

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Методические указания по выполнению лабораторных работ

Направление подготовки
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура

Профиль подготовки
Аквакультура

Саратов 2016

УДК 575.8
ББК 74.264
П88

Рецензенты:

Профессор, д.м.н. профессор кафедры «Земельного и экологического права» ФГБОУ
ВПО «СГЮА»
Махонько Н.И.

П88 Теория эволюции: методические указания для студентов II курса
направления подготовки 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура / Сост.:
И.А. Ерофеева // ФГОУ ВО «Саратовский ГАУ». – Саратов, 2016. – 121 с.

Методические указания для лабораторных занятий по дисциплине «Теория эволюции» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для студентов направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура». Методические указания содержат основные законы и закономерности эволюционной теории. Направлен на формирование у студентов знаний об основных закономерностях эволюции органического мира, на применение этих знаний для понимания процессов, происходящих в природе, для решения экологических проблем.

УДК 575.8
ББК 74.264

© Ерофеева И.А., 2016
© ФГОУ ВО «Саратовский ГАУ», 2016

Введение

Теория эволюции является одной из важнейших биологических теорий и естествознания в целом, объясняющей целесообразность строения и приспособленность биологических систем, закономерности их исторического развития, организацию и разнообразие органических форм систем в прошлом и настоящем.

В последние годы теория эволюции испытывала ускоренное изменение и развитие в связи с появлением в естественнонаучной практике новых экспериментальных данных и методологических приемов ее изучения. Она представляет собой синтез достижений дарвинизма, ботаники, зоологии, молекулярной биологии и генетики, экологии, биогеоценологии и других наук. Это наука об общих законах развития органической природы, методологическая основа всех специальных биологических дисциплин.

Целью преподавания теории эволюции является формирование у студентов четкого представления о факторах, движущих силах и закономерностях эволюционного процесса, материалистического мировоззрения, связи теории эволюции с избранной ими специальной областью биологии.

Методические указания ориентированы на формирование у студентов ключевых компетенций, связанных с пониманием основных понятий и законов эволюции. Для решения профессиональных задач, использованием навыков оценки и прогноза влияния профессиональной деятельности на состояние окружающей среды.

Данные материалы предназначены для студентов биологических специальностей высших учебных заведений сельскохозяйственного профиля. Оно может служить пособием для лиц, самостоятельно изучающих основы эволюции.

ТЕМА 1. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ

Цель: изучить основные эволюционные идеи

Эволюционные идеи – представления об историческом развитии наблюдаемого разнообразия жизни – возникали еще тысячелетия назад. Все более обогащаясь фактами с прогрессом естествознания, они привели в конце XVIII в. к формированию революционного учения – теории эволюции Ч. Дарвина. Для понимания современного состояния и проблем эволюционного учения необходимо знание основных исторических этапов формирования эволюционизма. Таких этапов, по существу, лишь два – додарвиновский и дарвиновский.

Представления об изменяемости окружающего мира, и в том числе живых существ, впервые сложились у ряда античных философов. Среди них Гераклит Эфесский (конец VI - начало V в. до н.э.) известен как создатель концепции вечного движения и изменяемости всего существующего. По представлениям Эмпедокла (ок. 490 - ок. 430 до н.э.), организмы сформировались из первоначального хаоса в процессе случайного соединения отдельных структур, причем неудачные варианты (уроды) погибали, а гармоничные сочетания сохранялись (своего рода наивные представления об отборе как направляющей силе развития). Автор атомистической концепции строения мира Демокрит (ок. 460 - ок. 370 До н.э.) полагал, что организмы могут приспосабливаться к изменениям внешней среды. Тит Лукреций Кар (ок. 95-55 До н.э.) в своей знаменитой поэме "О природе вещей" высказал мысли об изменяемости мира и самозарождении жизни.

Аристотель (384-322 до н.э.) считал о единстве плана строения высших животных (сходство строения соответствующих органов у разных видов было названо Аристотелем "анalogией"), о постепенном усложнении ("градации") строения в ряду организмов.

Средние века стали временем затянувшегося застоя в развитии естественноисторических представлений. Господствовавшие догматические формы религиозного мировоззрения не допускали идеи изменяемости мира. Соответствующие представления античных философов были преданы забвению. Возможности для развития эволюционных идей появились лишь после эпохи Возрождения (XV-XVI вв.), когда европейская наука сделала значительные шаги вперед в познании окружающего мира.

