразования, и уровень развития зависит от длительности эволюции. Именно поэтому на Земле одновременно существуют организмы разных уровней сложности, как низшие, так и высшие. Они многообразны и приспособлены к среде.

Тенденция постепенного восхождения от простого к сложному отражена у Ламарка в его «лестнице существ». Он не включает в неё виды и роды, считая, что идея градации относится только к крупным систематическим единицам. «Лестница» представлена не в виде прямой линии, а приближается к схеме родословного древа. Она включает четырнадцать классов и шесть ступеней. Первые четыре ступени занимают беспозвоночные животные, следующие две ступени – позвоночные.

"Лестница существ" Ламарка отличается от создаваемых ранее. У предшествующих авторов они представляли собой нечто неизменное, раз и навсегда созданное Богом. Ступени этих лестниц были обособлены одна от другой. У Ламарка же имела место градация форм, рассматриваемая как результат длительного *процесса развития* от простого к сложному, идущего и в настоящий момент. Животных расположил в том порядке, в котором их, как он полагал, постепенно создавала природа: сначала несовершенные, а затем более сложные и совершенные, так как простые тела дают начало более сложным, а те в свою очередь продолжают усложняться. По Ламарку, такой процесс идет постоянно и в настоящее время.

Факторы эволюции (причины развития). В качестве таких причин, Ламарк выделяет следующие.

1. Стремление природы к постоянному постепенному усложнению и совершенствованию.
2. Влияние условий среды.
3. Влияние "всемогущего» фактора времени.

Стремление природы к постоянному и постепенному усложнению и совершенствованию – внутреннее свойство природы, проявление которого не зависит от внешних условий и, в понимании Ламарка, это и есть один из законов, предустановленных с начала вселенной. Именно это стремление является основной движущей силой эволюции.

Влияние внешних условий (обстоятельств) – вторая причина изменчивости видов. Ламарк считает, что если стремление к усложнению было бы единственной причиной, влияющей на организм животных, то в природе наблюдалась бы всегда правильная прогрессия, градация. Однако живые организмы, и животные, и растения, обитают в различных условиях, что и вызывает отклонения от прямолинейного развития, а в итоге ведёт к

появлению разнообразных новых видов. При этом условия внешней среды действуют на растения и высших животных различным образом. По его мнению, растения и низшие животные «не обладают действием и привычками», у них нет нервной системы, возбудимость им не свойственна. Для зарождения в них жизненных процессов необходимо возбуждающее действие флюидов. Среда на эти организмы действует непосредственно и может вылепить из организма, как из куска мягкой глины нужную форму. Причинами преобразований растений могут быть изменения в питании, в процессах поглощения и выделения, количестве получаемого тепла, света, воздуха, влаги. Эти преобразования дают растению преимущества в новой среде и приводят к изменению вида. Например, посев семян водного лютика *Ranunculus aquatilis* во влажную почву, но не затопленную водой, ведёт к появлению нового вида *Ranunculus hederaceus*.

У животных перемены совершаются медленнее и поэтому не так заметны для человека. По Ламарку, на высших животных, имеющих нервную систему, внешние условия действуют косвенно. Схема изменений такова: изменение внешних условий → изменение потребностей → изменение привычек → усиленное упражнение/неупражнение некоторых органов → увеличение/ослабление или исчезновение, соответственно упражняющихся/неупражняющихся органов → наследование потомством изменения, приобретенного обоими родителями. В результате этого процесса один вид постепенно превращается в другой.

На основании своих рассуждений Ламарк формулирует два закона.

Первый закон (позднее получил название «закона изменчивости»), – во всяком животном, не достигшем предела своего развития, продолжительное усиленное употребление или неупотребление какого-нибудь органа ведет, соответственно, к его усиленному развитию или недоразвитию. При этом степень выраженности изменений пропорционально длительности употребления.

Второй закон (позднее получил название «закон наследственности»), – всё, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств и, следовательно, под влиянием преобладающего употребления/неупотребления органа, всё это сохраняется в потомстве, если приобретенные изменения имелись у обоих родителей.

Так, по причине неупражнения соответствующих органов утратили зрение кроты, слепыши, протеи; у змей исчезли конечности. В результате многократных усилий у птиц (гуси, утки) и других животных (лягушки, морские черепахи, выдры, бобры), появились перепонки между пальцами; у жирафов сильно удлинилась шея; у муравьеда и дятла – язык; у болотных птиц – ноги. У колибри, ящериц, змей появился раздвоенный язык.

Возникновение новых органов, например, рогов у самцов жвачных животных, Ламарк объяснял поступлением флюидов в определённую часть тела животного, что вело к изменению ткани и появлению зачатков структур, например, отростков, а затем рогов.

Таким образом, современное состояние животных, с одной стороны, это результат нарастающей сложности организации, с другой – след влияния разнообразных обстоятельств, постоянно стремившихся нарушить правильный ход градации в развитии организма. Усложнение было бы всюду правильным и равномерным, если бы условия местообитания, образа жизни, и т.д. не вызывали различных уклонений.

Фактор времени – третий фактор (причина) развития. Ламарк считает, что изменения, которые производит природа, требуют времени, «мгновенно она ничто не может произвести». Степень выраженности изменений, приобретенных высшими животными, пропорциональна длительности упражнения/неупражнения органа. Любые перемены, которые возникают у живых организмов под действием внешних обстоятельств, становятся заметными только «по прошествии длительного срока». Если изменения незаметны для человеческого глаза, то это объясняется лишь непродолжительностью человеческой жизни.

Изменения в домашнем состоянии. Изменение животных и растений в условиях культуры, по Ламарку, – доказательство факта изменчивости при изменении условий существования.

В отношении растений действия природы и человека сходны. Растения, подвергающиеся в естественном состоянии, продолжительному влиянию сильно измененных внешних факторов, испытывают постепенные преобразования. Человек, меняя условия жизни растений, перенося их из естественных условий в сады, также способствует тому, что растения претерпевают изменения, становясь неузнаваемыми. Таким образом, действия человека на растения приводят к тем же результатам, что и воздействие природных факторов в естественном состоянии. Только человек достигает своих результатов за гораздо более короткий срок. Например, стелющиеся или ползучие растения выпрямляют стебель; другие – теряют шипы или колючки; третьи – из древесных форм превращаются в травянистые, некоторые становятся однолетними. Появление культурных форм пшеницы, капусты, салата и т.д. – также результат перевода диких форм в домашнее состояние. Растения, подобные тем, что содержатся в культуре, в природе не обнаруживаются.

Условия культуры преобразуют и животных. Разнообразные породы домашних кур и голубей, не встречающиеся в дикой природе, являются продуктом воспитания их в условиях различных стран. Имеющие между ними различия – это результат новых привычек, приобретенных животными под опекой человека. Так домашние утки и гуси, сохранили сходство с дикими, но утратили способность летать на большие расстояния. Огромное количество пород собак (такого количества нет в природе), различия между некоторыми можно принять за различия видового или родового ранга, было получено путём домашнего воспитания в условиях разных стран, а также путём скрещивания этих пород и последующего размножения.

Отношение к понятию «вид». Ламарк полагает, что если принять обычное определение вида, как совокупность сходных особей, происходящих

от других, подобных им особей, значит признать постоянство видов в природе. Однако виды относительно постоянны, т.е. постоянны, пока остаются неизменными условия их существования. Смена местообитания, климата, образа жизни, привычек, ведёт к постепенному изменению самих особей. Сначала в изменившихся условиях особи дают начало лишь разновидностям. С течением времени, после смены многих поколений, когда влияние факторов среды будет продолжаться в том же направлении, прежний вид нечувствительными переходами преобразуется в новый, отличный от первого. Таким образом, об изменяемости видов свидетельствует уже сам факт существования разновидностей. Далее Ламарк отмечает, что разграничение понятий вида и разновидности условно, их трудно различить при определении видов, так как виды сливаются один с другим, образуя непрерывные переходы. Если же обнаруживаются резко обособленные виды, значит, ещё не найдены промежуточные между ними виды. О непрочности границ между видами свидетельствуют факты межвидовой гибридизация и наличия помесей, как в растительном, так и животном царствах.

Таким образом, на поверхности земного шара ничто не остается в неизменном виде, всё со временем испытывает перемены. Непрерывные переходы в природе образуют не только виды, но и порядки и даже классы. Принимая всё это во внимание, Ламарк приходит к заключению, что «природа не создавала среди своих произведений ни константных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, а лишь только особей, последовательно сменяющих друг друга и сходных с теми, от кого произошли». Эту цепь индивидуумов человек, для удобства изучения, разбивает на отдельные искусственные систематические категории, которые реально в природе не существуют.

