

ОГЛАВЛЕНИЕ

Раздел V. ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ	12
Глава 10. Биологический вид. Популяционная структура вида	13
10.1. Понятие о виде	13
10.2. Понятие о популяции	18
10.2.1. Экологические характеристики популяции	19
10.2.2. Генетические характеристики популяции	21
10.2.3. Частоты аллелей в популяциях. Закон Харди–Вайнберга	22
10.2.4. Место видов и популяций в эволюционном процессе	24
Вопросы для самоконтроля.....	25
Глава 11. Видообразование в природе. Элементарные эволюционные факторы	26
11.1. Мутационный процесс.....	26
11.2. Популяционные волны.....	28
11.3. Изоляция.....	30
11.4. Естественный отбор.....	34
11.5. Генетико-автоматические процессы (дрейф генов).....	40
11.6. Видообразование	41
11.7. Наследственный полиморфизм природных популяций. Генетический груз.....	43
11.8. Адаптации организмов к среде обитания	47
11.9. Происхождение биологической целесообразности.....	50
Вопросы для самоконтроля	52
Глава 12. Действие элементарных эволюционных факторов в популяциях людей	53
12.1. Популяция людей. Дем, изолят.....	53
12.2. Влияние элементарных эволюционных факторов на генофонды человеческих популяций	55
12.2.1. Мутационный процесс.....	55
12.2.2. Популяционные волны.....	56
12.2.3. Изоляция.....	57

12.2.4. Генетико-автоматические процессы	60
12.2.5. Естественный отбор	65
12.3. Генетическое разнообразие в популяциях людей	70
12.4. Генетический груз в популяциях людей	79
Вопросы для самоконтроля	80
Глава 13. Закономерности макроэволюции.....	81
13.1. Эволюция групп организмов	81
13.1.1. Темпы эволюционных преобразований	81
13.1.2. Механизмы эволюционных преобразований	86
13.1.3. Принципы эволюционных преобразований	97
13.1.4. Уровень организации	102
13.1.5. Направления эволюции групп	104
13.1.6. Формы эволюции групп	106
13.1.7. Биологический прогресс и биологический регресс.....	110
13.1.8. Эмпирические правила эволюции групп.....	112
13.2. Соотношение онто- и филогенеза	115
13.2.1. Закон зародышевого сходства.....	115
13.2.2. Онтогенез — повторение филогенеза.....	117
13.2.3. Видоизменения периодов онтогенеза, имеющие экологическое и эволюционное значение	118
13.2.4. Онтогенез — основа филогенеза.....	121
13.3. Общие закономерности эволюции биологических структур	128
13.3.1. Дифференциация и интеграция в эволюции биологических структур	129
13.3.2. Закономерности морфофункциональных преобразований органов	130
13.3.3. Возникновение и исчезновение биологических структур в филогенезе.....	133
13.3.4. Атавистические пороки развития	138
13.3.5. Аллогенные аномалии и пороки развития	140
13.4. Организм как целое в историческом и индивидуальном развитии. Соотносительные преобразования органов.....	144
13.5. Основные этапы прогрессивной эволюции многоклеточных животных	153
13.5.1 Характеристика типа Хордовые	155
13.5.2. Систематика типа Хордовые.....	157
13.5.3. Подтип Бесчерепные <i>Acrania</i>	157
13.5.4. Подтип Позвоночные <i>Vertebrata</i>	160
Вопросы для самоконтроля	164

Глава 14. Филогенез систем органов хордовых	165
14.1. Наружные покровы.....	165
14.2. Опорно-двигательный аппарат.....	170
14.2.1. Скелет.....	170
14.2.1.1. Осевой скелет.....	171
14.2.1.2. Скелет головы.....	175
14.2.1.3. Скелет конечностей.....	179
14.2.2. Мышечная система.....	189
14.2.2.1. Висцеральная мускулатура.....	190
14.2.2.2. Соматическая мускулатура.....	191
14.2.2.2-а. Мускулатура головы.....	191
14.2.2.2-б. Мускулатура туловища и конечностей.....	191
14.3. Пищеварительная и дыхательная системы.....	193
14.3.1. Ротовая полость.....	194
14.3.2. Глотка.....	199
14.3.3. Средняя и задняя кишка.....	202
14.3.4. Органы дыхания.....	203
14.4. Кровеносная система.....	206
14.4.1. Эволюция общего плана строения кровеносной системы хордовых.....	207
14.4.2. Филогенез артериальных жаберных дуг.....	213
14.5. Мочеполовая система.....	217
14.5.1. Эволюция почки.....	217
14.5.2. Эволюция половых желез.....	221
14.5.3. Эволюция мочеполовых протоков.....	222
14.6. Интегрирующие системы.....	225
14.6.1. Центральная нервная система.....	226
14.6.2. Эндокринная система.....	231
14.6.2.1. Гормоны.....	231
14.6.2.2. Железы внутренней секреции.....	233
14.7. Защита и поддержание целостности организма, постоянства его внутренней среды, оптимальных условий для процессов жизнедеятельности. Эволюция иммунной системы.....	238
Вопросы для самоконтроля.....	244
Глава 15. Антропогенез и дальнейшая эволюция человека	246
15.1. Место человека в системе животного мира.....	246
15.2. Методы изучения происхождения и эволюции человека.....	247
15.3. Характеристика отряда Приматы.....	254