Постепенно были накоплены многочисленные данные, говорившие об удивительном разнообразии форм организмов. Эти данные нуждались в систематизации. Важный вклад в этой области был сделан знаменитым шведским естествоиспытателем К.Линнеем (1707-1778), которого справедливо называют создателем научной систематики организмов. Следует отметить, что Линней последовательно придерживался точки зрения о неизменности видов, созданных Творцом.

Креационизм - основанным на религиозных догмах о неизменности созданного Творцом мира и получившим название "креационизм" (от лат. creatio - созидание, порождение).

Постепенно начали вновь формироваться представления об изменяемости мира и, в частности, о возможности исторических изменений видов организмов. Эти представления именовались "трансформизмом" (от лат. transformatio - преобразование). Наиболее яркими представителями трансформизма были естествоиспытатели и философы Р. Гук (1635-1703), Ж.Ламеттри (1709-1751), Ж.Бюффон (1707-1788), Д

Дидро (1713-1784), Эразм Дарвин (1731-1802), И.В.Гёте (1749-1832), Э.Жоффруа Сент-Илер (1772-1844).

Честь создания первых эволюционных теорий принадлежит великим естествоиспытателям XIX в. Ж.Б.Ламарку (1744-1829) и Ч.Дарвину (1809-1882). Эти две теории почти во всем противоположны: и в своей общей конструкции, и в характере доказательств, и в основных выводах о причинах и механизмах эволюции, и в своей исторической судьбе.

Задание 1. Поясните мысль, высказанную К. Линнеем: "Система – это ариадная нить ботаника, без нее гербарное дело превращается в хаос". Рассмотрите схему (рис. 1) классификации растений, предложенную К. Линнеем. Установите, какие логические операции использовал К. Линней для классификации растений. Объясните, почему к классу тайнобрачных (24) К. Линней отнес растения с невыясненным способом размножения – мхи и папоротники. Какие ошибки допущены в классификации растений?

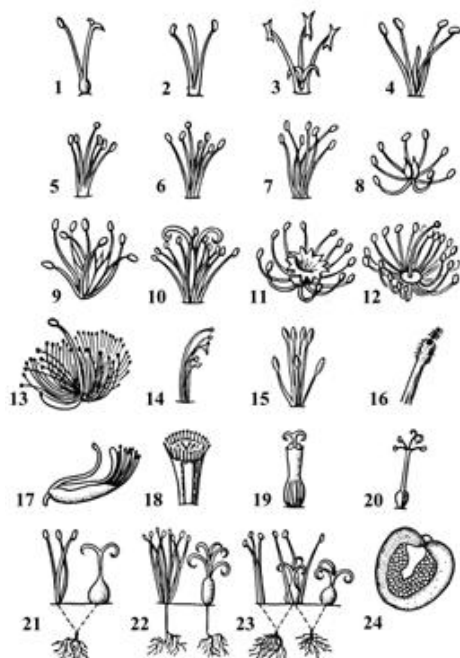


Рис.1. Схема классификации растений по Линнею.

24 класса: 1-10 – одно-десятитычиночные, 11-13 – многотычиночные, 14 – двусильные, 15 – четырехсильные, 16 – однобратственные, 17 – двубратственные, 18 – многобратственные, 21 – однодомные, 22 – двудомные, 23 – многобрачные, 24 – тайнобрачные

Задание 2. Познакомьтесь с классификацией животных, предложенных К. Линнеем, Ш. Бонне и Ж.Б. Ламарком. Определите сколько признаков положено в основу классификации. Насколько правомерно такое деление организмов? Отметьте правильно выделенные группы и ошибки, допущенные в классификации животных.

Лестница существ от растений до человека Ш. Бонне: Человек – Четвероногие животные – Птицы – Рыбы – Змеи – Слизни. Раковинные – Насекомые – Растения
Принцип градации в зоологической системе Ж.Б. Ламарка: I – 1 Инфузории. 2 Полипы; II – 3 Лучистые. 4 Черви; III – 5 Насекомые. 6 Паукообразные. 7 Ракообразные; IV – 8 Кольчатые черви. 9 Усоногие. 10 Моллюски; V – 11 Рыбы. 12 Рептилии; VI – 13 Птицы. 14 Млекопитающие

Классификация животных по К. Линнею: III ступень – Черви (6). Насекомые (5) (холодная белая жидкость вместо крови); II ступень – Рыбы (4). Гады (3) (сердце с одним желудочком, кровь красная и холодная); I ступень – Птицы (2). Четвероногие (1) (сердце с двумя желудочками, кровь красная и горячая).