О поддержании равновесия в природе путём истребления одних животных другими. Рассматривая вопрос о равновесии в природе, Ламарк отмечает, что в природе существуют механизмы, предотвращающие нарушение в ней гармонии. Нанести вред сохранению видов и общему порядку в природе может массовое размножение мелких видов, что сделало бы Землю необитаемой для других организмов. Перенаселения не происходит, так как мелкие формы служат кормом для других животных, и продолжительность их жизни ограничивается, например, низкой температурой. В итоге численность быстро размножающихся видов сохраняется на уровне воспроизводства и не наносит вред другим видам.

На определенном уровне поддерживается и количество крупных форм. Они размножаются медленно, приносят немногочисленное потомство. Кроме того, ограничивают численность, пожирая друг друга: сильные – слабых, крупные – мелких и т.д.

Таким образом, благодаря мудрым предостережениям самой природы сохраняется в ней порядок. Происходящие изменения поддерживаются в определенных рамках. Разные породы живых организмов сохраняются, несмотря на изменчивость. Сохраняется и достигнутый уровень организации.

Всё внешне беспорядочное, разрушительное и неправильное вливается в общий порядок, не нарушая его.

Проблема вымирания и превращения видов. Рассматривая этот вопрос, Ламарк рассуждает следующим образом. Действительно ли природа не способна сохранить виды от вымирания или от истребления? В разных местах земного шара обнаруживаются ископаемые остатки некогда существовавших организмов, среди которых очень мало сходных с ныне живущими видами. Но это не является поводом относить все ископаемые формы к вымершим. Ламарк говорит, что если где-нибудь и имеются вымершие виды, то это могут только быть только виды крупных животных, обитавших на суше, которых человек мог полностью истребить, не желая ни сохранять, ни приручать. Других не следует считать вымершими по причине отсутствия у них ныне живущих аналогов, потому что могут ещё существовать неизвестные виды, например, на плохо изученных или недоступных территориях. Кроме того, человек не мог полностью истребить виды, обитающие на глубине, а также мелкие наземные, быстро размножающиеся формы, обладающие различными средствами спасения. Вероятнее всего, организмы, исчезновение которых не связано с человеком, принадлежат к ещё существующим, но изменившимся видам. На поверхности Земли ничто не пребывает в неизменном состоянии. Перемены в среде обитания вызывают у живых организмов, особенно у животных изменения в потребностях, привычках, образе жизни, что далее ведёт к преобразованию внешнего облика животного. Эти перемены становятся заметными по прошествии значительного времени. Именно поэтому, среди ископаемых форм, так мало сходных с ныне существующим. Если найденные ископаемые животные близки к современным, значит они менее древние, так как изменялись в течение непродолжительного времени.

Ламарк подвергает критике популярную в его время теорию катастроф для объяснения фактов, касающихся ископаемых форм. Он полагает, что перемены на поверхности Земли, происходящие по причине местных катастроф (землетрясения, вулканическая деятельность и т.д.) поддаются наблюдению и могут вызвать изменения в живых организмах. Однако и в этом случае, всё подчиняется законам природы и её общему ходу. Природа ничего не создает внезапно, во всем действует медленно и постепенно, поэтому "нет необходимости предполагать какую-то всемирную катастрофу, которая перевернула всё вверх дном и разрушила значительную часть работы самой природы".

Значение трудов Ламарка. Концепция развития живой природы, изложенная Ж.Б. Ламарком в его "Философии зоологии" представляла собой первое целостное учение об эволюции органического мира, хотя термин «эволюция» автор не использует. Тем не менее, он поднимает все основные проблемы эволюционной теории. Предлагает свой вариант доказательств изменчивости видов, отмечает предпосылки, движущие силы, главные направления эволюционного процесса, а также причины многообразия органических форм. Спустя полвека Ч.Дарвин, в своём труде «Происхождение

видов», предложил свой вариант решения проблемы биологической эволюции и происхождения видов.

Дарвинизм

Главный эволюционный труд Ч.Дарвина, содержащий результаты его более чем двадцатилетней работы, был опубликован в 1859 году под названием «Происхождение видов, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Многие последующие работы учёного представляли собой дальнейшее развитие теории. Из них особого внимания заслуживают: «Изменение домашних животных и культурных растений», «Происхождение человека и половой отбор», которые вместе с «Происхождением видов» составляют единую трилогию, посвященную вопросам эволюции.

Эволюционная теория Ч.Дарвина включает две основные части: *учение об эволюции культурных растений и домашних животных* и *учение об эволюции видов*. Завершающим звеном в цепи дарвиновских идей по вопросу эволюции является его *учение о животном происхождении человека*.

Обоснование своей теории Ч.Дарвин начал с анализа причин изменчивости организмов в одомашненном состоянии, т.к. полагал, что преобразование растений и животных в ходе искусственного отбора служит лучшей моделью для изучения эволюции видов в естественном состоянии.

Рассуждения автора сводятся к следующему.

Изменчивость - врожденное свойство организмов, широко распространенное среди домашних животных и культурных растений, и проявляется у них чаще, чем в естественном состоянии. Она затрагивает любые признаки организма, возникает на всех стадиях развития особи. Чтобы вызвать изменчивость, достаточно почти любой перемены в условиях жизни, важно только, чтобы в новых условиях организмы находились в течение нескольких поколений. Условия влияют на организм двояко: косвенно - через воспроизводительную систему и непосредственно - на весь организм животного или растения, или на его часть.

Косвенное влияние среды связано с чувствительностью воспроизводительной системы к самым слабым изменениям в условиях жизни. Так, не все прирученные животные плодятся в неволе, например, медведи, здесь редко приносят детенышей; многие роскошно развивающиеся культурные растения не дают семян; часто пыльца экзотических растений совершенно непригодна для оплодотворения. В то время как, другие организмы, с достаточно устойчивой воспроизводительной системой, плодятся в самых неестественных условиях (кролики, хорьки, содержащиеся в конурах); некоторые возделываемые растения, хотя слабые и хилые, но свободно размножаются. Негативное влияние условий на генеративную систему, полагал Дарвин, может проявиться при рождении потомства, совершенно несходного с родителями. Растения и животные, трудно поддающиеся одомашниванию, как в культуре, так и в естественном состоянии, очень мало изменяются.

При *непосредственном, прямом* влиянии характер изменений определяется: природой самого организма и природой условий. Ведущую роль играет природа организма. Непосредственное влияние среды вызывает определённую и неопределённую изменчивость.

Определённая изменчивость носит массовый характер, возникает под действием определенных факторов и проявляется у родственных организмов в виде конкретных сходных изменений. Например, рост зависит от количества пищи, окраски – от ее качества, толщины кожи и волосистости – от климата. Так, в горах и на островах лошади сильно уменьшаются в росте, что связано с недостатком пищи.

Неопределённая изменчивость проявляется в виде разнообразных слабых различий у особей одного вида. Она непредсказуема, носит единичный, индивидуальный характер и возникает, «от неизвестных причин». Примером является появление гладких персиков на обычных персиковых деревьях с опушенными плодами; появление среди множества нормальных семян анемоны (*Anemone coronaria*) одного растения с лишним лепестком в цветке; рождение щенка с необычно выдающейся нижней челюстью (исходная форма для создания породы бульдогов).

Имеет место также *коррелятивная, или соотносительная* изменчивость, при которой изменение в одной части организма ведет к изменению в другой.

Например, белые кошки с голубыми глазами, как правило, глухи; бесшерстные собаки имеют недоразвитые зубы; голуби с оперёнными ногами имеют перепонки между пальцами; у многих растений одновременно изменяется цвет листьев, плодов и семян, так у дыни определенного сорта, имеющей очень длинный узкий изогнутый плод, стебли растения и цветоножки также удлинены.

По Дарвину, источником изменчивости кроме того, служат: *гибридизация* (появляются новые сочетания родительских признаков), *упражнение и неупражнение органов* (изменения, вызываемые акклиматизацией, изменением привычек, остановкой развития) и *компенсация роста* (усиленное развитие одного какого-то органа влечет за собой недоразвитие другого).

Гибридизация. Дарвин считает, что некоторые признаки не способны сливаться и при скрещивании появляются различные сочетания признаков исходных форм; реже образуются совершенно новые. У гибридов часто имеют место реверсии (возвращение к давно утраченным признакам). Выявить факт реверсий бывает очень трудно, тем не менее, прежние ли или новые эти признаки, в любом случае они будут новыми для той породы, в которой они снова появились. Таким образом, скрещивание является могучим фактором изменчивости. Однако неверно считать, полагает Дарвин, что изменчивость вызывается исключительно скрещиванием.