15.4. Адаптивная радиация приматов и освоение ими открытых пространств	258
15.5. Особенности поведения и высшей нервной деятельности человекообразных приматов как предпосылка к антропогенезу	260
15.6. Происхождение семейства Гоминид	261
15.7. Значение изменений генома в происхождении и дальнейшей эволюции человека	264
15.8. Прогрессивная эволюция гоминид и происхождение человека	267
15.9. Внутривидовая дифференциация человечества	280
15.9.1. Расы и расогенез	282
15.9.2. Адаптивные экологические типы человека	288
15.9.3. Происхождение адаптивных экологических типов	292
Вопросы для самоконтроля	294
Раздел VI. БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ	295
Глава 16. Вопросы общей экологии	297
16.1. Биогеоценоз — элементарная единица биогеоценотического уровня организации жизни	298
16.2. Эволюция биогеоценозов	306
Вопросы для самоконтроля	308
Глава 17. Введение в экологию человека	309
17.1. Среда обитания человека	311
17.2. Человек как объект действия экологических факторов. Адаптация человека к среде обитания	314
17.3. Антропогенные экологические системы	317
17.3.1. Город	317
17.3.2. Город как среда обитания людей	320
17.3.3. Агроценозы	321
17.4. Роль антропогенных факторов в эволюции видов и биогеоценозов	322
Вопросы для самоконтроля	325
Глава 18. Медицинская паразитология. Общие вопросы	326
18.1. Предмет и задачи медицинской паразитологии	326
18.2. Формы межвидовых биотических связей в биоценозах	327
18.3. Распространенность паразитизма в природе	329

18.4. Классификация паразитизма и паразитов	331
18.5. Происхождение паразитизма	334
18.6. Адаптации к паразитическому образу жизни: основные тенденции	336
18.7. Экологическое и эволюционное значение паразитизма.....	346
18.8. Цикл развития паразитов и организм хозяина	347
18.9. Факторы восприимчивости хозяина к паразиту	350
18.10. Влияние паразитов на организм хозяина	352
18.11. Действие хозяина на паразита.....	354
18.12. Соппротивление паразитов реакциям иммунитета хозяина.....	356
18.13. Межвидовые и внутривидовые взаимодействия паразитов в организме хозяина	357
18.14. Взаимоотношения в системе «паразит – хозяин» на уровне популяций	358
18.15. Специфичность паразитов по отношению к хозяину.....	361
18.16. Природно-очаговые заболевания	362
Вопросы для самоконтроля	367
Глава 19. Медицинская протозоология.....	368
19.1. Тип Простейшие <i>Protozoa</i>	368
19.1.1. Класс Саркодовые <i>Sarcodina</i>	369
19.1.2. Класс Жгутиковые <i>Flagellata</i>	370
19.1.3. Класс Инфузории <i>Infusoria</i>	370
19.1.4. Класс Споровики <i>Sporozoa</i>	371
19.2. Простейшие, обитающие в полых органах, сообщающихся с внешней средой	372
19.2.1. Простейшие, обитающие в полости рта	372
19.2.2. Простейшие, обитающие в тонкой кишке.....	373
19.2.3. Простейшие, обитающие в толстой кишке	375
19.2.4. Простейшие, обитающие в половых органах	378
19.2.5. Одноклеточные паразиты, обитающие в легких.....	379
19.3. Простейшие, обитающие в тканях.....	380
19.3.1. Простейшие, обитающие в тканях и передающиеся нетрансмиссивно	382
19.3.2. Простейшие, обитающие в тканях и передающиеся трансмиссивно.....	387
19.4. Простейшие — факультативные паразиты человека	402
Вопросы для самоконтроля.....	403