Задание 3. Сравните высказывания К. Линнея и его современника натуралиста Б. де Майе (1696-1738): «Творец природы, создавая виды, наложил на свои создания вечный закон: плодиться и размножаться, воспроизводя себе подобных. Правда, во многих случаях он наделил их правом на некоторые отклонения во внешнем виде, но не на превращение одного вида в другой» (К. Линней, 1737). «Кто может сомневаться в том, что от летающих рыб произошли наши птицы? Превращению гусеницы в бабочку в тысячу раз труднее было бы поверить, чем превращению рыбы в птиц, если бы эта метаморфоза не происходила каждодневно у нас на глазах... пусть сто миллионов погибнет, будучи неспособным приспособиться, достаточно, если это удастся двум для того, чтобы произошел (новый) вид» (Б. де Майе, 1748). 4. Как вы думаете, можно ли, придерживаясь взглядов Ж.Б. Ламарка о роли упражнения и неупражнения органов в эволюции, объяснить происхождение таких приспособлений организмов, как покровительственная окраска у зайца или зеленого кузнечика, наличие волосяного или перьевого покрова у животных и т.п. ?

Задание 4. «Твердо помнить должно, что видимые телесные на земле вещи и весь мир не в таком состоянии были с начала от создания, как ныне находим, но великие происходили в нем перемены, что показывает история и древняя география, с нынешней снесенная, и случающиеся в наши века перемены земной поверхности... Итак, напрасно многие думают, что все, как видим, с начала творцом создано» (М.В. Ломоносов). Что вы можете сказать на основании этого высказывания М.В. Ломоносова о его взглядах на природу?

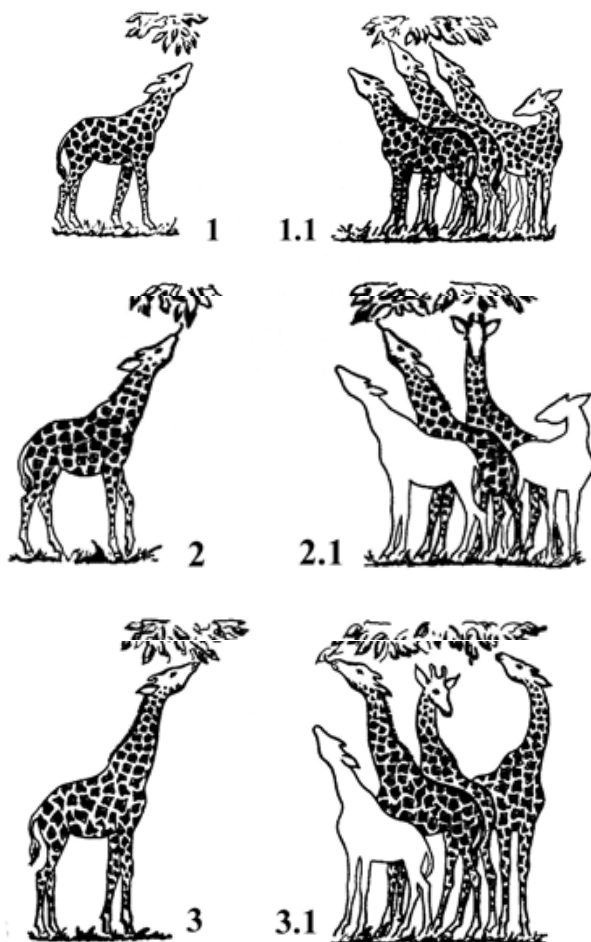


Рис. 2. Развитие длинной шеи у жирафа (1-3 по Ламарку, 1.1. – 1.3. по Дарвину).

Задание 5. Используя рисунок 2, попытайтесь объяснить возникновение такого приспособления, как длинная шея жирафа, по Ламарку (1-3) и Дарвину (1.1-3.1). Выполните подписи под каждым из рисунков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Даждо, Р.* Основы экологии / Даждо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрѐ, Ф.* Экология / Дрѐ, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 2. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Цель: изучить доказательства эволюции

Главнейшими из методов изучения (доказательств) эволюционного процесса, представляемых биологическими дисциплинами, являются:

