

БИОЛОГИЯ

Под редакцией академика РАМН,
профессора В.Н. Ярыгина

УЧЕБНИК
В ДВУХ ТОМАХ

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано ГОУ ВПО «Первый Московский государственный
медицинский университет имени И.М. Сеченова» в качестве учебника
для студентов учреждений высшего профессионального образования,
обучающихся по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело»
и 31.05.02 «Педиатрия» по дисциплине «Биология»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2020

БИОЛОГИЯ

Под редакцией академика РАН,
профессора В.Н. Ярыгина

УЧЕБНИК

ТОМ 2



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2020

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

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>Acarī</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

ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ПРИРОДЕ. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

Согласно синтетической теории эволюции (**неодарвинизм**), **элементарное эволюционное явление**, с которого начинается видообразование, заключается в изменении генетического состава (генетической конституции, или генофонда) популяции. События и процессы, способствующие преодолению генетической инертности популяций и приводящие к изменению их генофондов, называют **элементарными эволюционными факторами**. Важнейшие из них: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор.

11.1. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных мутаций происходят постоянно. Особое место принадлежит **генным мутациям**. Они приводят к возникновению серий аллелей и, таким образом, к разнообразию содержания биологической информации.

Вклад мутационного процесса в видообразование носит двоякий характер. Изменяя частоту одного аллеля по отношению к другому, он оказывает на генофонд популяции прямое действие. Еще большее значение имеет формирование за счет мутантных аллелей резерва наследственной изменчивости. Это создает условия для варьирования аллельного состава генотипов организмов в последовательных поколениях путем комбинативной изменчивости. Благодаря мутационному процессу поддерживается высокий уровень наследственного разнообразия природных популяций. Совокупность аллелей, возникающих в результате мутаций, составляет исходный **элементарный эволюционный материал**. В процессе видообразования он используется как основа действия других элементарных эволюционных факторов.

Хотя отдельная мутация — событие редкое, общее число мутаций значительно. Допустим, что некая мутация возникает с частотой 1 на 100 000 гамет, количество локусов в геноме составляет 10 тыс., численность особей в одном поколении равна 10 тыс., а каждая особь производит 1000 гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде вида произойдет 10^6 мутаций. За среднее время существования вида, равное нескольким десяткам тысяч поколений, количество мутаций составит 10^{10} . Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особей неблагоприятное действие. В силу рецессивности мутантных аллели обычно присутствуют в генофондах популяций в гетерозиготных по соответствующему локусу состояниях.

Благодаря этому достигается тройственный положительный результат:

- исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном;
- сохраняются нейтральные мутации, не имеющие приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но которые смогут приобрести такую ценность в будущем;
- накапливаются некоторые неблагоприятные мутации, которые в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов (эффект гетерозиса).

Таким образом создается резерв наследственной изменчивости популяции.

Доля полезных мутаций мала, однако их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на 1 млн вредных. Тогда в рассматриваемом выше примере среди 10^6 мутаций за одно поколение одна будет полезной. За время существования вида его генофонд обогатится 10^4 полезными мутациями.

Мутационный процесс, играя роль элементарного эволюционного фактора, происходит постоянно на протяжении всего периода существования жизни, а отдельные мутации возникают многократно у разных организмов. Генофонды популяций испытывают **непрерывное давление мутационного процесса**. Это обеспечивает накопление мутаций, несмотря на высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

Вклад хромосомных, геномных мутаций, а также межвидовой горизонтальный перенос генетического материала в процесс видообразования также имеет большое значение.

11.2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

Популяционными волнами или **волнами жизни** (С.С. Четвериков) называют периодические или аperiodические колебания численности организмов в природных популяциях. Это явление распространяется на все виды животных и растений, а также на микроорганизмы. Причины колебаний часто имеют экологическую природу. Так, размеры популяций «жертвы» (зайца) растут при снижении давления на них со стороны популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечаемое в этом случае увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что, в свою очередь, интенсифицирует истребление жертвы (рис. 11.1).

Вспышки численности некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX–XX вв. это относится к популяциям кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элодеи в Евразии. В настоящее время существенно возросли размеры популяций домового мухи, находящей прекрасную кормовую базу в виде разлагающихся пищевых отходов вблизи поселений человека. Напротив, численность популяций домовых воробьев в городах упала вследствие прекращения широкого использования лошадей. Масштабы колебаний численности организмов разных видов варьируют. Для одной из зауральских популяций майских жуков отмечены изменения количества особей в 10^6 раз.

Изменение генофондов популяций происходит как на подъеме, так и на спаде популяционной волны. При росте численности организмов наблюдается **слияние ранее разобщенных популяций и объединение их генофондов**. Так как популяции по своему генетическому составу уникальны, в результате такого слияния возникают новые генофонды с измененными по сравнению с исходными частотами аллелей. В условиях возросшей численности **интенсифицируются межпопуляционные миграции особей**, что также способствует перераспределению аллелей. Рост численности обычно сопровождается **расширением занимаемой территории**.

На гребне популяционной волны некоторые группы особей **выселяются за пределы ареала вида и оказываются в необычных усло-**

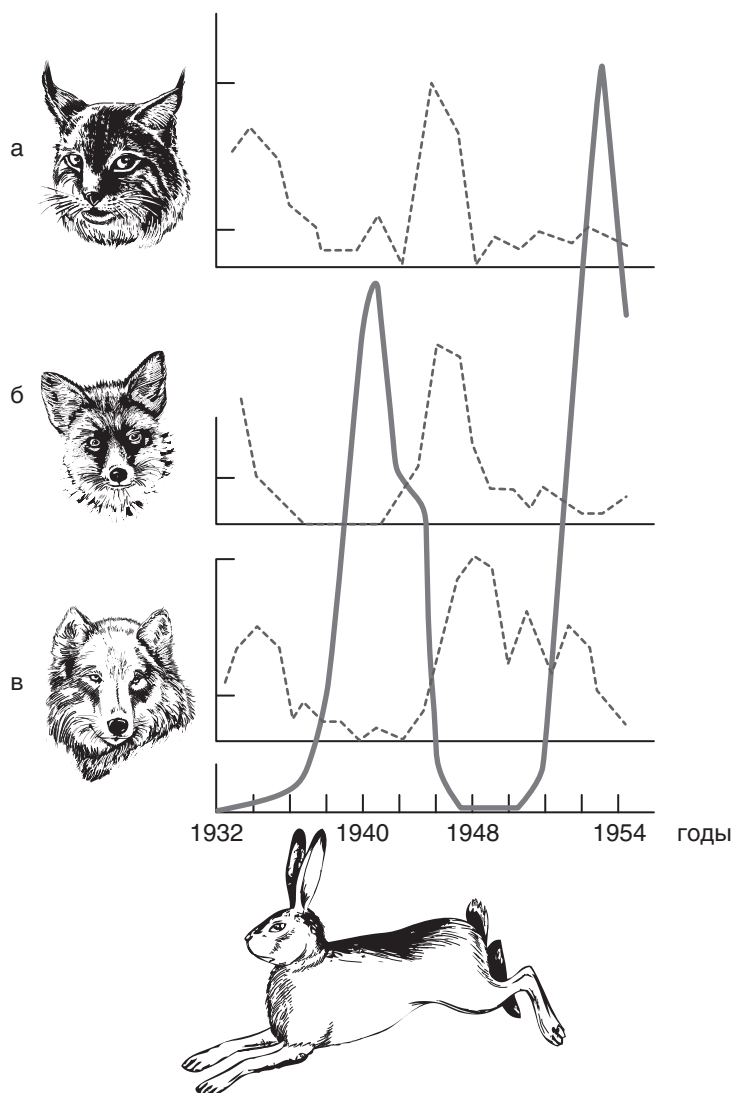


Рис. 11.1. Колебания численности особей в популяциях жертвы (заяц-беяк, сплошная линия) и хищников (а — рыси; б — лисицы; в — волка). Численность особей выражена в процентах к минимальному из зарегистрированных значений, принятому за 100%)