Глава 20. Медицинская гельминтология	404
20.1. Тип Плоские черви <i>Plathelminthes</i>	405
20.1.1. Класс Сосальщики <i>Trematoda</i>	405
20.1.1.1. Сосальщики с одним промежуточным хозяином, обитающие в пищеварительной системе	410
20.1.1.2. Сосальщики с одним промежуточным хозяином, обитающие в кровеносных сосудах	412
20.1.1.3. Сосальщики с двумя промежуточными хозяевами	416
20.1.1.3-а. Сосальщики, цикл развития которых связан с водной средой	417
20.1.1.3-б. Сосальщики, обитающие в кишечнике	418
20.1.1.3-в. Сосальщики, обитающие в желчных ходах печени	419
20.1.1.3-г. Сосальщики, обитающие в легких	420
20.1.1.3-д. Сосальщики, цикл развития которых не связан с водной средой	421
20.1.2. Класс Ленточные черви <i>Cestoidea</i>	423
20.1.2.1. Ленточные черви, жизненный цикл которых связан с водной средой	426
20.1.2.2. Ленточные черви, жизненный цикл которых не связан с водной средой	429
20.1.2.2-а. Ленточные черви, использующие человека в качестве окончательного хозяина	429
20.1.2.2-б. Ленточные черви, использующие человека в качестве промежуточного хозяина	432
20.1.2.3. Ленточные черви, проходящие в организме человека весь жизненный цикл	436
20.2. Тип Круглые черви <i>Nemathelminthes</i>	438
20.2.1. Класс Собственно круглые черви <i>Nematoda</i>	440
20.2.1.1. Круглые черви — геогельминты	440
20.2.1.1-а. Геогельминты, развивающиеся без миграции	441
20.2.1.1-б. Геогельминты, развивающиеся с миграцией	443
20.2.1.2. Круглые черви — биогельминты	448
20.2.1.2-а. Биогельминты, заражение которыми происходит при проглатывании личинок с тканями промежуточного хозяина	448

20.2.1.2-б. Биогельминты, передающиеся трансмиссивно	453
20.2.1.3. Круглые черви, осуществляющие в организме человека только миграцию	456
Вопросы для самоконтроля	457
Глава 21. Медицинская арахноэнтомология	458
21.1. Класс Паукообразные <i>Arachnoidea</i>	458
21.1.1. Отряд Клеши <i>Acar</i> i	459
21.1.1.1. Клеши — временные кровососущие эктопаразиты ...	459
21.1.1.2. Клеши — обитатели человеческого жилья	468
21.1.1.3. Клеши — постоянные паразиты человека	470
21.2. Класс Насекомые <i>Insecta</i>	472
21.2.1. Синантропные насекомые, не являющиеся паразитами	472
21.2.2. Насекомые — временные кровососущие паразиты	477
21.2.3. Насекомые — постоянные кровососущие паразиты	489
21.2.4. Насекомые — тканевые и полостные эндопаразиты	492
Глава 22. Эволюция паразитов и паразитизма под влиянием антропогенных факторов	495
Вопросы для самоконтроля	503
Глава 23. Ядовитость животных как экологический феномен	504
23.1. Происхождение ядовитости в животном мире	507
23.2. Человек и ядовитые животные	509
Вопросы для самоконтроля	510
Раздел VII. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА	511
Глава 24. Введение в учение о биосфере	513
24.1. Современные концепции биосферы	513
24.2. Структура и функции биосферы	514
24.3. Эволюция биосферы	521
Вопросы для самоконтроля	523
Глава 25. Учение о ноосфере	524
25.1. Биогенез и ноогенез	524
25.2. Пути воздействия человечества на природу. Экологический кризис	525
Вопросы для самоконтроля	537
Рекомендуемая литература	538
Предметный указатель	541

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВИД. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА

10.1. ПОНЯТИЕ О ВИДЕ

Видом называют совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), в природных условиях скрещивающихся исключительно между собой и при этом производящих плодовитое потомство.

Видовая принадлежность особи определяется по соответствию ее перечисленным критериям: морфологическому, физиолого-биохимическому, кариотипическому, этологическому, экологическому и др. Наиболее важные признаки вида — его **генетическая (репродуктивная) изоляция**, заключающаяся в нескрещиваемости особей данного вида с представителями других видов, а также **генетическая устойчивость в природных условиях**, приводящая к независимости эволюционной судьбы.