Роль упражнения или неупражнения органов. Изменчивость в результате упражнения или неупражнения органов имеет ярко выраженный характер у одомашненных животных. Упражнение и неупражнение органов может быть вызвано акклиматизацией, изменением привычек, остановкой развития, компенсацией роста. Усиленное упражнение, считает Дарвин, усиливает

мускулы, железы, органы чувств, в то время как неупотребление, неупражнение приводит к их ослаблению. Нагрузка на орган увеличивает приток крови к этому органу, что ведёт к большему его развитию. Например, вблизи старых воспалительных поверхностей или переломанных костей вырастают длинные, толстые темные волосы. У домашних животных, делающих мало движений, лёгкие уменьшенных размеров, кости крыла весят меньше, а кости ног больше, чем кости диких представителей. Некоторые породы кошек, лошадей, овец, коз, крупного рогатого скота, кроликов, собак имеют висячие уши (в отличие от диких предков со стоячими ушами), так как не испытывают нужды поднимать уши, чтобы прислушиваться и ловить каждый звук. Многолетние растения в необычных климатических условиях становятся однолетними, как клещевина в Англии, или наоборот, однолетние превращаются в многолетние, как левкой в Тасмании. Отдельные кустарники с опадающими листьями в жарких странах становятся вечно зелеными. В случае внезапного мороза из множества экземпляров теплолюбивых растений иногда выживают единичные особи, которые потом используются человеком в качестве исходного материала для получения холодоустойчивых сортов. Некоторые признаки, приобретенные подобным, образом могут наследоваться.

Дарвин обращает свое внимание на вопрос приемлемости закона компенсации и экономии роста (авторы Жюффруа Сент-Иллер и Гёте) к одомашненным растениям и животным, когда усиленное развитие одного какого-то органа влечет за собой недоразвитие другого. Выражаясь словами Гете: «Для того, чтобы расщедриться в одном направлении, природа вынуждена скупиться в другом». Например, трудно добиться, чтобы корова давала много молока и в то же время легко жирела; у пород кур большой хохол перьев на голове всегда сопровождается уменьшением гребня; разновидности картофеля, дающие клубни в очень раннее время года, цветут редко, если вызвать у них цветение, задержится развитие их корней. Эти явления Дарвин объясняет действием естественного отбора с пользой более полезного органа или неупражнения. Данное явление иногда встречаются у культурных форм, но значение названного закона нельзя преувеличивать, так как в условиях культуры, растениям и животным не приходится упорно бороться за существование и экономия роста для них не очень характерна.

Для селекции наиболее важна неопределенная изменчивость. Однако изменчивость еще не приспособленность, а лишь материал для отбора, с помощью которого человек накапливает изменения и преобразует организмы в нужном для себя направлении, создавая новые сорта и породы. Преобразование может быть очень существенным, так как изменение одного признака может повлечь за собой изменение другого в силу закона корреляций.

Дарвин выделяет в этом случае три формы отбора: бессознательный, методический и естественный и дает определение каждому. Две первые формы отбора, осуществляет сам человек. Дарвин относит их **искусственному отбору**, включающему бессознательный и методический.

Методический отбор - проводится с определенной целью изменить породу или сорт, согласно поставленной заранее определенной цели.

Бессознательный отбор – это отбор, который проводит человек, сохраняя и размножая более ценные экземпляры животных или растений, уничтожая менее ценные, без намерения изменить породу.

Естественный отбор, или отбор наиболее приспособленных, осуществляет сама природа, при этом особи, «лучше приспособленные к сложным, изменяющимся с течением времени условиям, в которых они находятся, выживают и становятся прародителями своего рода». Естественный отбор сопутствует искусственному отбору. Если человек не противостоит естественному отбору или не создаёт условий близких к тем, в которых порода или сорт создавались, то порода или сорт вырождаются. Могут появиться реверсии к первоначальной форме.

Для эволюции культурных форм необходимо наличие всех трёх факторов, таких как, изменчивость, наследственность и отбор, производимый человеком. Искусственный отбор является движущей и творческой силой этой эволюции.

Дарвин полагал, что эволюция видов в природе обусловлена аналогичными факторами: изменчивостью и естественным отбором, предпосылкой которого является её один фактор – борьба за существование.

Изменчивость. Отношение к понятиям «вид» и «разновидность». Изменчивость широко распространена в природе, хотя не так часто, как в условиях культуры. Здесь имеются все формы изменчивости (определённая, неопределённая, соотносительная). Из них наиболее важна наследственная неопределённая изменчивость, которая является материалом для естественного отбора. Изменчивость порождает большое количество сомнительных форм или видов. Среди них трудно определить, какую из форм признать за вид, а какую за разновидность. Существование индивидуальной изменчивости и сомнительных видов очень важный факт в пользу изменчивости видов. Индивидуальные различия, являются первыми шагами к появлению разновидностей, а разновидности, в свою очередь, являются ступенями к подвидам и видам. Нет чётких границ между видами и подвидами, подвидами и резкими разновидностями, а также между резкими разновидностями и индивидуальными различиями. Различия между ними образуют плавный ряд нечувствительных переходов.

Таким образом, значения терминов «разновидность» и «вид» в некоторой степени сходны. Эти понятия произвольные, придуманные ради удобства для обозначения группы очень сходных особей, отличаются они только величиной различий между собой, так и с родоначальным видом.

Борьба за существование (англ. *Struggle* – бороться, прилагать все усилия). Этот термин Дарвин, по его выражению, применял «в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого и, что еще важнее, не только жизнь одной особи, но и успех её в оставлении после себя потомства.» Борьба за существования может иметь несколько форм: борьба с силами неорганической природы (борьба с неблагоприятными условиями), борьба за существование между особями одного вида, борьба за существование между видами одного рода.

Борьба с силами неорганической природы. Выделяя эту форму взаимоотношений, Дарвин имел в виду прямую или косвенную (через пищу) зависимость живых организмов от климатических факторов (влажности, низких температур, засухи). «Климат влияет на сокращение пищи, вызывает самую жестокую борьбу между особями – безразлично одного или разных видов, питающихся одной и той же пищей». От сильного холода страдают в первую очередь слабые особи или те, которые добыли в течение зимы меньше всего пищи». Например, Дарвин писал, что суровая зима 1854/1855г. в его имении уничтожила 4/5 всех птиц.

Борьба за существование между особями одного вида. Для этого случая Дарвин приводит следующие примеры. Если участок земли засеять семенами разных разновидностей пшеницы, то выживут только те, которые более соответствуют данной почве и климату.

Борьба за существование между видами одного рода. Такая борьба бывает очень острой. В результате один вид вытесняет другой, родственный ему. Например, в некоторых районах Шотландии сильно размножился дрозд-деряба, вызвав уменьшение численности певчего дрозда; в Австралии обыкновенная пчела вытесняет местную маленькую, лишнюю жала; в России рыжие азиатские тараканы (прусаки) вытеснили крупных черных сородичей. Известны случаи, один вид растения полевой горчицы вытесняет другой. Наиболее острой является борьба между организмами со сходными потребностями.

Как считает Дарвин, причинами борьбы за существование, являются перенаселение, или стремление организмов к неограниченному размножению (когда количество особей оказывается больше, чем средств для их существования) и относительный характер приспособленности (когда в новых условиях смысл прежних приспособлений исчезает и организм вновь вынужден осваивать свое право на жизнь).

Следствием повсеместно происходящей борьбы за существования по Дарвину, является естественный отбор.

Естественный отбор, или «переживание наиболее приспособленных» осуществляется самой природой в интересах самих организмов. Для естественного отбора характерно сохранение благоприятных индивидуальных различий и уничтожение вредных. Его действие не распространяется на бесполезные и безвредные изменения. Особи, обладающие полезными изменениями, получают больше шансов на выживание и передачу признаков потомству. Накопительное действие естественного отбора в конечном итоге ведет к выработке приспособлений и дивергенции (расхождению признаков)

Дивергенция. В условиях дикой природы дивергенция выгодна для самих организмов. Разнообразие в строении и привычках дает организмам больше шансов занять новые свободные территории, новые места обитания и увеличить свою численность. В новых местах организмы вновь будут подвергаться борьбе за существование и естественному отбору, и вновь будут формироваться новые приспособления. И благодаря дальнейшей дивергенции группа особей сначала достигнет ранга разновидности, затем подвида и вида.

С позиций Дарвина *органическая целесообразность* – не предустановленная Творцом абсолютная гармония, а всего лишь относительная приспособленность организмов к условиям существования, которая возникла в результате длительного накопительного действия естественного отбора.