виях существования. В таком случае они испытывают действие новых факторов естественного отбора. Повышение концентрации особей в связи с ростом их численности **усиливает внутривидовую борьбу за существование.**

При спаде численности наблюдается **распад крупных популяций.** Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов **редкие мутантные** аллели могут быть генофондом потеряны. При сохранении редкого аллеля его концентрация в генофонде малочисленной популяции автоматически возрастает. На спаде волны жизни часть популяций, как правило, небольших по размерам, остается за пределами обычного ареала вида. Чаще они, испытывая действие необычных условий жизни, вымирают. Реже, при благоприятном генетическом составе, такие популяции переживают период спада численности. Будучи изолированными от основной массы вида, существуя в необычной среде, они нередко становятся родоначальниками новых видов.

Популяционные волны — эффективный фактор преодоления генетической инертности природных популяций. Вместе с тем их действие на генофонды не направленно. В силу этого они, так же как и мутационный процесс, подготавливают эволюционный материал к действию других элементарных эволюционных факторов.

11.3. ИЗОЛЯЦИЯ

Ограничение свободы скрещиваний (панмиксии) организмов называют **изоляцией.** Снижая уровень панмиксии, изоляция приводит к увеличению доли близкородственных скрещиваний. Сопутствующая этому гомозиготизация усиливает особенности генофондов популяций, которые создаются вследствие мутаций, комбинативной изменчивости, популяционных волн. Препятствуя снижению межпопуляционных генотипических различий, изоляция является необходимым условием сохранения, закрепления и распространения в популяциях генотипов повышенной жизнеспособности.

В зависимости от природы факторов ограничения панмиксии различают географическую, биологическую и генетическую изоляцию. **Географическая изоляция** заключается в пространственном разобщении популяций благодаря особенностям ландшафта в пределах ареала вида — наличию водных преград для «сухопутных» организмов, участков суши для видов-гидробионтов, чередованию возвышенных участков и рав-

нин. Ей способствует малоподвижный или неподвижный (у растений) образ жизни. Так, на Гавайских островах популяции наземных улиток занимают долины, разделенные невысокими гребнями. Сухость почвы и редколесье затрудняют преодоление этих гребней моллюсками. Выраженная, хотя и неполная, изоляция в течение многих поколений привела к ощутимым различиям фенотипов улиток из разных долин. В горах острова Оаху, например, один из видов улиток *Achatinella mustelina* представлен более чем сотней рас, выделяемых по морфологическим признакам.

Пространственная изоляция может происходить и в отсутствии видимых географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у прибрежной рыбы бельдюги *Zoarces viviparus* от устья к концу фьорда уменьшается число позвонков и лучей некоторых плавников. Сохранение изменчивости объясняется оседлым образом жизни бельдюги. Такая изменчивость наблюдается и у подвижных видов животных, например перелетных птиц с гнездовым консерватизмом. Молодь ласточек, например, возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда. Скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей. В отличие от **разделения барьерами** эту разновидность географической изоляции обозначают как **разделение расстоянием**.

Биологическая изоляция возникает вследствие внутривидовых различий организмов и имеет несколько форм. К **экологической изоляции** приводят особенности окраски покровов или состава пищи, размножение в разные сезоны, у паразитов — использование в качестве хозяина организмов разных видов. Так, в Молдове есть две несмешивающиеся популяции мышей — желтогорлая лесная мышь и степная. Фактор их разделения — состав пищи: лесная мышь питается преимущественно семенами деревьев, а степная — трав. Разобшение популяций способствовало выявлению и усилению особенностей фенотипа степных мышей. Они мельче и имеют иную форму черепа. В описанном примере экологическая изоляция дополняется территориальной. Сезонные расы, выделяемые по месту и времени икрометания, описаны у лососевых, осетровых, карповых рыб.

Длительная экологическая изоляция способствует дивергенции популяций вплоть до образования новых видов. Так, предполагают, что человеческая и свиная аскариды, морфологически очень близкие, произошли от общего предка. Их расхождению, согласно одной из гипотез,

способствовал запрет на употребление человеком в пищу свиного мяса, который по религиозным соображениям распространялся длительное время на значительные массы людей.

Небольшие изолированные географически и экологически популяции крупных и средних по размеру млекопитающих в связи с ограниченностью в первую очередь пищевых ресурсов обычно состоят из более мелких особей по сравнению с организмами тех же видов, но занимающих обширные ареалы на материках. Примерами могут быть популяция ряда домашних животных — коров, коз и овец, оставленных европейцами на малых необитаемых островах Индийского и Тихого океанов в период Великих географических открытий, одичавших там и сильно измельчавших. Известные карликовые лошади-пони также имеют островное происхождение. Популяция мамонтов острова Врангеля, вымершая около 2000 лет назад, состояла из карликовых особей, рост которых составлял 2–2,5 м. Самый необычный пример, иллюстрирующий результат островной изоляции, — обнаруженные на малом острове Флорес ископаемые останки карликового вида человека *Homo floresiensis*, вымершего около 25 тыс. лет назад (подробнее см. гл. 15). Интересно, что описанное измельчание островных животных обычно не затрагивает пресмыкающихся и мелких млекопитающих, для которых характерно противоположное явление — островной гигантизм. Популяции крыс и других грызунов на островах обычно состоят из очень крупных особей, а самые крупные черепахи обитают на Земле на малых тихоокеанских островах Галапагосского архипелага и на Сейшельских островах в Индийском океане. Это явление обычно связывают с отсутствием хищников на малых островах.

Этологическая (поведенческая) изоляция существует благодаря особенностям ритуала ухаживания, окраски, запахов, «пения» самок и самцов из разных популяций. Так, подвиды щеглов — седоголовый *Carduelis carduelis carduelis* и черноголовый *C. c. brevirostris* — имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны *Corvus corone comix* из крымской и североукраинской популяций, внешне неразличимые, отличаются карканьем.

При **физической (механической) изоляции** препятствием к скрещиванию являются различия в структуре органов размножения или просто разница в размерах тела. У растений такая форма изоляции возникает при приспособлении цветка к определенному виду опылителей.

Описанные формы изоляции, особенно в начальный период их действия, снижают, но не исключают полностью межпопуляционные скрещивания.

Генетическая (репродуктивная) изоляция создает более жесткие, иногда непреодолимые барьеры скрещиваниям. Она заключается в несовместимости гамет, гибели зигот непосредственно после оплодотворения, стерильности или малой жизнеспособности гибридов.