Ни один из перечисленных критериев не является абсолютным. Наиболее размыт географический (**экологический, территориальный**) критерий. Действительно, существует огромное количество видов, обитающих почти повсеместно. К ним относятся, например, птицы открытых водных пространств — морей и океанов — альбатросы, чайки. Всесветное расселение человечества и преобразование им природы привело к широчайшему распространению видов домашних животных и культурных растений, а также сорняков сельскохозяйственных культур и их вредителей. Благодаря человеку расширились ареалы ряда его паразитов, а также животных, обитающих в очеловеченной среде (синантропные виды), таких как воробьи, вороны, мыши и крысы.

Морфологический критерий вида более четок, однако строение тела самок и самцов у раздельнополых животных отличается всегда. У полигамных видов, живущих обычно группами, состоящими из многих самок и одного самца, эти отличия наиболее выражены. Иногда они столь значительны, что особи разных полов кардинально отлича-

ются друг от друга как по строению и физиологии, так и по поведению (рис. 10.1, а, б). Известны исторические факты ошибочного описания самцов и самок одного вида как представителей разных. Неспециалист едва ли отнесет к одному виду самцов и самок таких видов, как глухарь, тетерев, фазаны и павиан-гамадрил. У общественных насекомых — термитов, муравьев — наблюдается формирование различных морфологических типов особей в зависимости от их функциональных обязанностей: самок, производящих потомство, разведчиков, строителей, солдат, особей, ухаживающих за потомством, самцов, оплодотворяющих самку, особей, добывающих корм и использующихся для его хранения (рис. 10.1, в). В то же время моногамные виды, живущие парами на протяжении всей жизни, характеризуются слабовыраженным половым диморфизмом. Действительно, самцы и самки ворон, лебедей и голубей отличаются друг от друга в основном по поведению только во время брачного периода. Крайние формы моногамии, наоборот, часто характеризуются наиболее ярко выраженным половым диморфизмом. Так, у некоторых глубоководных рыб в связи со сложностью поиска половых партнеров самцы и самки, найдя друг друга на ранних стадиях развития, соединяются попарно и срастаются. У самцов при этом развивается практически только половая система, и они ведут паразитический образ жизни на собственных самках, их размеры по сравнению с самками необычайно малы (рис. 10.1, г).

Физиологический и биохимический критерии вида более четкие, но и они неоднозначны. Так, особенности физиологических процессов и обмена веществ у разных неродственных видов иногда могут разительно совпадать. Известно, что конечным продуктом распада азотсодержащих веществ у рыб является аммиак, у земноводных и большинства млекопитающих — легко растворимая мочеви́на, а у птиц и пресмыкающихся — мочева́я кислота. Человекообразные обезьяны и человек наряду с мочевиной, возникающей при распаде аминокислот, в качестве конечного продукта диссимиляции пуриновых оснований образуют мочева́ую кислоту, которая в виде солей — уратов выделяется с мочой. Эта особенность метаболизма характерна также для собак породы далматин. В связи с тем, что мочева́я кислота слабо растворима, ее избыток может накапливаться в разных структурах, в частности, в суставах, вызывая как у человека, так и у собак этой породы болезненное состояние, называемое подагрой. У остальных млекопитающих подагра, естественно, не встречается.



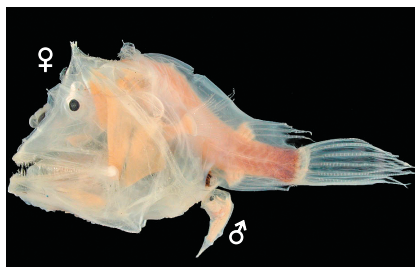
а



б



в



г

Рис. 10.1. Разнообразие фенотипов организмов в пределах вида: половой диморфизм: а — у морских котиков; б — у райских вдовушек; в — морфофизиологический диморфизм у медовых муравьев; г — у глубоководных удильщиков

Видовые особенности поведения представляют собой важный **этологический критерий**. По нему, в частности, легко отличаются близкие виды, родственные по происхождению: своеобразное пение разных видов птиц, специфические способы постройки гнезд, особенности ухаживания самцов за самками позволяют особям одного вида находить себе подобных. Однако известно, что сходные поведенческие реакции организмов могут в процессе эволюции многократно возникать у неродственных форм, относящихся к разным систематическим группам — классам (рис. 10.2) и даже типам. Так, ритуальное кормление самок самцами широко известно не только в типе Хордовых, но и среди беспозвоночных, например у насекомых и паукообразных.