Следовательно, эволюционный процесс, это процесс, основанный на эволюции приспособлений. Совершенствование приспособлений может сопровождаться и не сопровождаться повышением уровня организации. Высший уровень организации означает высокую степень дифференциации и специализации органов взрослого организма. Каждая среда диктует свой уровень организации, поэтому на Земле одновременно существуют и низшие и высшие формы.

Проблема вымирания видов. Борьба за существование ведет к естественному отбору, который заключается в избирательном выживании наиболее приспособленных особей и гибели менее приспособленных. Вымирание одних форм всегда является следствием появления других форм, более приспособленных. Таким образом, вымирание, это необходимая прогрессивная сторона процесса эволюции, Через вымирание менее удачных происходит совершенствование органических форм

Основные направления эволюции

Впервые вопрос об основных направлениях эволюционного процесса пытался разрешить Ж.-Б.Ламарк. Он выделил два направления эволюционного процесса: *повышение уровня организации, градация* (осуществляется через внутреннее стремление к самосовершенствованию) и *возникновение разнообразия* на каждом уровне (появляется под действием среды).

Ч.Дарвин считал, что в основе эволюции лежит процесс приспособленности, поэтому как высокий, так и низкий уровни организации – результат приспособленности к соответствующим условиям среды. В частности, высокий уровень, для которого характерна высокая степень дифференциации органов и систем, был приобретен в более сложных условиях среды.

После Ч.Дарвина проблема направлений эволюции разрабатывалась за рубежом – Б. Реншем и Дж. Хаксли, у нас в стране – А.Н. Северцовым и И.И. Шмальгаузенем.

Б.Ренш считал, что эволюция может идти по горизонтали и по вертикали. Адаптивную радиацию (возникновение разнообразия на данном уровне организации) он назвал *кладогенезом*, а выход на новый уровень адаптивной радиации – *анагенезом*. Дж. Хаксли обратил внимание еще на одно направление эволюции – *стасигенез*, явление эволюционной стабилизации. По Хаксли, эволюция – это прогрессивный процесс, но в основном ограниченный. Каждая группа организмов, переходя от одной ступени к другой (от грады к граде), развивается прогрессивно, но в конце концов приходит к стасигенезу или вымиранию. Лишь одно направление эволюции, которое привело к возникновению человека, оказалось неограниченно прогрессивным, т.к. был

достигнут совершенно новый уровень эволюции – *социальный*. Человек практически перестал приспосабливаться к среде и начал приспосабливать среду под себя.

А.Н. Северцов и Дж. Хаксли, поддержали дарвиновское положение о том, что повышение уровня организации – не обязательный результат эволюции. Оно возникает под действием тех же факторов, что и любое другое приспособление. В связи с этим, А.Н. Северцов выделил два основных направления в эволюции: биологический прогресс и биологический регресс. **Биологический прогресс** означает возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками, в то время как **биологический регресс** приводит таксоны к вымиранию.

Критериями биологического прогресса являются: стойкое увеличение численности прогрессирующей группы по сравнению с предковой, расширение ареала, увеличение таксономического разнообразия. При этом биологический прогресс может быть достигнут несколькими путями, среди них: **ароморфоз**, или морфофизиологический прогресс (повышение уровня организации), **идиоадаптация** (выработка более или менее частных приспособлений), **общая дегенерация**, или морфофизиологический регресс (вторичное упрощение организации), **ценогенез** (выработка приспособлений на эмбриональных или личиночных стадиях, например, провизорные, временные органы зародышей и личинок).

В ходе биологического прогресса организация может, соответственно, усложняться, оставаться на том же уровне или вторично упрощаться.

Критерии биологического регресса диаметрально противоположны, то есть отмечается утрата приспособленности, спад численности, уменьшается таксономическое разнообразие. Таким образом, интерпретация основных направлений эволюционного процесса по А.Н.Северцову, чисто морфологическая.

Подход И.И.Шмальгаузена к вопросу об основных направлениях эволюционного процесса эколого-морфологический. По Шмальгаузену, ценогенез не следует выделять в самостоятельное направление, т.к. одни провизорные структуры, например, вторичные яйцевые оболочки амниот, плацента у млекопитающих имеют значение ароморфозов, а другие органы, например, наружные жабры головастика, яйцевой зуб у детенышей крокодилов и птенцов птиц – алломорфозы (идиоадаптации), то есть являются частными приспособлениями - самостоятельными направлениями эволюции. В связи с этим, И.И. Шмальгаузен выделяет в качестве основных следующие направления: **биологический прогресс, биологический регресс, эволюционную стабилизацию**. При этом биологический прогресс достигается через ароморфоз, алломорфоз или специализацию.

Ароморфоз – адаптивные преобразования, которые сопровождаются повышением уровня организации, появлением приспособлений широкого значения. Таким образом, появляется возможность существования в более сложных условиях среды, происходит расширение среды обитания или расширение адаптивной зоны.

Алломорфоз - смена одних частных приспособлений другими, при этом организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни её упрощения. Наблюдается при переходе к донному образу жизни, при замене водной среды на воздушную, при переходе от хождения по земле к лазанию по деревьям или от лазания к летанию.

Эволюционная специализация - алломорфная эволюция, при которой интенсивности движущего и стабилизирующего отборов выравнены. Специализация может быть выражена в виде: теломорфоза, гиперморфоза, гипоморфоза или катаморфоза, смысл которых заключается в следующем.

Теломорфоз - это направление эволюции в сторону узкой конечной специализации (обычно по способу добывания пищи и местообитаниям). *Примеры:* роющие млекопитающие кроты, миноги, присасывающиеся к рыбам.

Гиперморфоз – это развитие организма или его отдельных частей за пределы целесообразного. *Примеры:* гигантские медведи, саблезубые кошки, моржи.

Гипоморфоз – это явление недоразвития (сохраняются отношения организма со средой, свойственные личиночным стадиям или молодым особям), при этом может наблюдаться: *неотения* (размножение организма на личиночной стадии, встречается у некоторых раков, пауков, насекомых, амфибий), *фетализация* (замедленный темп онтогенеза отдельных органов и систем; у взрослых особей сохраняются признаки эмбрионов, например, форма ушной раковины, пропорции черепа человека напоминают признаки детенышей человекообразных обезьян), *педоморфоз* (детское размножение, форма партеногенеза, при которой в теле личинки развиваются неоплодотворенные яйцеклетки, дающие начало новому поколению, которое питается тканями родительской личинки и, достигнув стадии взрослых самок и самцов, после оплодотворения рожают педогенетических личинок, встречается, у некоторых мух, морских рачков).

Катаморфоз - тип специализации, связанный с попаданием организмов в простую среду обитания (переход к сидячему и паразитическому образу жизни), при этом утрачивается часть органов и вторично упрощается организация. Например, взрослые асцидии ведут прикрепленный образ жизни, у них утрачена хорда.

Симбиогенез

Симбиогенез (от *симбиоз* и ...*генез*, термин К.С.Мережковского, 1905) – гипотеза о происхождении организмов путем симбиоза. Идея появилась после установления симбиотической природы лишайников (Фаминцын, Баранецкий, 1867; Швенденер, 1869). А.С.Фаминцын первым обратил внимание на эволюционную роль симбиоза, предположив, что сложные организмы могли возникнуть путём объединения нескольких простых форм. Идея подкреплялась обнаружением бактерий в клубеньках на корнях бобовых (Воронин, 1866), установлением факта симбиоза радиолярий и одноклеточных водорослей

(Ценковский, 1871). Велись поиски простейшего организма в зеленых растениях. Высказывались предположения, что компоненты клетки: ядро, центриоли, хлоропласты – самостоятельные образования, способные автономно размножаться. На происхождение хлоропластов существовало две точки зрения. Согласно одной из них, хлоропласты – результат дифференцировки протоплазмы, согласно второй – это – симбионты, некогда самостоятельные организмы, внедрившиеся в клетку. Вторую точку зрения поддерживал К.С.Мережковский и обосновывал это способностью хлоропластов к самостоятельному делению, росту, синтезу органических веществ. Он обнаружил сходство в их строении и жизни с сине-зелеными водорослями (строение стромы, размножение делением, ассимиляция углекислого газа), считал, что хлоропласты подобны хлорелле, находящейся в симбиозе с гидрой (*Hydra viridis*). По его мнению, ядро – также симбионт, вошедший в цитоплазму и представляющий собой колонию бактериоподобных простейших организмов – хромиол.

Теория симбиотического происхождения неразрывно связана с теорией двух плазм Мережковского. Согласно этой теории, органический мир в своем основании имеет два древа жизни, каждое из которых возникло самостоятельно в разные периоды истории Земли и развивалось то самостоятельно, то переплетаясь с другим. Основой для них явились, соответственно, две плазмы: амёбоидная (амёбоплазма) и микоплазма. Амёбоплазма дала начало растениям, животным и человеку. Из микоплазмы возникли бактерии, грибы, цианеи, а также хроматофоры, симбиотически живущих с амёбоплазмой, и некоторые ядерные элементы. Свойства плазм прямо противоположны.