Иногда разделение популяции сразу начинается с генетической изоляции. К этому приводят полиплоидия или массивные хромосомные перестройки, резко изменяющие хромосомные наборы гамет мутантов по сравнению с исходными формами. Полиплоидия распространена среди растений (рис. 11.2). Разные виды плодовой мухи нередко различаются хромосомными перестройками. Гибриды от скрещивания близкородственных форм со сниженной жизнеспособностью известны для серой и черной ворон. Указанный фактор изолирует популяции этих птиц в Евразии (рис. 11.3). Чаше генетическая изоляция развивается вторично вследствие углубления морфологических различий организмов из популяций, длительно разобщенных другими формами изоляции — географической, биологической. В первом случае генетическая изоляция предшествует дивергенции признаков и начинает процесс видообразования, во втором — она его завершает.

Изоляция в процессе видообразования взаимодействует с другими элементарными эволюционными факторами. Она усиливает генотипические различия, создаваемые мутационным процессом и генетической комбинаторикой. Возникающие благодаря изоляции внутривидовые группировки отличаются по генетическому составу и испытывают неодинаковое давление отбора.

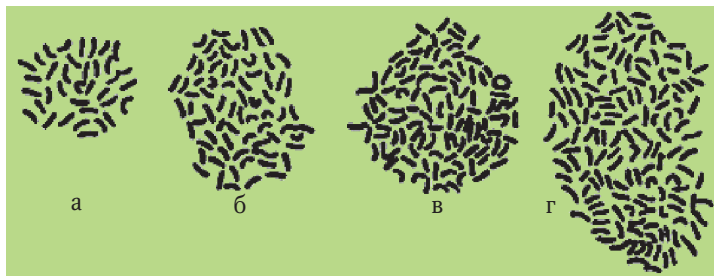


Рис. 11.2. Наборы хромосом в соматических клетках черного паслена *Solanum nigrum*: а – г — 36, 72, 108 и 144 хромосомы



Рис. 11.3. Сниженная жизнеспособность гибридов как фактор разделения популяций серой и черной ворон: 1 — ареал серой вороны; 2 — ареал черной вороны

11.4. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

В природных популяциях организмов, размножающихся половым способом, существует большое разнообразие генотипов и, следовательно, фенотипов. Благодаря индивидуальной изменчивости в условиях конкретной среды обитания приспособленность разных генотипов (фенотипов) различна. В эволюционном контексте **приспособленность** определяют как произведение жизнеспособности в данной среде, обуславливающей большую или меньшую вероятность достижения репродуктивного возраста, на репродуктивную способность особи. Различия между организмами по приспособленности, оцениваемой передачей аллелей следующему поколению, выявляются в природе с помощью **естественного отбора**. Главный результат отбора заключается не просто в выживании более жизнеспособных, а в относительном вкладе таких особей в генофонд дочерней популяции.

Необходимая предпосылка отбора — борьба за существование: конкуренция за пищу, жизненное пространство, партнера для спаривания. Естественный отбор происходит на всех стадиях онтогенеза организмов. На дорепродуктивных стадиях индивидуального развития, например в эмбриогенезе, преобладающим механизмом отбора служит **дифференциальная (избирательная) смертность**. В конечном итоге отбор обеспечивает **дифференциальное (избирательное) воспроизведение (размножение) генотипов**. Благодаря естественному отбору аллели (признаки), повышающие выживаемость и репродуктивную способность, накапливаются в ряду поколений, изменяя генетический состав популяций в биологически целесообразном направлении. В природных условиях естественный отбор осуществляется исключительно по фено-

типу. Отбор генотипов происходит вторично через отбор фенотипов, которые отражают генетическую конституцию организмов.

Как элементарный эволюционный фактор естественный отбор действует в популяциях. Популяция является **полем действия**, отдельные особи — **объектами действия**, а конкретные признаки — **точками приложения** отбора.

Эффективность отбора по качественному и количественному изменению генофонда популяции зависит от величины давления и направления его действия. **Величину давления отбора** выражают **коэффициентом отбора** S , который характеризует интенсивность устранения из репродуктивного процесса или сохранения в нем соответственно менее или более приспособленных форм по сравнению с формой, принятой за стандарт приспособленности. Так, если некий локус представлен аллелями A_1 и A_2 , то популяция по генотипам делится на три группы: A_1A_1 ; A_1A_2 ; A_2A_2 . Обозначим приспособленность этих генотипов W_0 , W_1 , W_2 . Выберем в качестве стандарта первый генотип, относительная приспособленность которого максимальна и равна 1. Тогда приспособленности других генотипов составят доли этого стандарта:

$$\begin{array}{ccc} \frac{A_1A_1}{W_0} & \frac{A_1A_2}{W_1} & \frac{A_2A_2}{W_2} \\ \text{или } W_0 / W_0 = 1, & W_1 / W_0 = 1 - S_1, & W_2 / W_0 = 1 - S_2. \end{array}$$

Величины S_1 и S_2 означают пропорциональное снижение в очередном поколении воспроизводства генотипов A_1A_2 и A_2A_2 сравнительно с генотипом A_1A_1 .

Отбор особенно эффективен в отношении доминантных аллелей при условии их полного фенотипического проявления и менее эффективен в отношении рецессивных аллелей, а также в условиях неполной пенетрантности. На результат отбора влияет исходная концентрация аллеля в генофонде. При низких и высоких концентрациях отбор происходит медленно. Изменение доли доминантного аллеля в сравнении с рецессивным приведено в табл. 11.1.

Таблица 11.1. Изменение доли доминантного аллеля в популяции при коэффициенте отбора 0,01

Возрастание, %	Число поколений
0,1–1	250
1–50	500
50–98	5000
98–99,9	90 000

В теории, упрощая ситуацию, допускают, что отбор через фенотипы действует на генотипы благодаря различиям в приспособительной ценности отдельных аллелей. В реальной жизни приспособительная ценность генотипов зависит от влияния на фенотип и взаимодействия всей совокупности генов. Оценка величины **давления отбора** по изменению концентрации отдельных аллелей технически часто невыполнима. Поэтому расчет проводят по изменению концентрации организмов определенного фенотипа.

Пусть в популяции присутствуют организмы двух фенотипических классов A и B в отношении $C_A/C_B = U_1$. Вследствие различий по приспособленности происходит естественный отбор (селекция), который изменяет соотношение особей с фенотипами A и B . В следующем поколении оно станет $C_A/C_B = U_2 = U_1 (1 + S)$, где S — коэффициент отбора. Отсюда $S = U_2/U_1 - 1$. При селективном преимуществе фенотипа A $U_2 > U_1$, а $S > 0$. При селективном преимуществе фенотипа B $U_2 < U_1$ и $S < 0$. Если приспособленность фенотипов A и B сопоставима, $U_2 = U_1$, а $S = 0$. В рассмотренном примере при $S > 0$ отбор сохраняет в популяции в ряду поколений фенотипы A и устраняет фенотипы B , при $S < 0$ имеет место обратная тенденция. Отбор, сохраняющий определенные фенотипы, по своему направлению является **положительным**, тогда как отбор, устраняющий фенотипы из популяции, — **отрицательным**.

В зависимости от результата различают стабилизирующую, движущую и дизруптивную формы естественного отбора (рис. 11.4). **Стабилизирующий отбор** сохраняет в популяции средний вариант фенотипа или признака. Он устраняет из репродуктивного процесса фенотипы, уклоняющиеся от сложившейся адаптивной «нормы», приводит к преимущественному размножению типичных организмов. Так, сотрудник одного из университетов США подобрал после снегопада и сильного ветра 136 оглушенных воробьев *Passer domesticus*. Из них 72 выживших воробья имели крылья средней длины, тогда как 64 погибшие птицы были либо длиннокрылыми, либо короткокрылыми. Стабилизирующая форма соответствует **консервативной роли естественного отбора**. При относительном постоянстве условий среды благодаря этой форме сохраняются результаты предшествующих этапов эволюции.