- палеонтологические – ископаемые переходные формы (формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп), палеонтологические ряды (ряды ископаемых форм, связанные друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза), последовательность ископаемых форм, изучение смены флор и фаун, эволюции экосистем;
- биогеографические – сравнение флор и фаун, особенности распространения близких форм, островные формы, прерывистое распространение, реликты (отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох);
- морфологические – гомология органов (органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции), рудиментарные органы (органы или структуры сравнительно недоразвитые и утратившие основное значение в процессе эволюции), атавизмы (органы или структуры, не несущие каких-либо функций для вида, встречающиеся лишь у отдельных особей, но хорошо развитые у предковых форм), сравнительно-анатомические ряды;
- эмбриологические – зародышевое сходство (чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами), принцип рекапитуляции (в процессе онтогенеза повторяются - рекапитулируют - многие черты строения предковых форм);
- экологические; генетические; методы систематики; методы биохимии и молекулярной биологии.

Задание 1. Рассмотрите в качестве конкретного примера гомологичных органов особенности строения скелета наземных позвоночных (рис. 3).

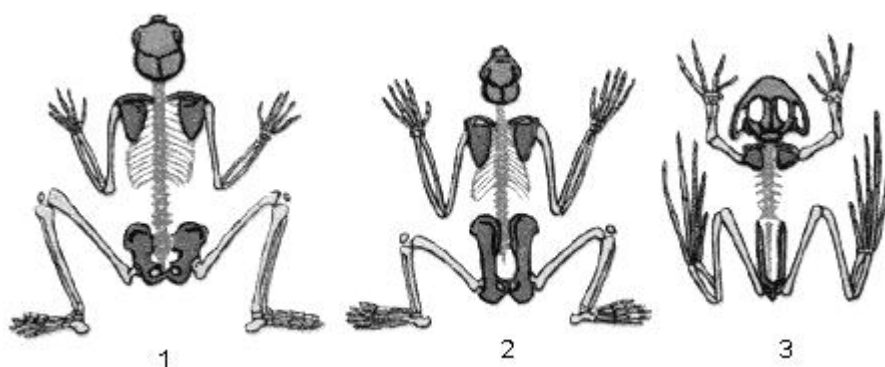


Рис. 3. Общий план строения скелета лягушки, человека, шимпанзе

Задание 2. Как объяснить с позиций основных генетических закономерностей существование у многих организмов рудиментарных органов и появление атавизмов? Приведите примеры.

Задание 3. Одним из доказательств эволюции является единство органического мира, в котором существует ряд организмов, занимающих промежуточное положение между крупными систематическими группировками – переходные формы. На рисунке 4 представлены некоторые из ныне существующих переходных форм организмов. Познакомьтесь с данными организмами и укажите в их строении признаки разных типов организации.