Даже такой важный критерий вида, как **цитогенетический**, не всегда однозначно характеризует видовую принадлежность организмов. В ряде случаев набор хромосом и их строение оказываются сильно отличающимися у организмов, сходных морфологически, физиологически и даже способных скрещиваться друг с другом, давая плодовитое потомство. Об этом свидетельствуют данные цитогенетического анализа вида грызунов *Ellobius talpinus*, число хромосом в диплоидном наборе которого может варьировать в очень широких пределах (подробнее см. гл. 13, рис. 13.4.). С другой стороны, среди малярийных комаров рода *Anopheles* с одинаковым хромосомным набором обнаруживается много видов, отличающихся друг от друга только локализацией хромосом в ядрах интерфазных клеток и особенностями их фиксации к внутренней поверхности ядерной оболочки. Этих отличий, кажущихся незначительными, оказывается достаточно для обеспечения репродуктивной изоляции видов.

Со времен К. Линнея вид является основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обусловлено тем, что это та группировка, в которой отдельные особи существуют реально. В составе вида в природных условиях особь рождается, достигает половой зрелости и выполняет свою главную биологическую функцию: участвуя в репродукции, обеспечивает продолжение рода. В отличие от вида таксоны надвидового ранга, такие, как род, отряд, семейство, класс, тип, не являются ареной реальной жизни организмов. Выделение их в естественной системе органического мира отражает результаты предшествующих этапов исторического развития живой природы. Распределение организмов по надвидовым таксонам указывает на степень их филогенетического родства.



Рис. 10.2. Примеры конвергенции в поведенческих реакциях неродственных видов: а — ритуальное кормление; б — дарение цветов; в — поцелуй у птиц рода *Podiceps* и человека (по В.Р. Дольнику. — М., 2004)

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит **половой процесс**. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом. Это ведет к перекрестной комбинации в каждом поколении генов (аллелей), составляющих генотипы отдельных особей. В результате достигается **нивелировка различий между организмами внутри вида** и длительное сохранение основных морфологических, физиологических и прочих признаков, отличающих один вид от другого. Благодаря половому процессу происходит также объединение генов (аллелей), распределенных по генотипам разных особей, в **общий генофонд** (аллелофонд)¹ вида. Этот генофонд заключает в себе весь объем наследственной информации, которым располагает вид на определенном этапе его существования.

Определение вида, приведенное выше, не может быть применено к агамным (размножающимся бесполом путем) видам (некоторые микроорганизмы, сине-зеленые водоросли), самооплодотворяющимся и строго партеногетическим организмам. Группировки таких организмов, эквивалентные виду, выделяют по сходству фенотипов, общности ареала, близости генотипов по происхождению. Практическое использование понятия «вид» даже у организмов с половым размножением нередко затруднено. Это обусловлено **динамичностью видов**, проявляющейся во внутривидовой изменчивости, «размытости» границ ареала, образовании и распаде внутривидовых группировок различного объема и состава (популяций, рас, подвидов). Динамичность видов — следствие действия элементарных эволюционных факторов (см. гл. 11).

10.2. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

В природных условиях организмы одного вида расселены неравномерно. Имеет место чередование участков повышенной и пониженной концентрации особей (рис. 10.3). В результате вид распадается на группировки или популяции, соответствующие зонам более плотного заселения. «Радиусы индивидуальной активности» отдельных особей ограничены. Так, виноградная улитка способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, ондатра — в несколько сотен метров, песец — в несколько сотен километров. Благодаря этому размножение (репро-

¹ Объем генетической информации, которой располагает вид или популяция, обусловлен совокупностью наследственных задатков во всех аллельных формах. Таким образом, более полно объем наследственной информации отражает термин «аллелофонд», но более употребим — «генофонд».

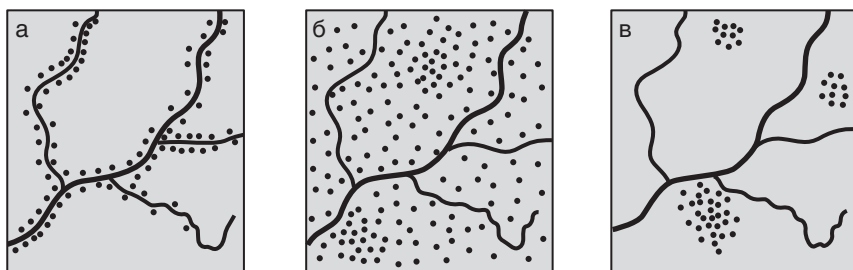


Рис. 10.3. Неравномерное расселение особей по ареалу вида: а — ленточный ареал; б — пятнистый ареал; в — островной ареал

дуктивные ареалы) в основном приурочено к территориям с повышенной плотностью организмов.