Движущий (направленный) отбор приводит к последовательному изменению фенотипа в определенном направлении, что проявляется в сдвиге средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления. При смене условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде.

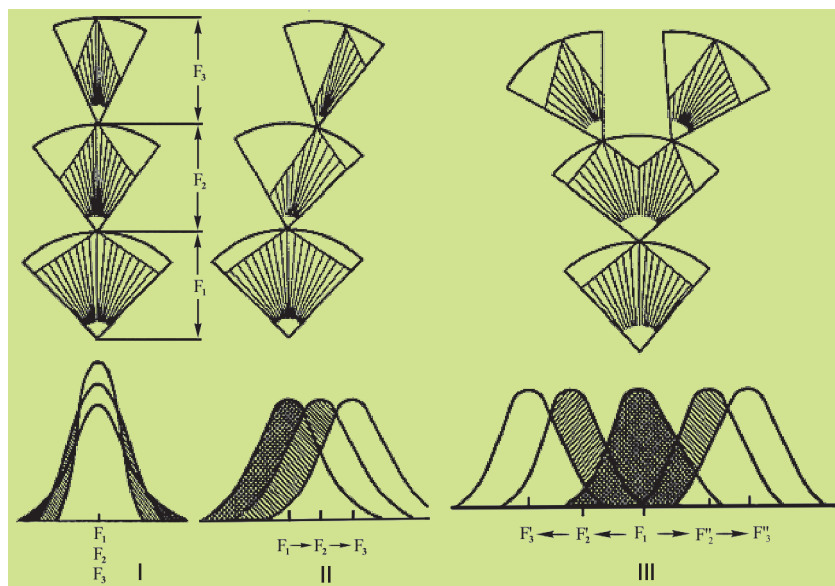


Рис. 11.4. Формы естественного отбора: I — стабилизирующая; II — движущая; III — дизруптивная; $F_1 - F_3$ — последовательные поколения особей

После того как новое значение признака придет в оптимальное соответствие условиям среды, движущая форма отбора сменяется стабилизирующей. Пример такого отбора — замещение в популяции гавани Плимут (Англия) крабов *Carcinus maenas* с широким гологрудным щитком животными с узким щитком в связи с увеличением количества ила.

Направленный отбор составляет основу искусственного отбора. Так, в одном эксперименте на протяжении ряда поколений из популяции шестинедельных мышей отбирали для скрещивания наиболее тяжелых и наиболее легких животных. Избирательное воспроизведение по признаку массы тела привело к образованию двух самостоятельных популяций, соответственно с возрастающей и убывающей массой тела (рис. 11-5). По окончании опыта, занявшего 11 поколений, ни одна из этих популяций не вернулась к первоначальной массе.

Дизруптивный (разрывающий) отбор сохраняет несколько разных фенотипов с равной приспособленностью. Он действует против особей со средним или промежуточным значением признаков. Так, в зависимости от преобладающего цвета грунта улитки одного и того же вида

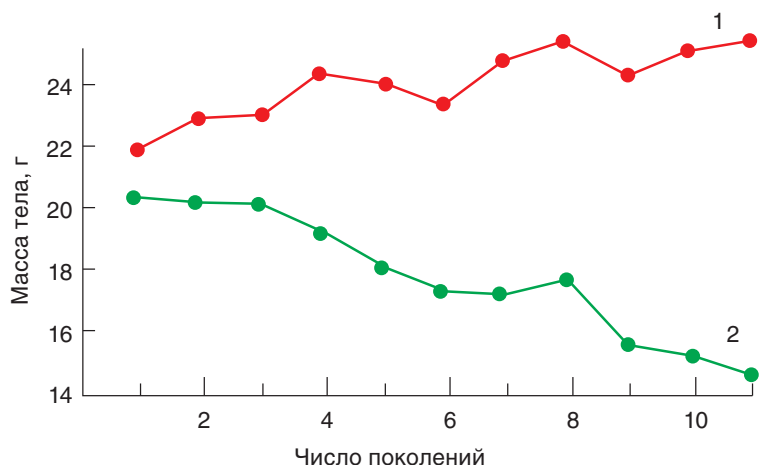


Рис. 11.5. Изменение массы тела мышей из двух популяций в последовательных поколениях вследствие отбора по этому признаку: 1 — тяжелые животные; 2 — легкие животные

могут приобретать разный цвет раковин (коричневой, желтой, розовой окраски), а в случае обитания на пестром грунте раковины их оказываются пестрыми. Дизруптивная форма отбора «разрывает» популяцию по определенному признаку на несколько групп. Она поддерживает в популяции состояние генетического полиморфизма (см. п. 11.7). В связи с этим отбор такого рода может быть назван диверсифицирующим, то есть создающим морфологическое и физиологическое многообразие.

Нередко разные мутации на фоне естественного отбора у одних и тех же видов организмов могут разными путями приводить к возникновению одинаковых адаптаций. Известно, что у насекомых — вредителей сельского хозяйства и переносчиков возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний резистентность к пестицидам может быть обусловлена как мутациями, приводящими к нарушению их проникновения через клеточные мембраны с использованием специфических мембранных рецепторов, так и мутациями, снижающими число мембранных рецепторов (рис. 11.6).

В зависимости от формы отбор сокращает масштабы изменчивости, создает новую или сохраняет прежнюю картину разнообразия. Как и другие элементарные эволюционные факторы, естественный отбор вызывает изменения в соотношении аллелей в генофондах популяций. Осо-

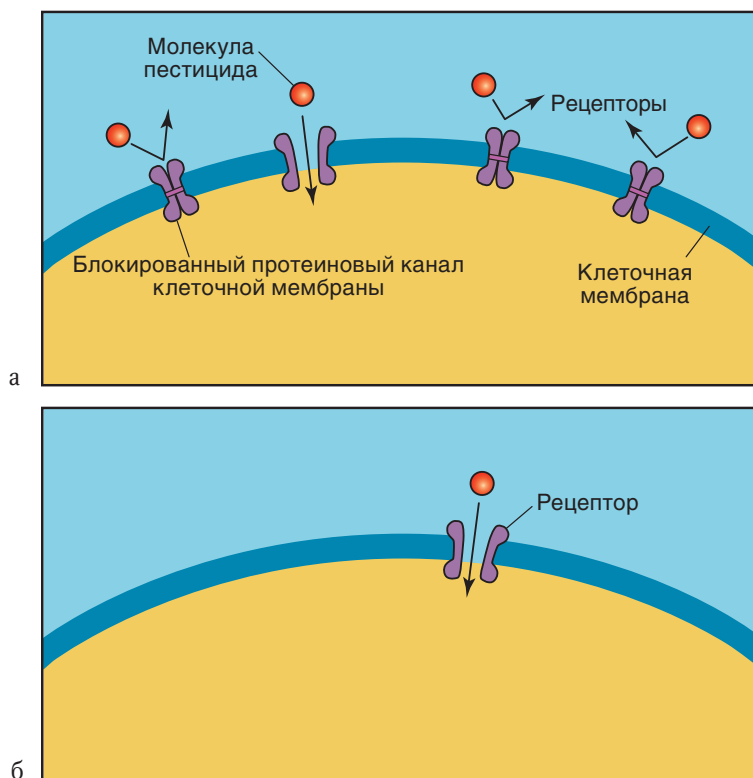


Рис. 11-6. Возникновение резистентности к пестицидам у насекомых за счет разных генетических механизмов: а — мутация гена *rnp* снижает проникновение пестицида через протеиновые каналы клеточной мембраны; б — мутация гена *Kdr* уменьшает количество протеиновых рецепторов клеточной мембраны

бенность его действия состоит в том, что эти изменения направлены. Отбор приводит генофонды в соответствие с критерием приспособленности. Он осуществляет обратную связь между изменениями генофонда и условиями обитания, накладывает на эти изменения печать биологической целесообразности (полезности). Естественный отбор действует совместно с другими эволюционными факторами. Поддерживая генотипическое разнообразие особей в ряду поколений, мутационный процесс, а также популяционные волны, комбинативная изменчивость создают для него необходимый материал.