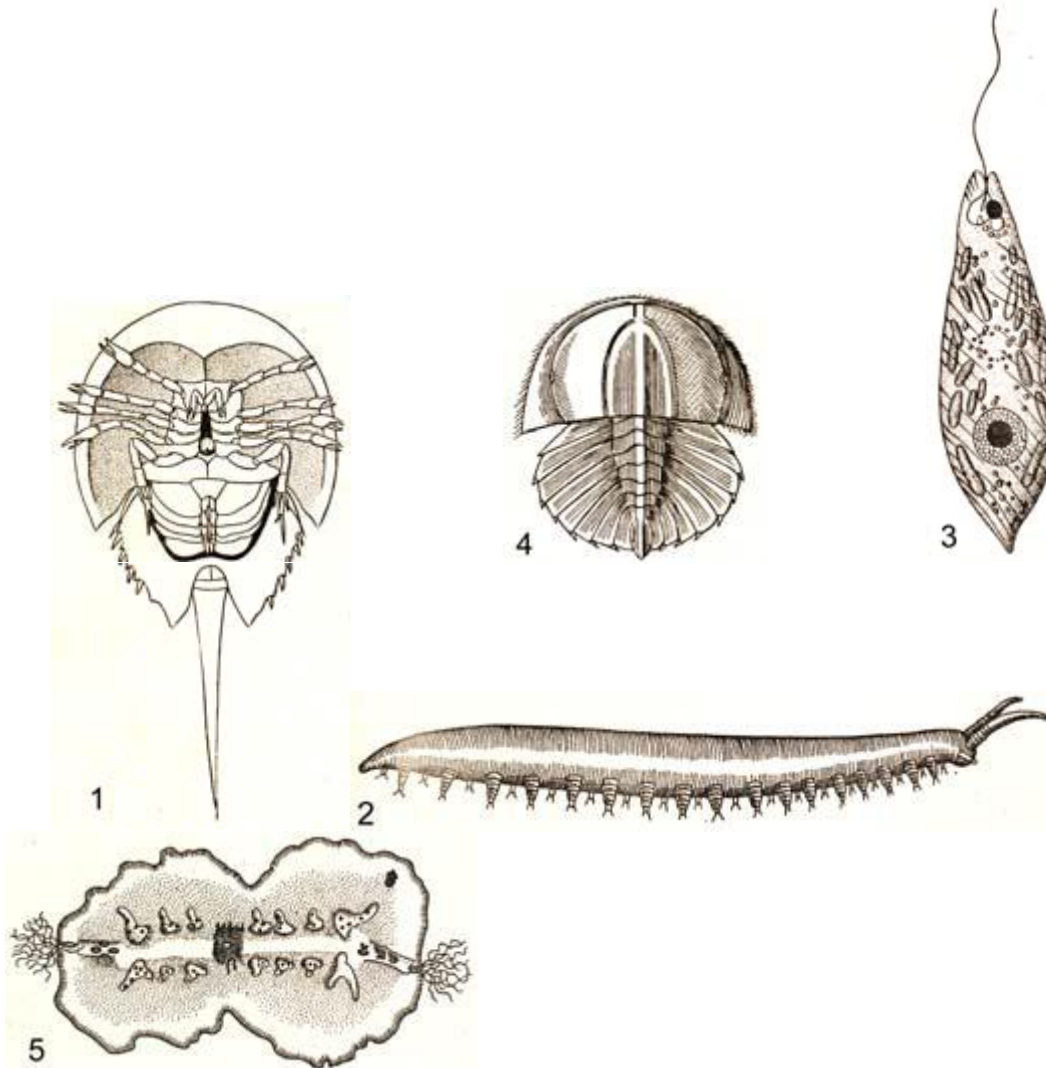


Рис. 4. Ныне существующие переходные формы: 1. Мечехвост – занимает промежуточное положение между членистоногими и ископаемыми трилобитами; 2 – Перипатус – сочетает признаки членистоногих и кольчатых червей; 3 – Эвглена – сочетает признаки растений и животных; 4 – личинка мечехвоста, похожая на личинку трилобита; 5 – ползающий гребневик - считает признаки кишечнополостных и плоских червей

Здание 4. Видный английский анатом Р. Оуэн (1804-1892), впервые четко определивший понятия «аналогия» и «гомология» (1843), считал, что гомология – следствие идеи, идеального плана, «прототипа» (рис. 5), причем единство плана строения приводит, по Оуэну, к выводу «о единстве разума, задумавшего его». В чем

состоит идеалистический и метафизический характер подобного объяснения? Как с позиций теории эволюции раскрыть сущность понятия «единство плана строения»?

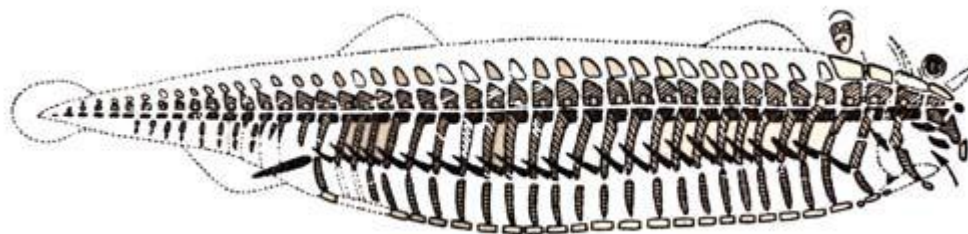


Рис 5. Прототип позвоночного животного (по Оуэну, 1846)

Задание 5. Во время кругосветного плавания Ч. Дарвин обнаружил в Южной Америке находки скелетов ископаемого гигантского ленивца, сходные со скелетами ныне живущих видов, выявил черты различия в видовом составе фауны Северной и Южной Америки и отметил высокий процент эндемиков среди птиц и рептилий Галапагосского архипелага. О чем свидетельствуют данные факты?

Задание 6.