Микоплазма может жить без кислорода, выносит температуру до 90°C (бактерии, цианеи), способна вырабатывать белок из неорганических веществ (бактерии, цианеи, хроматофор, грибы), не движется амёбоидно, не образует пульсирующих вакуолей (бактерии, цианеи, хроматофоры, грибы, ядра), богата фосфором, нуклеином (бактерии, грибы, ядро), синильная кислота, стрихнин, морфий – служат ей пищей. Эта плазма очень вынослива, что обусловлено ее суровыми условиями возникновения.

Амёбоидная плазма не может жить без кислорода, не выносит температуру выше 45-50°, не способна образовывать белок, ей нужны органические вещества извне, движется амёбоидно, образует пульсирующие вакуоли.

В истории Земли Мережковский выделил 4 эпохи: I. Земля имела огненно раскаленную поверхность. II. Период остывания, но ещё температура выше 100°. III. Кипящая и горячая вода, температура 50-100°. IV. Температура снизилась ниже 50°. Жизнь появилась в III и IV эпохи. Микоплазма – в третью эпоху, отсюда выносливость микоплазмы к высокой температуре и вредным веществам. Первыми организмами были бактерии. Из простейших бактерий возникли более сложные формы, грибы, цианеи. Когда температура снизилась, появилась способность живого размножаться путем отщепления нового кусочка плазмы от старого. Позже появилась амёбоидная плазма, после того

как произошло дальнейшее понижение температуры и появилась органическая пища. Первая амебоидная плазма имела вид мельчайших комочков – маленьких безъядерных монер, амебоидно передвигающихся по морскому дну, поедая бактерий. Часть бактерий не переваривалась монерами, а образовала с ними симбиоз. Бактерии сгруппировались в центре монеры, покрылись оболочкой, так появилось ядро. С ядром монеры эволюционировали дальше. Из бактерий с усиленным пигментнообразованием появились цианобактерии.

В амебы и флагелляты (симбиоз бактерий и монер) внедрились цианеи (новые симбионты). Такие двойные симбионты дали начало ветвям растительного царства. Другие амебы и флагелляты, в которых не внедрились цианобактерии, продолжали развиваться и дали начало животному царству. Концепция А.С.Фаминцына и К.С.Мережковского была развита Б.М.Козо-Полянским. Этой проблемой занимались и критиковали её только специалисты по растениям. В первой половине XX века все аргументы в спорах были исчерпаны, споры утихли, о гипотезе забыли.

Современные исследования выявили сходство в ультраструктуре базальных телец жгутиков и центриолей, митохондрий и хлоропластов и различие в строении ДНК про- и эукариот, это способствовало дальнейшей активной разработке концепции симбиотического происхождения. Важный вклад в разработку этой гипотезы внесла Л.Маргулис. Сейчас полагают, что клетка сформировалась в результате нескольких последовательных актов симбиогенеза. Синтез крупной амебоидной прокариотической клетки с мелкой аэробной бактерией привел к трансформации клеток аэробов в митохондрии. Клетка с митохондриями после дифференцировки и обособления ядра от цитоплазмы дала начало ветвям животных и грибов. Следующий акт – симбиоз с прокариотическими клетками сине-зелёных водорослей, привёл к возникновению пластид. Клетка с пластидами дала начало линии, приведшей к возникновению царства растений.

В 1970-е годы были выдвинуты и другие, несимбиотические теории происхождения митохондрий и других органелл, основанные на недопущении возможности самостоятельной эволюции внутриклеточных органелл. Это, например, *автогенетическая гипотеза*, согласно которой митохондрии могли возникнуть путем инвагинационного впячивания мембраны и локализации в митохондриях ферментов гликолиза и дыхания, однако в этой гипотезе нет объяснения путей возникновения митохондриальной ДНК и её сходства с ДНК прокариот.

Клональная гипотеза происхождения ДНК-содержащих органелл. Концепция Богорада. По этой концепции сначала произошло удвоение единого генома прокариотической клетки, затем копии сегрегировались и клонально размножались из поколения в поколение. Часть наследственного материала обособилась в ядерную ДНК, другая часть – в неядерную ДНК органелл.

В настоящее время более вероятной считается симбиотическая теория.

Синтетическая теория эволюции

Начало формирования синтетической теории эволюции (СТЭ) приходится на 20-30-е годы XX века, хотя сам термин «синтетическая теория эволюции» появился позже от названия книги Дж.Хаксли «Эволюция: современный синтез». Теория возникла на основе синтеза классического дарвинизма, популяционной генетики, цитологии, экологии, систематики, биогеографии, морфологии и других наук. В становление СТЭ внесли свой вклад ученые разных стран. Среди которых: С.С.Четвериков, Н.В.Тимофеев-Ресовский, Н.П.Дубинин, Д.Д.Ромашов, Г.Ф.Гаузе, И.И.Шмальгаузен, Ф.Г.Добржанский, Дж.Хаксли, Б.Эфрусси, Р. Фишер, Дж.Холдейн, С.Райт и др.

Не простым был путь к синтезу генетики и дарвинизма. Эволюционная теория Ч.Дарвина для своей убедительности требовала генетического обоснования. Некоторые её положения, не выдержавшие экспериментальной проверки, были отклонены, в частности, гипотеза «пангенезиса», предложенная Ч.Дарвином и сходная в общих чертах с взглядами Гиппократом. Противоречила дарвиновской теории отбора созданная С.И. Коржинским и Де Фризом мутационная теория, согласно которой фактором эволюции являются мутации, скачкообразно приводящие к появлению новых разновидностей, а затем и видов. Отбор в этом случае играет не творческую роль, а лишь второстепенную роль, "отсеивая" неудачные варианты. Не избежали ошибок и генетики, полагавшие, что причиной мутаций является выпадение генов, которых с поколениями становится меньше. Этим исчерпываются резервы изменчивости, и эволюционный процесс становится небесконечным. Таким образом, генетическая неразработанность теории Дарвина делала её объектом жесткой критики и отрицания. Важный вклад в развитие нового отношения к учению Дарвина внесли английский математик Харди и немецкий врач Вайнберг, сформулировавшие правило (ныне закон) равновесия генов в популяции, согласно которому без давления каких-либо внешних факторов частоты генов в бесконечно большой панмиктической популяции стабилизируются уже после одной смены поколений. Расчеты авторов касались идеальной популяции, в которой отсутствуют мутационный процесс, отбор и нет обмена генами с другими популяциями, которая, следовательно, не эволюционирует.

Решающим этапом в развитии современного эволюционизма стала работа С.С. Четверикова, показавшая, что в природе подобных популяций не существует, так как любая природная популяция, находясь под давлением внешних факторов, становится генетически гетерогенной. Одним из таких факторов, является мутационный процесс, благодаря которому популяция "как губка" насыщена различными мутациями, прежде всего, рецессивными. Большинство мутаций - вредные, но являясь рецессивными и находясь в гетерозиготе, внешне не проявляются. Однако именно рецессивные мутации служат резервом наследственной изменчивости. При изменении условий, они могут оказаться эволюционно значимыми. Распространившись в популяции,

перейдя в гомозиготное состояние и проявившись в фенотипе, они могут быть подхвачены отбором и есть вероятность, что выйдут на эволюционную арену. Положение о насыщенности популяций мутациями было подтверждено в экспериментах на природных популяциях дрозофилы (Тимофеев-Ресовский, 1927).

Важную роль в формировании СТЭ сыграла работа Ф. Г. Добржанского «Генетика и происхождение видов» (1937), подводившая итог синтезу генетики и дарвинизма. По праву, именно Ф.Г. Добржанский считается одним из создателей экспериментальной генетики популяций и синтетической теории эволюции

Большое значение в становлении СТЭ имели работы Н.И.Вавилова (закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, учение о центрах происхождения культурных растений), Р.А.Фишера («Генетическая теория естественного отбора»), а также труды Г.С.Дженнигса, Дж.Б.С. Холдейна, С.Райта, содержавшие результаты математического обоснования действия эволюционных факторов. После накопления экспериментального материала и создания математических моделей эволюционных процессов, происходящих на уровне популяций, появилась возможность дать определение следующим положениям учения о микроэволюции: элементарная эволюционная единица (популяция), элементарное эволюционное явление (длительное векторизованное изменение генотипической структуры популяции), элементарный эволюционный материал (мутации), элементарные эволюционные факторы (мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор). Учение о микроэволюции – основной раздел синтетической теории эволюции. Изучение механизмов микроэволюции, полагают, способствует разработке проблем более крупного эволюционного уровня – макроэволюционного.