Естественный отбор нельзя рассматривать как «сито», сортирующее генотипы по приспособленности. В эволюции ему принадлежит **творческая роль**. Исключая из размножения генотипы с малой приспособительной ценностью, сохраняя благоприятные генные комбинации разного масштаба, он преобразует картину генотипической изменчивости, складывающуюся первоначально под действием случайных факторов, в биологически целесообразном направлении. Результатом творческой роли отбора является процесс органической эволюции, идущей в целом по линии прогрессивного усложнения морфофизиологической организации (арогенез), а в отдельных ветвях — по пути специализации (аллогенез).

11.5. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ (ДРЕЙФ ГЕНОВ)

Мутации и комбинативная изменчивость, периодические колебания численности организмов, изоляция изменяют генофонды популяций случайным образом. Их совместное действие с естественным отбором в процессе видообразования придает биологической изменчивости в целом приспособительный характер. Выполнению отбором упорядочивающей роли препятствуют изменения частот аллелей, зависящие от случайных причин. Таковыми в данном случае являются причины, обуславливающие преимущественное размножение генотипов вне связи с их приспособительной ценностью. Так как динамика частот аллелей в генофондах последовательных поколений носит статистический характер (см. закон Харди–Вайнберга), размах случайных колебаний этого показателя возрастает по мере снижения численности особей в популяции.

Расчеты показывают, что при воспроизведении 5000 потомков родительской популяции с частотой некоего аллеля $p = 0,50$ колебания концентрации этого аллеля в 99,994% вариантов дочерних популяций в силу случайных причин (в отсутствие отбора по этому аллелю) не выйдут за пределы 0,48–0,52. Если же родительская популяция мала и воспроизводит 50 потомков, то размах случайных колебаний концентрации наблюдаемого аллеля в том же проценте вариантов дочерних популяций составит 0,30–0,70. Случайные, но не обусловленные действием естественного отбора колебания частот аллелей называют **генетико-автоматическими процессами, или дрейфом генов**.

При значительном размахе колебаний в последовательных поколениях создаются условия для потери популяцией некоторых аллелей и

закрепления других. В результате происходят гомозиготизация особей и **затухание изменчивости**. Предположим, что популяция состоит из четырех особей и имеет аллель с частотой $p = 0,125$. Это означает, что указанный аллель присутствует в генофонде данной популяции в единственном экземпляре у одной из особей, гетерозиготной по соответствующему локусу. Любое случайное стечение обстоятельств, исключающее такую особь из размножения (лесной пожар, выстрел охотника и т.п.), приведет к утрате аллеля. Генофонд дочерней популяции будет его лишен. Вероятность утраты составит $1/2$ в случае одного, $1/4$ — двух, $1/8$ — трех потомков у данной особи. В популяции из 4000 организмов при $p = 0,125$ минимум 500 особей имеют соответствующий аллель, причем в гомозиготном состоянии. Вероятность исключения всех этих особей из размножения в силу случайных обстоятельств ничтожно мала. Это гарантирует переход аллеля в генофонд следующего поколения и его сохранение.

Дрейф генов обуславливает утрату ($p = 0$) или закрепление аллелей в гомозиготном состоянии у всех членов популяции ($p = 1$) вне связи с их приспособительной ценностью. Он играет важную роль в формировании генофондов малочисленных групп организмов, изолированных от остальной части вида.

11.6. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Процесс образования видов осуществляется в результате взаимодействия элементарных эволюционных факторов. **Видообразование** в типичных случаях заключается в разделении первоначально единого вида на два или более новых. Это связано с возникновением межпопуляционных изоляционных барьеров и углублением различий между генофондами популяций под действием естественного отбора вплоть до генетической изоляции. Такой процесс, ведущий к увеличению числа видов, называют **дивергентным** или **истинным видообразованием**. Выделяют также **филетическое видообразование**. Оно заключается в постепенном превращении во времени одного вида в другой. Этот способ наблюдается, если изменения условий захватывают весь ареал. Известны примеры видообразования путем **гибридизации**. Перечисленные способы видообразования схематически изображены на рис. 11.7.

Существуют аллопатрический и симпатрический пути образования видов. При **аллопатрическом видообразовании**, называемом также географическим, препятствия к скрещиванию первично обусловлены

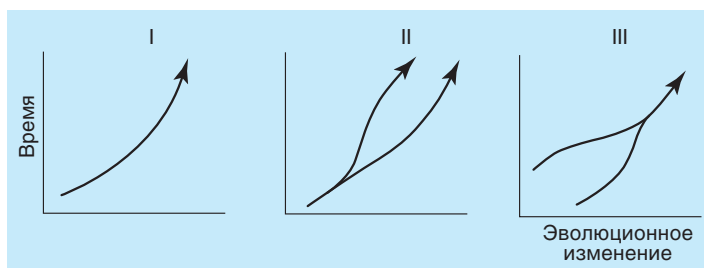


Рис. 11.7. Основные способы видообразования: I — филетическое; II — дивергентное (истинное); III — путем гибридизации

пространственным разобщением популяций. Генетическая изоляция развивается вторично. Так, некогда в Австралии существовал один вид попугайчиков рода *Pachycephala*. В условиях засушливого периода единый ареал разделился на западную и восточную зоны. Со временем особи двух популяций приобрели морфофизиологические и генетические различия, которые сделали невозможным скрещивание, когда ареал вновь стал общим. Произошло образование из одного предкового вида двух новых.

При **симпатрическом видообразовании** новый вид образуется внутри ареала исходного вида. С самого начала изоляция является генетической. Такое положение создается в результате полиплоидии вследствие нарушений нормального хода мейоза, при крупных хромосомных перестройках или межвидовой гибридизации. Аллопатрическое видообразование происходит медленно и дает виды, как правило, отличающиеся по морфофизиологическому критерию от вида-родоначальника. Симпатрический путь относительно быстрый и дает виды, близкие к исходному по морфофизиологическим показателям.

Большинство видов, особенно животных, возникают аллопатрическим путем. Симпатрическое видообразование на основе полиплоидии характерно для растений. Так, разные виды пшениц составляют ряд с наборами 14, 28, 42 хромосомы. В клетках дикого хлопчатника 26 хромосом, культурного — 52. Культурная слива возникла путем гибридизации терна с алычой. Пример гибридного вида — рябинокизилник, распространенный в лесах центральной Сибири. Симпатрический путь видообразования у паразитов часто связан с освоением популяцией новых хозяев. Анализ генного состава и межхромосомных различий между человеком и человекообразными обезьянами дает повод предположить, что разделение этих двух ветвей могло идти симпатрическим путем.

11.7. НАСЛЕДСТВЕННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ

Процесс видообразования с участием такого фактора, как естественный отбор, создает разнообразие живых форм, приспособленных к условиям обитания. Среди разных генотипов, возникающих в каждом поколении благодаря резерву наследственной изменчивости и рекомбинации аллелей, лишь ограниченное число обуславливает максимальную приспособленность к конкретной среде. Можно предположить, что дифференциальное воспроизведение этих генотипов в конце приведет к тому, что генофонды популяций будут представлены лишь «удачными» аллелями и их комбинациями. В итоге произойдет затухание наследственной изменчивости и повышение уровня гомозиготности генотипов.

В природных популяциях, однако, наблюдается противоположное состояние. Большинство организмов являются высокогетерозиготными. Отдельные особи гетерозиготны частично по разным локусам, что повышает суммарную гетерозиготность популяции. Так, методом электрофореза на 126 особях рачка *Euphausia superba*, представляющего главную пищу китов в антарктических водах, изучали 36 локусов, кодирующих первичную структуру ряда ферментов. По 15 локусам изменчивость отсутствовала. По 21 локусу имелось по 3–4 аллеля. В целом в этой популяции рачков 58% локусов были гетерозиготными и имели по 2 аллеля и более. В среднем у каждой особи было по 5,8% гетерозиготных локусов. Средний уровень гетерозиготности у растений составляет 17%, у беспозвоночных — 13,4%, у позвоночных — 6,6%. У человека этот показатель равен 6,7%. Столь высокий уровень гетерозиготности нельзя объяснить только мутациями в силу относительной их редкости.

Наличие в популяции нескольких равносуществующих генотипов в концентрации, превышающей по наиболее редкой форме 1%¹, называют **полиморфизмом**. **Наследственный полиморфизм** создается мутациями и комбинативной изменчивостью. Он поддерживается естественным отбором и бывает адаптационным (переходным) и гетерозиготным (балансированным).

Адаптационный полиморфизм возникает, если в различных, но закономерно изменяющихся условиях жизни отбор благоприятствует разным генотипам. Так, в популяциях двухточечных божьих коровок *Adalia bipunctata* при уходе на зимовку преобладают черные жуки, а вес-

¹ Наличие в популяции аллеля с частотой менее 1% может быть объяснено только мутациями и комбинативной изменчивостью, без влияния естественного отбора.

ной — красные (рис. 11.8). Это происходит потому, что красные формы лучше переносят холод, а черные интенсивнее размножаются в летний период.

Адаптационный полиморфизм по аллелям гена, отвечающего за синтез фермента лактатдегидрогеназы, позволяет североамериканским

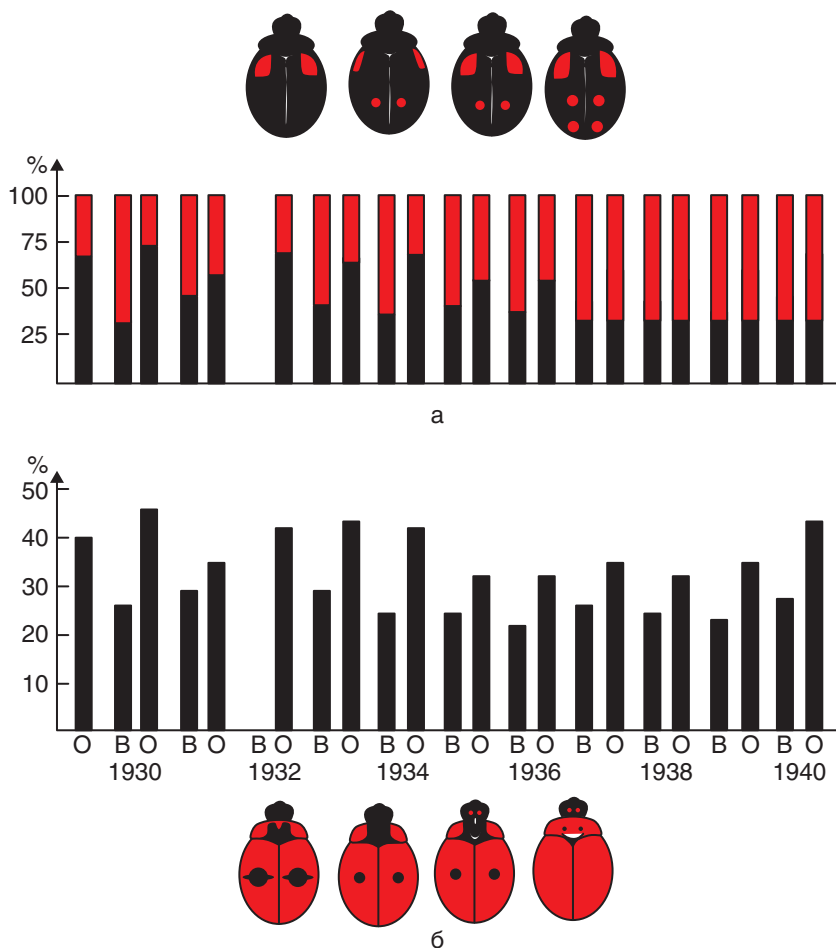


Рис. 11.8. Адаптационный полиморфизм у двухточечных божьих коровок: а — соотношение черной и красной форм при весеннем (В) и осеннем (О) сборе; б — частота доминантного аллеля черной окраски в весенней и осенней популяциях

рыбкам *Fundulus heteroclitus* выживать в широких диапазонах температур и заселять обширный ареал. При низких температурах один из аллелей отвечает за вариант фермента, осуществляющего свою функцию эффективнее другого. Кроме того, рыбы, обладающие этим вариантом фермента, способны перемещаться быстрее других и активнее избегать поедания хищниками (рис. 11.9).

Балансированный полиморфизм возникает, если отбор благоприятствует гетерозиготам в сравнении с рецессивными и доминантными гомозиготами. Так, в опытной численно равновесной популяции плодовых мух *Drosophila melanogaster*, содержащей поначалу много мутантов с более темными телами (рецессивная мутация *ebony*), концентрация последних быстро падала, пока не стабилизировалась на уровне 10% (рис. 11.10). Анализ показал, что в созданных условиях гомозиготы по мутации *ebony* и гомозиготы по аллелю дикого типа менее жизнеспособны, чем гетерозиготные мухи. Это и создает состояние устойчивого полиморфизма по соответствующему локусу.