Вероятность случайных скрещиваний (панмиксии), обеспечивающих из поколения в поколение эффективную рекомбинацию генов, внутри «сгущений» оказывается выше, чем в зонах между ними и для вида в целом. Таким образом, в репродуктивном процессе генофонд вида представлен генофондами популяций.

Популяцией называют минимальную самовоспроизводящуюся группу особей одного вида, населяющих определенную территорию (ареал) достаточно долго (в течение многих поколений). В популяции фактически осуществляется сравнительно высокий уровень панмиксии, и она в определенной степени отделена от других популяций той или иной формой изоляции¹.

10.2.1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Экологически популяция характеризуется величиной, оцениваемой по занимаемой территории (ареалу), численности особей, возрастному и половому составу. **Размеры ареала** зависят от радиусов индивидуальной активности организмов данного вида и особенностей природных условий на соответствующей территории. **Численность особей** в популяциях организмов разных видов различается. Так, число стрекоз *Leucorrhinia albifrons* в популяции на одном из подмосковных озер достигало 30 тыс., тогда как численность земляной улитки *Succinea nemoralis* оценивалась в 1000 экземпляров. Существуют минимальные значения

¹ Определение справедливо для видов с половым размножением.

численности, при которых популяция способна поддерживать себя во времени. Сокращение численности ниже этого минимума приводит к вымиранию популяции. Примером могут быть популяции морских птиц, образующих так называемые птичьи базары на скалистых островах в морях и океанах. Для успешного воспроизводства во время размножения они должны постоянно наблюдать вокруг себя множество спаривающихся особей. При отсутствии этого условия у них подавляются рефлексы взаимного ухаживания и гнездостроения. Вероятно, исчезновение с лица Земли американского странствующего голубя — самого многочисленного известного вида птиц, насчитывавшего многие сотни миллионов особей еще в середине XIX века, было результатом охоты на него европейских переселенцев с помощью огнестрельного оружия. Отстрелять всех птиц данного вида, разумеется, было невозможно, однако, уменьшение числа особей ниже критической массы привело к остановке их дальнейшего размножения. Величина большинства популяций постоянно колеблется, что зависит от изменений экологической ситуации. Так, осенью благоприятного по кормовым условиям года популяция диких кроликов на одном из островов у юго-западного побережья Англии состояла из 10 тыс. особей. После холодной малокормной зимы число особей снизилось до 100.

Возрастная структура популяций организмов разных видов варьирует в зависимости от продолжительности жизни, интенсивности размножения, возраста достижения половой зрелости. В зависимости от вида организмов она может быть то более, то менее сложной. Так, у стадных млекопитающих, например дельфинов белух *Delphinapterus leucas*, в популяции одновременно представлены детеныши текущего года рождения, подростки молодняк прошлого года рождения, половозрелые, но, как правило, не размножающиеся животные в возрасте 2–3 лет, взрослые размножающиеся особи в возрасте 4–20 лет. С другой стороны, у землероек *Sorex* весной рождаются 1–2 приплода, после чего взрослые особи вымирают, так что осенью вся популяция состоит из молодых неполовозрелых животных. Оба типа популяций с точки зрения эволюционных перспектив имеют свои преимущества и недостатки. Популяции первого типа, или асинхронные, более устойчивы во времени, менее зависимы от действия случайных факторов, в них возможна передача жизненного опыта из поколения в поколение. Второй, или синхронный тип популяций, постоянно подвержен риску исчезновения под действием неожиданных изменений условий. Преимущество таких популяций — наиболее широкие возможности комбинативной

изменчивости в связи с одновременным достижением половой зрелости практически всеми членами популяции.

Половой состав популяций обусловлен эволюционно закрепленными механизмами формирования первичного (на момент зачатия), вторичного (на момент рождения) и третичного (во взрослом состоянии) соотношения полов. В качестве примера рассмотрим изменение полового состава популяции людей. На момент рождения оно составляет 106 мальчиков на 100 девочек, в возрасте 16–18 лет выравнивается, в возрасте 50 лет насчитывает 85 мужчин на 100 женщин, а в возрасте 80 лет — 50 мужчин на 100 женщин.