В 1978-1980 г.г. Н.Н. Воронцовым были предприняты попытки систематизировать основные постулаты СТЭ. Некоторые из этих постулатов следуют из работ самого Дарвина, другие - возникли в ходе развития эволюционизма в первой половине XX века. Основные из них следующие.

- ✓ Материалом для эволюции служат мелкие дискретные изменения наследственности - мутации.
- ✓ Единственный движущий фактор эволюции – естественный отбор.
- ✓ Наименьшая эволюционирующая единица – популяция.
- ✓ Эволюция носит дивергентный характер, т.е. каждый вид имеет единственный предковый тип, т. е. монофилетическое происхождение.
- ✓ Эволюция носит постепенный и длительный характер.
- ✓ Вид состоит из соподчиненных и генетически отличных, но репродуктивно не изолированных единиц – подвидов и популяций, то есть он –политипичен.
- ✓ «Поток генов» возможен лишь внутри вида. Вид генетически целостная и замкнутая система. Целостность обеспечивается возможностью скрещивания и потоком генов между популяциями вида, а

замкнутость - изолирующими межвидовыми механизмами, которые обеспечивают панмиксию внутри вида.

- ✓ Критерий репродуктивной обособленности не приемлем к формам без полового процесса (агамные, партеногенетические формы).
- ✓ Эволюция на уровне вида идет путем микроэволюции, и не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюционных.
- ✓ Эволюция непредсказуема, имеет ненаправленный характер, у неё нет конечной цели.

Номогенез

Номогенез (от греч. *nomós* – закон и *-...генез*) – развитие на основе закономерностей, эволюционная концепция внутренней запрограммированности исторического развития живой природы.

Проблема направленности эволюции возникла в начале 20-х годов XX века. В противовес дарвиновскому учению появился иной взгляд на эволюционный процесс. Были подвергнуты критике убеждения Дарвина о безграничности, случайности наследственных изменений и направляющей роли естественного отбора.

Основанием для этого послужили данные палеонтологии, сравнительной анатомии, морфологии, генетики, которые свидетельствовали о предопределенности путей эволюции. Одним из доводов в пользу неслучайности эволюции, явился закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И.Вавилова (1920). Анализируя его выводы, Л.С.Берг приходит к заключению, что наследственная изменчивость не безгранична, пределы её могут быть предсказаны, поэтому вместо дарвиновской теории на основе случайностей (*тихогенез*) и отбора (*селектогенез*) он предлагает свою концепцию эволюции - на основе закономерностей, которая получила название "номогенез". Основной труд Л.С.Берга, в котором излагается содержание его эволюционной теории, - книга "Номогенез, или эволюция на основе закономерностей" (1922). В ней, в частности, в сравнительной форме были представлены позиции Дарвина и Берга по ряду принципиальных вопросов.

По Дарвину	По Бергу
Эволюция происходит	
Монофилетично или олигофилетично (от одной или немногих первичных форм), далее дивергентно	Полифилетично, многообразие было исходным, далее конвергентно, частично дивергентно
На основе случайностей	На основе закономерностей, под влиянием внутренних автономических причин, случайности в эволюции места нет, эволюция - есть номогенез
На основе наследственных	На основе мутаций Ваагена, они носят

индивидуальных изменений, которые часто возникают и носят разнонаправленный характер.	массовый характер, ведут к развитию в определенном направлении и являются результатом внутренних автономических причин. Дарвиновских наследственных изменений мало, такие индивидуальные изменения не могут служить основой для формообразования, т.к. возникают редко, обычно не наследуются, являются нечто ненормальным. В современном смысле – это мутации Де Фриза, которые по сути. – результат расщепления сложных гибридов.
Путем медленных непрерывных изменений	Не медленно, а скачкообразно; мутационное формообразование идет периодически: то эпоха массовых формообразований на огромном ареале, то «будничный» период, когда творческая сила «дремлет».
По Дарвину	По Бергу
Доказательство эволюции, скорость эволюционного процесса	
Существование переходных форм, так как виды образуются дивергентно. <i>Natura non facit saltum</i> (природа не делает скачков).	Качественному скачку – видообразованию, предшествует стационарное состояние. <i>Natura facit saltum</i> . Виды - мутационного происхождения, резко разграничены один от другого. Переходных форм – нет.
Факторы прогресса	
Борьба за существование и естественный отбор.	Борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса, а, кроме того, будучи деятелями консервативными, охраняют норму.
Результаты эволюции	
Процесс эволюции заключается в образовании новых признаков.	Эволюция predetermined в значительной степени это – развертывание уже существующих задатков.
Вымирание организмов происходит от внешних причин: от борьбы за существование и переживания наиболее приспособленного	Вымирание есть следствие как внутренних (автономических) причин, так и внешних (хорономических).

Л.С.Берг был не одинок в своих взглядах, и его заслуга состоит, прежде всего, в том, что он не только выдвинул эту эволюционную концепцию, но привлек внимание к ней.

В настоящее время в теории номогенеза отмечается ряд положительных моментов. Особенно ценным является представление о том, что в эволюции существуют определенные ограничения и закономерности. В частности, замечено, что существуют некоторые запреты в появлении изменчивости, когда никакая мутация не может привести к новому признаку. Например, синтез зеленого и синего пигмента волос млекопитающих невозможен, так как нет соответствующего ферментативного пути и здесь любые мутации бессильны. Эволюционные запреты установлены и для высших таксонов. Например, из-за особенностей водно-солевого обмена амфибий и кожно-легочного дыхания не возможно их обитание в морской воде; чтобы обитать в соленой воде, они должны были перестроить всю свою организацию и стать другим классом – рептилиями, такими как плезиозавры и ихтиозавры. Однако эволюционный процесс необратим, и чем выше специализация вида, тем более ограничены пути его исторического развития.

Именно поэтому, сторонники номогенеза полагают, что знание эволюционных запретов и направлений отбора, в некоторой степени поможет не только предсказать характер эволюции, но и даже найти пути к управлению эволюционным процессом.

Дальнейшее развитие идей о неслучайном характере эволюционного процесса, о наличии различных запретов на уровне метаболизма привело некоторых специалистов и к полному отрицанию творческой роли отбора в эволюции. В частности, подробную аргументацию этому представил Лима де Фариа в книге «Эволюция без отбора».

Вопросы к семинарам

Тема 1. Эволюционное учение Ж.-Б. Ламарка

1. Эволюционное учение Ж.Б. Ламарка. Идея самозарождения.
2. Роль Творца в развитии природы. Стремление организмов к самосовершенствованию.
3. Значение среды и фактора времени в изменчивости.
4. Законы Ламарка. Упражнение и неупражнение органов.
5. «Лестница существ» Ламарка.
6. Оценка теории Ламарка.

Тема 2. Дарвинизм

1. Предпосылки возникновения дарвинизма.
2. Основные положения теории Ч.Дарвина.
3. Эволюция культурных форм. Учение об искусственном отборе.
4. Изменчивость в естественном состоянии.
5. Борьба за существование, причины и следствие.
6. Естественный отбор, его результаты.
7. Половой отбор, бессознательный отбор.
8. Дивергенция, конвергенция, параллелизм, их роль в эволюции.
9. Значение учения Ч.Дарвина.

Тема 3. Синтетическая теория эволюции (СТЭ)

1. Вклад отечественных и зарубежных ученых в становлении синтетической теории эволюции.
2. Основные положения СТЭ в трактовке Н.Н.Воронцова
3. Популяция как элементарная единица эволюции.
4. Понятие об элементарном эволюционном материале и явлении.
5. Элементарные факторы эволюции. Требования, предъявляемые к элементарным эволюционным факторам.
6. Естественный отбор, как главный направляющий фактор эволюции.
7. Формы отбора. Оценка роли отбора разными авторами.

Тема 4. Проблемы макроэволюции

1. Учение И.И. Шмальгаузена о корреляциях и координациях.
2. Биогенетический закон и теория филэмбриогенеза А.Н.Северцова.
3. Учение о рекапитуляции.
4. История решения вопроса о направлениях эволюционного процесса (Ж.Б.Ламарк, Ч.Дарвин, Б. Ренш, Дж.Хаксли).
5. Главные направления эволюции по А.Н.Северцову.

6. Основные критерии биологического прогресса и биологического регресса
7. Пути достижения биологического прогресса по И.И.Шмальгаузену.