Явление селективного преимущества гетерозигот называют **сверхдоминантностью**. Механизм положительного отбора гетерозигот различен. Правилом является зависимость интенсивности отбора от ча-

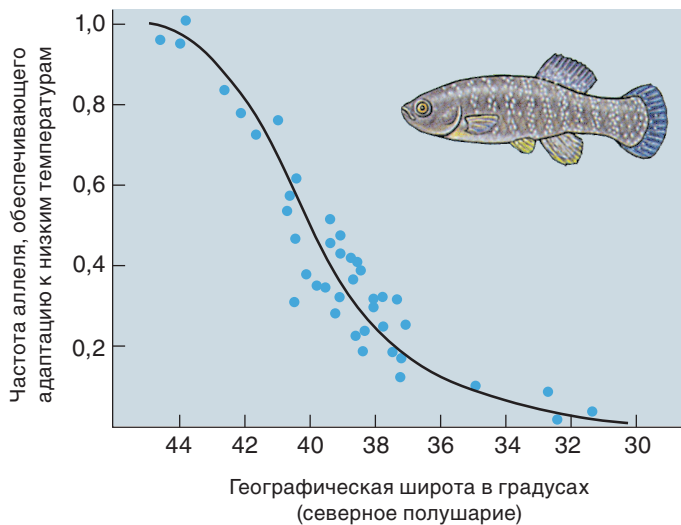


Рис. 11.9. График частоты встречаемости аллеля холодостойкости в зависимости от географической широты местообитания популяций рыбки *Fundulus heteroclitus*

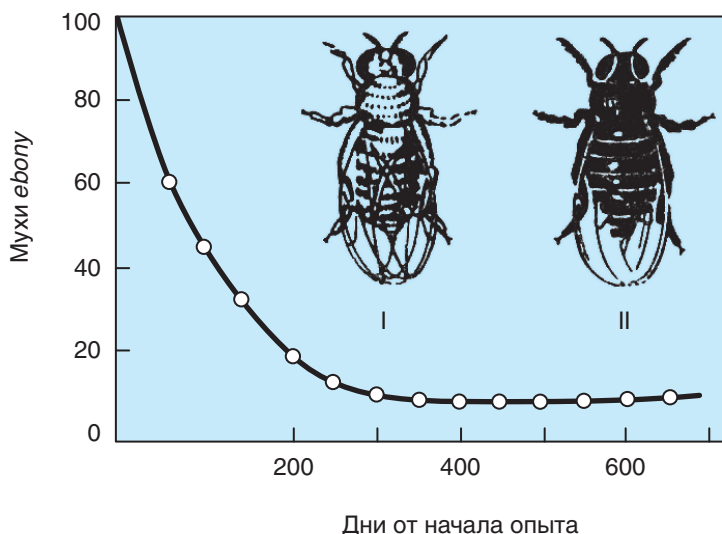


Рис. 11.10. Балансированный полиморфизм по локусу окраски тела в опытной популяции плодовых мух: I — серая муха (дикий тип); II — мутантная муха с черной окраской тела

стоты, с которой встречается соответствующий фенотип (генотип). Так, рыбы, птицы, млекопитающие предпочитают обычные фенотипические формы добычи, «не замечая» редких.

В качестве примера рассмотрим результаты наблюдений, выполненных на обыкновенной наземной улитке *Cepaea nemoralis*, раковина у которой бывает желтая, различных оттенков коричневого цвета, розовая, оранжевая или красная. На раковине может быть до пяти темных полос. При этом коричневая окраска доминирует над розовой, а они обе — над желтой. Полосатость — рецессивный признак. Улитки поедаются дроздами, использующими камень как наковальню, чтобы разбить раковину и добраться до тела моллюска. Подсчет числа раковин разной окраски вокруг таких «наковален» показал, что на траве или лесной подстилке, фон которых достаточно однороден, добычей птиц чаще оказывались улитки с розовой и полосатой раковиной. На пастбищах с грубыми травами или в живых изгородях с более пестрым фоном чаще поедались улитки, раковины которых были окрашены в светлые тона и не имели полос.

Самцы относительно редких генотипов могут иметь повышенную конкурентоспособность в борьбе за самок. Селективное преимущество

гетерозигот обусловлено также явлением гетерозиса. Повышенная жизнеспособность межлинейных гибридов отражает, по-видимому, результат взаимодействия аллельных и неаллельных генов в системе генотипов в условиях гетерозиготности по многим локусам. Гетерозис наблюдается в отсутствие фенотипического проявления рецессивных аллелей. Это сохраняет скрытыми от естественного отбора неблагоприятные и даже летальные рецессивные мутации.

В силу разнообразия факторов среды обитания естественный отбор действует одновременно по многим направлениям. При этом конечный результат зависит от соотношения интенсивности разных **векторов отбора**. Конечный результат естественного отбора в популяции зависит от наложения многих векторов отборов и контроторбов. Благодаря этому достигается одновременно и стабилизация генофонда, и поддержание наследственного разнообразия.

Балансированный полиморфизм придает популяции ряд ценных свойств, что определяет его биологическое значение. Генетически разнородная популяция осваивает более широкий спектр условий жизни, используя среду обитания более полно. В ее генофонде накапливается больший объем резервной наследственной изменчивости. В результате она приобретает эволюционную гибкость и может, изменяясь в том или ином направлении, компенсировать колебания среды в ходе исторического развития.

В генетически полиморфной популяции из поколения в поколение рождаются организмы генотипов, приспособленность которых неодинакова. В каждый момент времени жизнеспособность такой популяции ниже уровня, который был бы достигнут при наличии в ней лишь наиболее «удачных» генотипов. Величину, на которую приспособленность реальной популяции отличается от приспособленности идеальной популяции из «лучших» генотипов, возможных при данном генофонде, называют **генетическим грузом**. Генетический груз — неизбежное следствие генетического полиморфизма, своеобразная плата за экологическую и эволюционную гибкость.

11.8. АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Наряду с общей приспособленностью, зависящей от генотипа в целом и измеряемой выживаемостью и успехом в размножении, в процессе эволюции возникают **приспособления**, или **адаптации**, для решения **организмом экологических задач**, предъявляемых средой обитания.

Отдельные адаптации — это постоянно возникающие в процессе развития жизни, изменяющиеся, самосовершенствующиеся, иногда исчезающие, эволюционно обусловленные приспособления к конкретным факторам среды. В результате выработки адаптации достигается **состояние адаптированности**, или соответствия морфологии, физиологии, поведения организмов занимаемым ими экологическим нишам. Под **экологической нишей** понимают всю совокупность условий среды и образа жизни данного организма.

Процесс выработки адаптации происходит постоянно. В него вовлечены многие признаки организма. Эволюция птиц от рептилий включала, например, последовательные изменения костей, мышц, покровов, конечностей. Увеличение грудины, перестройка гистологической структуры костей, придавшей им наряду с прочностью легкость, развитие оперения, обусловившего лучшие аэродинамические свойства и терморегуляцию, превращение пары конечностей в крылья обеспечило решение проблемы полета. У некоторых представителей птиц впоследствии развились приспособления к наземному или водному образу жизни (страус, пингвин). Вторичные адаптации захватили также ряд признаков: крылья пингвинов, например, больше похожи на плавники, а их покровы стали водонепроницаемы.

Одна экологическая задача может решаться путем выработки разных адаптаций. Так, средством термоизоляции у медведей, песцов является густой мех, а у китообразных — жировой подкожный слой.

Адаптации возникают в ответ на конкретную экологическую задачу. В силу этого они всегда относительны. Относительность адаптации заключается в ограниченности их приспособительного значения определенными условиями обитания. Так, приспособительная ценность пигментированности бабочек березовых пядениц по сравнению со светлыми формами очевидна лишь на закопченных стволах деревьев. Приведенный пример показывает также, что о степени адаптивности признака можно судить, лишь сравнив два его разных состояния.

Приспособление образуется только при наличии в генофонде вида наследственной информации, позволяющей изменить структуру и функции в требуемом направлении. Так, млекопитающие и насекомые используют для дыхания соответственно легкие и трахею, которые развиваются из разных зачатков под контролем разных генов. Нередко основу нового приспособления составляет предсуществующая структура. Последняя выполняла другие функции, но изменилась в таком направлении и до такой степени, что смогла взять на себя новые функции.