У абсолютного большинства видов животных генетический механизм определения пола сходен с таковым у человека. Однако у полигамных видов, таких, как морские котики, птицы семейства куриных, а также гориллы и некоторые другие высшие обезьяны, несмотря на первичное соотношение полов 1/1, к оплодотворению самок допускаются только наиболее сильные и успешные самцы. Преимущества популяций с равным количеством самцов и самок заключаются в свободе выбора партнера при размножении и возможностях проявления комбинативной изменчивости в максимальной степени. Преимущества же популяций полигамных видов заключаются в быстром распространении и закреплении в следующих поколениях генов и признаков наиболее успешных самцов, обеспечивших им победу в борьбе за самок. Человечество на протяжении длительной эволюции постепенно и асинхронно осуществляет переход от полигамии к моногамии. В ряде восточных культур полигамия остается нормой и в настоящее время. Следствие этого — относительно малое разнообразие мужчин по хромосоме Y на территории Средней Азии и прилежащих районов. Существует предположение о том, что наиболее частый вариант азиатской хромосомы Y ведет свое происхождение от потомков Чингис-хана.

10.2.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Генетически популяция характеризуется своим генофондом (аллелофондом). Он представлен совокупностью аллелей, образующих генотипы организмов данной популяции. Генофонды природных популяций отличает наследственное разнообразие (генетическая гетерогенность, или полиморфизм), генетическое единство, динамическое равновесие доли особей с разными генотипами.

Наследственное разнообразие заключается в присутствии в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Первично оно создается мутационным процессом. Рецессивные мутации, не влияя на фенотипы гетерозиготных организмов, сохраняются в генофондах популяций в скрытом от естественного отбора состоянии. Накапливаясь, они образуют **резерв наследственной изменчивости**. Благодаря комбинативной изменчивости этот резерв используется для создания в каждом поколении новых комбинаций аллелей. Объем такого резерва огромен. Так, при скрещивании организмов, различающихся по 1000 локусов¹, каждый из которых представлен десятью аллелями, число вариантов генотипов достигает 10^{1000} , что превосходит число электронов во Вселенной.

Генетическое единство популяции обусловлено достаточным уровнем панмиксии. В условиях случайного подбора скрещивающихся особей источником аллелей для генотипов организмов последовательных поколений является весь генофонд популяции. Генетическое единство проявляется также в общей генотипической изменчивости популяции при изменении условий существования, что обеспечивает как выживание вида, так и образование новых видов.

10.2.3. ЧАСТОТЫ АЛЛЕЛЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ. ЗАКОН ХАРДИ–ВАЙНБЕРГА

В пределах генофонда популяции доля генотипов, содержащих разные аллели одного гена, при соблюдении некоторых условий из поколения в поколение не изменяется. Эти условия описываются основным законом популяционной генетики, сформулированным в 1908 г. английским математиком Дж. Харди и немецким врачом-генетиком Г. Вайнбергом. «В популяции из **бесконечно большого числа свободно скрещивающихся особей** в **отсутствие мутаций, избирательной миграции** организмов с различными генотипами и **давления естественного отбора** первоначальные частоты аллелей сохраняются из поколения в поколение».

Допустим, что в генофонде популяции, удовлетворяющей описанным условиям, некий ген представлен аллелями A_1 и A_2 , обнаруживаемыми с частотой p и q . Так как других аллелей в данном генофонде не встречается, то $p + q = 1$. При этом $q = 1 - p$.

¹ Число локусов (генов) у человека превышает эту цифру в 30–50 раз.

Соответственно особи данной популяции образуют p гамет с аллелем A_1 и q гамет с аллелем A_2 . Если скрещивания происходят случайным образом, то доля половых клеток, соединяющихся с гаметатами A_1 , равна p , а доля половых клеток, соединяющихся с гаметатами A_2 , — q . Возникающее в результате описанного цикла размножения поколение F_1 образовано генотипами A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 , число которых соотносится как $(p + q) \cdot (p + q) = p^2 + 2pq + q^2 = 1$ (рис. 10-4). По достижении половой зрелости особи A_1A_1 и A_2A_2 образуют по одному типу гамет — A_1 или A_2 — с частотой, пропорциональной числу организмов указанных генотипов (p^2 и q^2). Особи A_1A_2 образуют оба типа гамет с равной частотой $2pq/2$.

Таким образом, доля гамет A_1 в поколении F_1 составит $p^2 + 2pq/2 = p^2 + p(1-p) = p$, а доля гамет A_2 будет равна $q^2 + 2pq/2 = q^2 + q(1-q) = q$.

Так как частоты гамет с разными аллелями в поколении F_1 в сравнении с родительским поколением не изменены, поколение F_2 будет представлено организмами с генотипами A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 в том же соотношении $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Благодаря этому очередной цикл размножения произойдет при наличии p гамет A_1 и q гамет A_2 . Аналогичные расчеты можно провести для локусов с любым числом аллелей. В основе сохранения частот аллелей лежат статистические закономерности случайных событий в больших выборках.