Тема 5. Симбиогенез

1. Симбиогенез, история вопроса (работы А.С.Фаминцына, О.В.Баранецкого, С.Швенденера, М.С.Воронина, Л.С. Ценковского и др.).
2. Теория двух плазм К.С. Мережковского.
3. Б.М. Козо-Полянский об эволюционном значении симбиоза.
4. Вклад Л. Маргулис в разработку гипотезы симбиогенеза.
5. Несимбиотические гипотезы происхождения органелл.
6. Современное состояние учения о симбиогенезе.

Тема 6. Номогенез, эволюция на основе закономерностей

1. Кризис дарвинизма, как основная причина формирования гипотезы номогенеза в первой четверти XX века.
2. Критика Бергом эволюционных учений.
3. Основные отличия дарвинизма и номогенеза по Л. С. Бергу
4. Критика концепции номогенеза в 20–40-е годы XX века.
5. Современные взгляды на номогенез.

Задачи для самоконтроля

Выберите правильные варианты ответов (1 и более) из предложенных.

1. Учение о естественном отборе одновременно и независимо друг от друга сформулировали Ч.Дарвин и: а) А.Уоллес; б) Ж. Ламарк; в) Л. Берг; г) Г. Де Фриз.
2. Обоснование своей теории Дарвин начал с поиска причин изменчивости: а) видов в природе; б) организмов в одомашненном состоянии; в) человека в процессе антропогенеза; г) сомнительных видов.
3. Дарвин считал, что при прямом влиянии среды на организм, характер изменений определяется: а) природой самого организма; б) волей Творца; в) природой условий; г) влиянием флюидов.
4. На роль упражнения или неупражнения органов в появлении изменчивости указывал(и): а) Л.Берг; б) Ч.Дарвин; в) Ж. Ламарк; г) К. Бэр.
5. Причина (ы) борьбы за существования: а) естественный отбор; б) возможность перенаселения; в) относительных характер приспособлений; г) наследственная изменчивость.
6. Наименее разработанным положением в теории Ч.Дарвина является: а) естественный отбор; б) искусственный отбор; в) наследственность; г) дивергенция.
7. По мнению Ж.Ламарка: а) виды в природе реально существуют; б) видов столько, сколько их создал Творец; в) виды не вымирают, а лишь преобразуются один в другой; г) градация наблюдается среди видов одного рода.
8. Согласно СТЭ, элементарной единицей эволюции является: а) особь; б) популяция; в) группа популяций; г) вид.
9. По СТЭ, элементарный эволюционный материал – это: а) мутация; б) генофонд популяции; в) популяция; г) генотип особи.
10. Ароморфоз – это: а) выработка приспособлений на эмбриональных стадиях; б) изменение строения, приводящее к общему повышению уровня организации; в) выработка более или менее частных приспособлений; г) вторичное упрощение организации.
11. Эволюционное изменение, возникающее в начале эмбрионального развития, называется: а) анаболия; б) архаллаксис; в) неотения; г) девиация.
12. По мнению Ж. Ламарка об изменчивости видов свидетельствует: а) присутствие флюидов; б) факт существования разновидностей; в) изменение климата; г) всё верно.
13. Примером действия стабилизирующего отбора является: а) появление в промышленных районах березовых пядениц с темной окраской крыльев; б) одновременное присутствие бескрылых и хорошо летающих форм насекомых на океанических островах, где часто дуют сильные ветры; в) гибель в бурю воробьев с длинными и короткими крыльями; г) появление ранне- и позднецветущих рас погремка большого.

14. Причиной борьбы за существование по Ч. Дарвину является: а) естественный отбор; б) изменчивость; в) наследственность; г) перенаселение.
15. Ч. Дарвин считал, что следствием борьбы за существование является: а) естественный отбор; б) приспособленность; в) многообразие видов; г) повышение уровня организации.
16. По Ч. Дарвину, результатом эволюции является: а) борьба за существование; б) изменчивость организмов, в) наследственность, г) совершенствование приспособлений.
17. По Л. Бергу, основой видообразования являются: а) мутации Де Фриза, б) мутации Ваагена; в) популяционные волны; г) борьба за существование и естественный отбор.
19. Для Л. С. Берга доводом в пользу неслучайности эволюции явился: а) закон сцепленного наследования Т. Моргана; б) закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова; в) мутационную теорию Г. Де Фриза; г) закон генетического равновесия Харди-Вайнберга.
17. Согласно СТЭ, вид: а) реально в природе не существует; б) политипичен; в) является элементарной единицей эволюции; г) имеет монофилитическое происхождение.
19. По И. Шмальгаузену, имеют значение ароморфозов: а) наружные жабры головастика; б) вторичные яйцевые оболочки амниот; в) плацента у млекопитающих; г) яйцевой зуб у детенышей крокодилов.
20. К алломорфозам И. Шмальгаузен относил: а) вторичные яйцевые оболочки амниот; б) плаценту у млекопитающих; в) наружные жабры головастика; г) яйцевой зуб у детенышей крокодилов.
21. Направление эволюции в сторону узкой конечной специализации, называется: а) катаморфоз; б) гипоморфоз; в) гиперморфоз; г) теломорфоз.
22. Согласно теории К. Мережковского, амeboидная плазма дала начало: а) растениям, б) животным, в) грибам, г) человеку.
23. Из микоплазмы, по К. Мережковскому, возникли: а) хроматофоры; б) бактерии; в) растения; г) грибы.
25. Теория происхождения жизни путем симбиогенеза была развита: а) Л. Опариным; б) К. Мережковским; в) Л. Бергом; г) Н. Вавиловым.
26. Представление о балансирующем отборе сформулировал: а) Ч. Дарвин, б) Ф. Добжанский в) А. Уоллес, г) Л. Берг.

Заполните пропуски в следующих утверждениях.

27. По Ч. Дарвину, условия жизни могут влиять двояким образом: _____, — через воспроизводительную систему и _____ — на всю организацию животного или растения или на ее известную часть.
28. Как полагал Ч. Дарвин, _____ «является материалом, на основе которого, человек используя искусственный отбор, создает совершенно новые, удобные для себя формы».
29. Термин «симбиогенез» впервые предложил _____.

30. Согласно симбиотической гипотезе, синтез крупной амeboидной прокариотической клетки с мелкой аэробной бактерией привел к трансформации клеток аэробов в _____.
31. _____ первым обратил внимание на эволюционную роль симбиоза, предположив, что сложные организмы могли возникнуть путём объединения нескольких простых форм.
32. Симбиоз сине-зеленых водорослей с прокариотическими клетками, привёл к возникновению _____.
33. _____ – способность организмов к размножению на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза.
34. _____ – это замедленный темп онтогенеза отдельных органов и систем, при этом у взрослых особей сохраняются признаки эмбрионов
35. Следствием борьбы за существования по Дарвину, является _____.
36. Примером _____ отбора является образование на сенокосных лугах двух рас (ранне- и позднецветущей) у погремка большого.
37. _____ отбор создает такие генетические системы, которые обеспечивают формирование сходных оптимальных фенотипов на базе самых разнообразных генотипов.
38. Установите соответствие между формой изменчивостью и примерами её проявления.

Формы изменчивости	Примеры
1. Определённая	А) развитие махровых цветков на обыкновенных розах Б) индейцы Южной Америки изменяют окраску многих птиц на желтую, добавляя в свежую рану от вырванного пера молочное выделение из кожи маленькой жабы. В) разновидности картофеля, дающие клубни в очень раннее время года, цветут редко, если вызвать их цветение, задержится развитие корней Г) бесшерстные собаки имеют недоразвитые зубы Д) появление среди множества нормальных семян анемоны одного растения, с лишним лепестком в цветке Е) белые кошки с голубыми глазами, как правило, глухи Ж) обнаружение на дереве с желтыми сливами ветки с красными плодами
2. Неопределённая	
3. Соотносительная	
4. Компенсация роста	
	З) при неестественном уходе за растениями картофеля задерживается нормальное развитие их половой системы, они становятся бесплодными, но цветки делаются махровым с большим числом лепестков И) голуби с оперенными ногами имеют перепонки между пальцами К) английская яблоня (<i>Ribston Pippin</i>), гималайский дуб, слива и груши в более жарких частях Индии принимают пирамидальную форму

39. Установите соответствие между авторами эволюционных учений и факторами эволюции:

Авторы	Эволюционные факторы
1. Ж.Ламарк 2. Ч.Дарвин	А) борьба за существование Б) стремление организмов к самосовершенствованию В) естественный отбор Г) фактор времени Д) условия среды Е) наследственная изменчивость

40. Укажите позиции Ч. Дарвина и Л.С.Берга, относительно эволюционного процесса.

Авторы	Эволюция происходит:
1. Ч. Дарвин 2. Л.Берг	А) полифилетично Б) монофилетично В) скачкообразно Г) медленно Д) на основе случайностей Е) на основе закономерностей

41. Укажите соответствие между направлением эволюционного процесса и соответствующими им критериями.