Наличие структур, способных расширить или изменить круг функций, называют **преадаптацией**. Например, когда-то у рыб, обитавших в мелководных водоемах со стоячей и бедной кислородом водой, появились полые выросты в передней части пищевода и мускулистые плавники. Первая структура способствовала решению задачи дыхания, а вторая — перемещения по грунту. Они позволили некоторым рыбам покидать на время водоемы. Первоначально такие выходы совершались, видимо, в дождливые дни или влажные ночи. Именно так делает в настоящее время американский сомик-кошка *Ictalurus nebulosus*. Впоследствии эти структуры развились в легкие и конечности наземных животных. К адаптации иногда приводит новая мутация. Включившись в систему генотипа, она изменяет фенотип в направлении более эффективного решения экологических задач. Этот путь возникновения адаптации называют **комбинативным**.

Есть несколько классификаций адаптации. По **механизму действия** выделяют приспособления пассивной защиты (высокая плодовитость; покровительственная, отпугивающая окраска), активной защиты, перемещения и добывания пищи (совершенствование аппарата движения, нервной системы, органов чувств; развитие средств нападения у хищников), к общественному образу жизни (см. разделение «труда» у пчел), к сожительству с другими организмами (симбиоз, паразитизм).

В зависимости от **характера изменения** различают адаптации с усложнением или упрощением морфофизиологической организации. Последнее типично для паразитов. По **масштабу** приспособления делят на специализированные и общие. С помощью специализированных адаптаций организм решает конкретные задачи в узкоограниченных условиях жизни вида. К примеру, особенности строения языка муравья таковы, что обеспечивают питание муравьями. Общие адаптации позволяют решать многие задачи в широком спектре условий среды. К ним относят внутренний скелет позвоночных и наружный членистоногих, гемоглобин как переносчик кислорода и др.

При наличии таких адаптаций осваиваются разнообразные экологические ниши. Они обеспечивают значительную экологическую и эволюционную пластичность и обнаруживаются у представителей крупных таксонов организмов. Так, первичный роговой покров предковых форм рептилий в процессе исторического развития дал покровы современных рептилий, птиц, млекопитающих. Масштаб приспособления выявляется в ходе эволюции той группы организмов, у которой оно возникло впервые.

11.9. ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ

Биологическая целесообразность организации живых существ проявляется в гармонии между морфологией, физиологией, поведением организмов разных видов и средой их обитания. Она заключается также в удивительной согласованности строения и функций отдельных частей и систем самого организма. Сторонники теологического объяснения происхождения жизни видели в биологической целесообразности проявление мудрости Творца природы, будь то Бог или абстрактный разум.

Теологическое объяснение биологической целесообразности исходит из принципа «конечной цели», согласно которому жизнь развивается направленно в силу внутренне присущего стремления к известной цели.

Со времен Ж.-Б. Ламарка существуют гипотезы, связывающие целесообразность в мире жизни с принципом биологического соответствия ответа организмов на изменения во внешних условиях и наследованием таких **благоприобретенных признаков**. Убедительным доказательством в пользу целесообразности изменений под влиянием среды долго признавался факт «привыкания» микроорганизмов к лекарственным препаратам — сульфаниламидам, антибиотикам. Опыт В. и Э. Ледербергов показал, что это не так. Схема опыта приведена на рис. 11.11.

В чашке Петри на поверхности твердой питательной среды (1) микроорганизм образует колонии. Специальным штампом отпечаток всех колоний переносили на среду (2) со смертельной дозой антибиотика (3). Если в таких условиях вырастала хотя бы одна колония, то она происходила от микробов, также устойчивых к данному препарату. В отличие от других колоний первой чашки Петри (4) она давала рост в пробирке с антибиотиком (5). Если число исходных колоний было велико, то среди них, как правило, находилась и устойчивая.

Таким образом, речь идет не о направленном приспособлении микроорганизма, а о состоянии преадаптации. Оно обусловлено наличием в геноме микроорганизма аллеля, блокирующего действие антибиотика. В одних случаях «устойчивые» бактерии образуют фермент, разрушающий лекарственное вещество, в других — стенка клетки непроницаема для препарата. Появлению штаммов микроорганизмов, устойчивых к лекарственным препаратам, способствует неправильная тактика врачей, которые, желая избежать побочных эффектов, назначают низкие, для бактерий сублетальные, дозы препаратов.

Появление форм, резистентных к ядам, наблюдается также у насекомых и млекопитающих. Это явление имеет сходную основу: среди мутантных организмов находится устойчивая форма, которая подвергается положительному отбору в условиях действия отравляющего вещества. Например, устойчивость крыс к варфарину, используемому для их уничтожения, зависит от присутствия в генотипе определенного доминантного аллеля. Возможность прямого, непосредственного приспособления организмов к среде обитания допускалась некоторыми биологами еще в 40–50-х гг. прошлого столетия.

Биологическая целесообразность строения и функций организмов складывается в процессе развития жизни. Она представляет собой **историческую категорию**. Об этом свидетельствует смена типов организаций, занимающих господствующее положение в органическом мире планеты. Так, господство амфибий на протяжении почти 75 млн лет сменилось господством рептилий, затянувшимся на 150 млн лет. В периоды господства любой группы обычно случается несколько волн вымирания. Они изменяют относительный видовой состав соответствующего крупного таксона, например класса.

Проявление адаптации и биологической целесообразности в целом объясняется действием в природе естественного отбора. Из множества случайных мутаций он сохраняет и накапливает наследственные изменения, имеющие приспособительную ценность. Это объяснение позволяет понять, почему биологическая целесообразность, если ее рассматривать в пространстве и времени, является относительным свойством живых существ. Становится также ясным, почему в конкретных

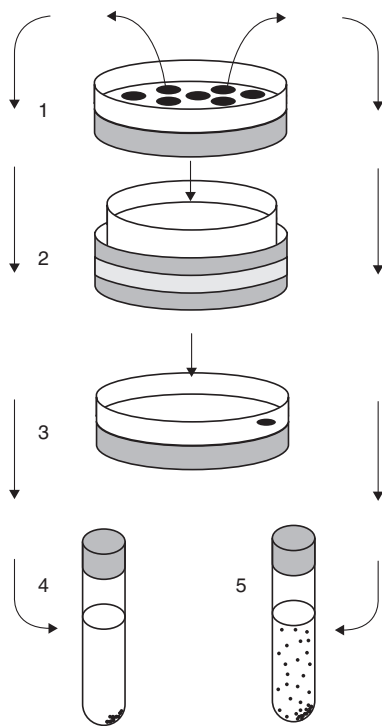


Рис. 11.11. Схема опыта, опровергающего гипотезу непосредственного приспособления микроорганизмов к среде с антибиотиком (пояснение в тексте)

условиях обитания отдельные приспособления достигают лишь той степени развития, которая достаточна для выживания в сравнении с приспособлениями конкурентов.

Вопросы для самоконтроля

1. Охарактеризуйте роль мутаций и популяционных волн в эволюции.
2. Какова роль изоляции в эволюции?
3. Какие формы естественного отбора известны и как они влияют на аллелофонды популяций?
4. В популяциях каких размеров отчетливо проявляется дрейф генов?
5. Что называется генетическим полиморфизмом и каково его значение в эволюции?