Уравнение Харди–Вайнберга в том виде, в котором оно рассмотрено выше, справедливо для аутосомных генов. Для генов, сцепленных с полом, равновесные частоты генотипов A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 совпадают с таковыми для аутосомных генов: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. Для самцов (в случае гетерогаметного пола) в силу их гемизиготности возможны лишь два генотипа A_1 — или A_2 —, которые воспроизводятся с частотой, равной частоте соответствующих аллелей у самок в предшествующем поколении: p и q .

		Яйцеклетки	
		A_1 частота p	A_2 частота q
Сперматозоиды	A_1 частота p	A_1A_1 p^2	A_1A_2 pq
	A_2 частота q	A_2A_1 pq	A_2A_2 q^2

Рис. 10.4. Закономерное распределение генотипов в ряду поколений в зависимости от частоты образования гамет разных типов (закон Харди–Вайнберга)

Из этого следует, что фенотипы, определяемые рецессивными аллелями сцепленных с хромосомой X генов, у самцов встречаются чаще, чем у самок.

Так, при частоте аллеля гемофилии, равной 0,0001, это заболевание у мужчин данной популяции наблюдается в 10 тыс. раз чаще, чем у женщин (1 на 10 тыс. у первых и 1 на 100 млн у вторых).

Еще одно следствие общего порядка заключается в том, что в случае неравенства частоты аллеля у самцов и самок разность между частотами в следующем поколении уменьшается вдвое, причем меняется знак этой разницы. Обычно требуется несколько поколений для того, чтобы возникло равновесное состояние частот у обоих полов. Указанное состояние для аутосомных генов достигается за одно поколение.

Закон Харди–Вайнберга описывает условия **генетической стабильности популяции**. Популяцию, генофонд которой не изменяется в ряду поколений; называют **менделевской**. Генетическая стабильность менделевских популяций ставит их вне процесса эволюции, так как в таких условиях приостанавливается действие естественного отбора. Выделение менделевских популяций имеет чисто теоретическое значение. В природе такие популяции не встречаются. В законе Харди–Вайнберга перечислены условия, закономерно изменяющие генофонды популяций. К указанному результату приводят, например, факторы, ограничивающие свободное скрещивание (панмиксию), такие, как конечная численность организмов в популяции, изоляционные барьеры, препятствующие случайному подбору брачных пар. Генетическая инертность преодолевается также благодаря мутациям, притоку в популяцию или оттоку из нее особей с определенными генотипами, отбору.

10.2.4. МЕСТО ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Вследствие общей адаптивной (приспособительной) направленности эволюции виды, возникающие в результате этого процесса, являются совокупностями организмов, так или иначе приспособленных к определенной среде. Эта приспособленность сохраняется на протяжении длительного ряда поколений благодаря наличию в генофондах и передаче потомству при размножении соответствующей биологической информации. Из этого следует, что при мало меняющихся условиях обитания сохранность вида во времени зависит от стабильности, консерватизма его генофонда. С другой стороны, стабильные генофонды не обеспечи-

вают выживания в случае изменения условий жизни в историческом развитии планеты. Такие генофонды дают меньше возможностей для расширения ареала вида и освоения новых экологических ниш в текущий исторический период.

Популяционная структура вида позволяет совместить долговременность приспособлений, сформировавшихся на предшествующих этапах развития, с эволюционными и экологическими перспективами. Генофонд вида фактически распадается на генофонды популяций, каждый из которых отличается собственным направлением изменчивости. Популяции — это генетически открытые в рамках вида группировки организмов.

Межпопуляционные миграции особей, сколь бы незначительными они ни были, препятствуют углублению различий и объединяют популяции в единую систему вида. Однако в случае длительной изоляции некоторых популяций от остальной части вида первоначально минимальные различия нарастают. В конечном итоге это приводит к генетической (репродуктивной) изоляции, что и означает появление нового вида. В эволюционный процесс непосредственно включены отдельные популяции, а завершается он образованием вида.

Таким образом, **популяция** является элементарной эволюционной единицей, тогда как **вид** — качественным этапом эволюции, закрепляющим ее существенный результат.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные признаки биологического вида.
2. Объясните, в чем заключается реальность вида.
3. Дайте определение популяции. Каковы экологические и генетические характеристики популяции?
4. Сформулируйте закон Харди-Вайнберга.
5. Каково значение популяций в эволюционном процессе?