Направление эволюции	Критерии
1. Биологический прогресс 2. Биологический регресс	А) стойкое увеличение численности Б) утрата приспособленности В) увеличение таксономического разнообразия Г) спад численности Д) уменьшение таксономического разнообразия Е) расширение ареала

42. Установите соответствие между направлением эволюции и именем исследователя

Исследователи	Направления эволюции
1. А.Северцов 2. И.Шмальгаузен	А) биологический прогресс Б) биологический регресс В) эволюционная стабилизация

43. Укажите соответствие между типом плазмы и её свойствами, согласно теории К. Мережского:

Тип плазмы	Свойства
1. Микоплазма 2. Амебодная плазма	А) может жить без кислорода Б) не может жить без кислорода В) не выносит температуру выше 45-50° Г) выносит температуру до 90°С Д) образует пульсирующие вакуоли Е) способна вырабатывать белок из неорганических веществ Ж) не движется амебодно, З) не способна образовывать белок И) не образует пульсирующих вакуолей К) движется амебодно, Л) богата фосфором, нуклеином М) синильная кислота, стрихнин, морфий – служат ей пищей. Н) ей нужны органические вещества извне

44. Укажите соответствие между термином и его характеристикой.

Форма филэмбриогенеза	Определение
1. Анаболия	А) эволюционное уклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования
2. Девиация	Б) эволюционное изменение формообразования на поздних стадиях развития
3. Архаллакис	В) эволюционное изменение начальных стадий формообразовательных процессов или изменения самих зачатков органов

45. Установите соответствие между филэмбриогенезами и примерами их появления у животных

Филэмбриогенезы	Примеры
1. Архаллакис	А) развитие чешуй у акул и рептилий
2. Анаболия	Б) развитие грудных плавников у Морского петуха (<i>Trigla</i>)
3. Девиация	В) увеличение числа позвонков у змей

46. Установите соответствие между филэмбриогенезами и примерами их появления у растений

Филэмбриогенезы	Примеры
1. Архаллакис	А) формирование клубней и луковиц у растений
2. Анаболия	Б) крыловидные выросты у семян многих растений
3. Девиация	В) превращение двудольного зародыша в однодольный

47. Установите соответствие между формой и характеристикой естественного отбора

Форма отбора	Характеристика
1. Движущий 2. Стабилизирующий 3. Дизруптивный	<p>А) благоприятствует двум или нескольким крайним вариантам (направлениям) изменчивости, но не благоприятствует промежуточному, среднему состоянию признака.</p> <p>Б) действует при направленном изменении условий внешней среды; преимущество получают особи с признаками, отклоняющимися от среднего значения в одну определённую сторону.</p> <p>В) работает при постоянных условиях; направлен на сохранение средней нормы признака</p>

Укажите, какие из следующих утверждений правильные, а какие – нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

48. Бессознательный отбор является формой естественного отбора.
49. Путём бессознательного отбора не могут быть созданы новые формы культурных растений и домашних животных.
50. Произведения природы отличаются более устойчивыми признаками и лучше приспособлены к сложным условиям среды, по сравнению с произведениями человека.
51. Не только Ч. Дарвин, но и Ж. Ламарк, факт изменчивости животных и растений при одомашнивании, использовали как доказательство преобразования организмов при смене условий существования.
52. Синтетическая теория эволюции (СТЭ) представляет собой синтез основных положений учений Ж.Б. Ламарка и Ч. Дарвина.
53. Макроэволюция, ведущая к образованию надвидовых групп, имеет особые механизмы возникновения новых форм, отличные от процессов микроэволюции.
54. А. Северцов и Дж. Хаксли поддержали дарвиновское положение о том, что повышение уровня организации – не обязательный результат эволюции.
55. По И. Шмальгаузену, биологическая стабилизация означает прекращение эволюции.
56. Дивергенция в биологии — расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции.
57. Понятие «дивергенция» впервые было выдвинуто Ж. Ламарком.
58. Конвергенция в биологии – схождение признаков в процессе эволюции неблизкородственных групп организмов, приобретение ими сходного строения в результате существования в сходных условиях.
59. Параллелизм – независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов.
60. Естественный отбор, дрейф генов, мутационный процесс и изоляция являются направляющими факторами эволюции.

ОТВЕТЫ К ЗАДАЧАМ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

- 1) а;
- 2) б;
- 3) а,б;
- 4) б,в;
- 5) б,в;
- 6) в;
- 7) в;
- 8) б,г;
- 9) б;
- 10) а;
- 11) б;
- 12) б;
- 13) б;
- 14) в;
- 15) г;
- 16) а;
- 17) г;
- 18) б;
- 19) б;
- 20) б,в;
- 21) в,г;
- 22) г;
- 23) а,б,г;
- 24) а,б,г;
- 25) б;
- 26) б;
- 27) косвенно; непосредственно;
- 28) наследственная изменчивость;
- 29) К.Мережковский;
- 30) митохондрии;
- 31) А.Фаминцын;
- 32) Пластид;
- 33) Неотения;
- 34) Фетализация;
- 35) естественный отбор;
- 36) дизруптивного;
- 37) Стабилизирующий;
- 38) 1БК; 2АДЖ; 3ГЕИ; 4ВЗ;
- 39) 1БГД; 2АВЕ;
- 40) 1БГД; 2АВЕ;
- 41) 1АВЕ; 2БГД;
- 42) 1АБ; 2АБВ;
- 43) 1АГЕЖИЛМ; 2 БВДЗКН;

- 44) 1Б; 2А; 3В;
45) 1В; 2Б; 3А;
46) 1В; 2Б; 3А;
47) 1Б, 2В, 3А;
48) неправильно, бессознательный отбор является самой ранней формой искусственного отбора;
49) неправильно, благодаря бессознательному отбору путём медленных изменений, создаются новые формы культурных растений и домашних животных;
50) правильно;
51) правильно;
52) неправильно, СТЭ – синтез различных дисциплин, прежде всего, популяционной генетики и дарвинизма; она также опирается на множество других наук, палеонтологию, систематику, молекулярную биологию и др.
53) неправильно, макроэволюция, осуществляется через процессы микроэволюции и каких-либо особых механизмов возникновения новых форм жизни она не имеет.
54) правильно;
55) неправильно, по И. Шмальгаузену, «стабилизация не означает прекращения эволюции, наоборот, она означает максимальную согласованность организма с изменениями среды; стабильное состояние не бывает длительным»;
56) правильно;
57) неправильно, понятие «дивергенция» выдвинуто Ч. Дарвином для объяснения возникновения многообразия сортов культурных растений;
58) правильно;
59) правильно;
60) неправильно, направленным действием обладает только естественный отбор.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

а) основная литература:

1. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение: Учеб. для биол. спец, вузов. 6-е изд., испр. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
2. Северцов А.С. Теория эволюции: учеб. для студ. вузов. — М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 380 с.

б) дополнительная литература:

1. Берг Л. Труды по истории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 388 с.
2. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии.– М.: Прогресс-Традиция, 1999. – 640 с.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Пер. с 6-го изд. (Лондон, 1872) — Л.: Наука, 1991. – 539 с.
4. Ламарк. Философия зоологии / Пер. с франц. Сапожникова С.В. – В 2-х томах. – М.-Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1937.
5. Маргелис Л. Роль симбиогенеза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
6. Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной мысли. Учебн. пособие. Изд. 2-е, испр. – М.: Изд-во ЛКИ, 2007. – 520 с.
7. Парамонов А.А. Курс дарвинизма. – М.: Гос. изд-во «Советская наука», 1945. – 432 с.
8. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 303 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Теоретический материал для подготовки к семинарским занятиям	4
Эволюционное учение Ж.-Б.Ламарка	4
Дарвинизм.....	10
Основные направления эволюции	15
Симбиогенез	17
Синтетическая теория эволюции	20
Номогенез	22
Вопросы к семинарам	25
Задачи для самоконтроля	27
ОТВЕТЫ К ЗАДАЧАМ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ	33
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	35

Учебное издание

Алаторцева Татьяна Алексеевна

**СПРАВОЧНЫЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ
К КУРСУ «ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ»**

*Учебно-методическое пособие
для студентов биологического факультета*

Ответственный за выпуск В.С.Тырнов
Технический редактор
Оригинал-макет изготовлен Т.А.Алаторцевой

Изд.лиц. ЛР № 020305 от. Подписано в печать.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная, Усл.печ.л. 2 (2,31). Уч.-изд. л. 2.
Тираж 100. Заказ

Издательство Саратовского университета
410012, Саратов, ул. Астраханская, 83