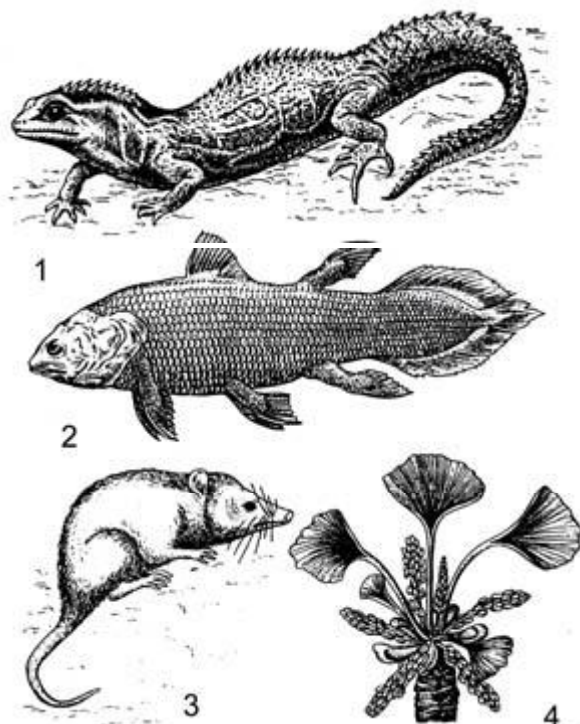


Рис. 6. Реликтовые организмы

О флоре и фауне далекого прошлого Земли свидетельствуют реликтовые формы. Среди животных одной из наиболее ярких реликтовых форм является гаттерия – единственный представитель целого подкласса рептилий. В ней отражены черты рептилий живших на Земле в мезозое. Другой известный реликт – кистеперая рыба латимерия, сохранившаяся малоизмененной с девона. Среди растений реликтом может считаться гинкго. Облик этого растения дает представление о древесных формах, вымерших в юрском периоде. Познакомьтесь с рисунком 6, какими цифрами обозначен опоссум, гетерия, гинкго, латимерия.

Задание 7. Изучение эмбрионального развития высших, наземных позвоночных показало, что у них закладываются и достигают известного уровня развития некоторые органы, не имеющие у взрослого животного никакого значения, но вполне сходные с органами, характеризующими взрослых рыб. Рассмотрите рисунок 17 и ответьте, о чем свидетельствует факт закладки частей жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных?

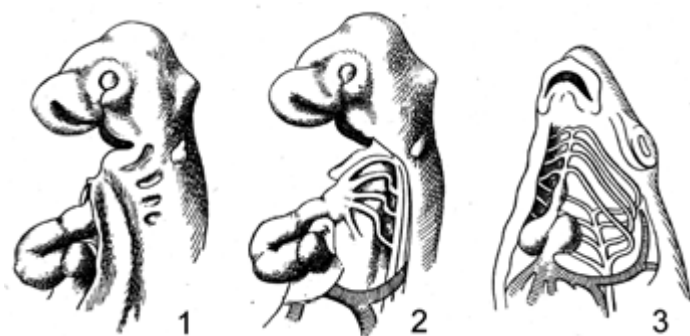


Рис. 7. Жаберный аппарат зародыша курицы и костистой рыбы.

1. Зародыш курицы
2. Зародыш курицы с удаленными покровами
3. Жаберные дуги курицы

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

6. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
7. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
8. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
9. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
10. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

14. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
15. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
16. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
17. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
18. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
19. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
20. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
21. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
22. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.

ТЕМА 3. ЭВОЛЮЦИЯ, КАК ОБЪЕКТИВНЫЙ ПРОЦЕСС

Цель работы: изучать основные закономерности эволюции

С момента возникновения жизни органическая природа находится в непрерывном развитии. Процесс эволюции длится уже сотни миллионов лет, и его результатом является то разнообразие форм живого, которое во многом до конца еще не описано и не классифицировано. Формы живого служат и продуктом и объектом эволюции, т.е. представляют фактическую основу для изучения процесса эволюции.

Отрицание возможности самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития органической природы и жизни в прошлом из неорганической материи. В проблеме возникновения биологического обмена на Земле еще много неясного. Занесена ли жизнь на Землю или она здесь возникла, прошел ли биологический обмен через коацерватное состояние или первоначально возникает генетический код, почему некоторые редкие элементы в земной коре (молибден, магний) стали играть большую роль в биологическом обмене, чем обычные элементы (кремний, кальций)? Подобных вопросов много, они ждут своего объяснения. Но научно достоверной остается возможность возникновения жизни из неорганического вещества посредством действия физических факторов среды и действия предбиологического отбора.

Задание 1. Познакомьтесь с основными этапами химической эволюции (рис. 8). Почему если хотя бы один из этих этапов естественного пути (на основании законов природы) окажется «не пройденным», то возникновение пробионта окажется невозможным?

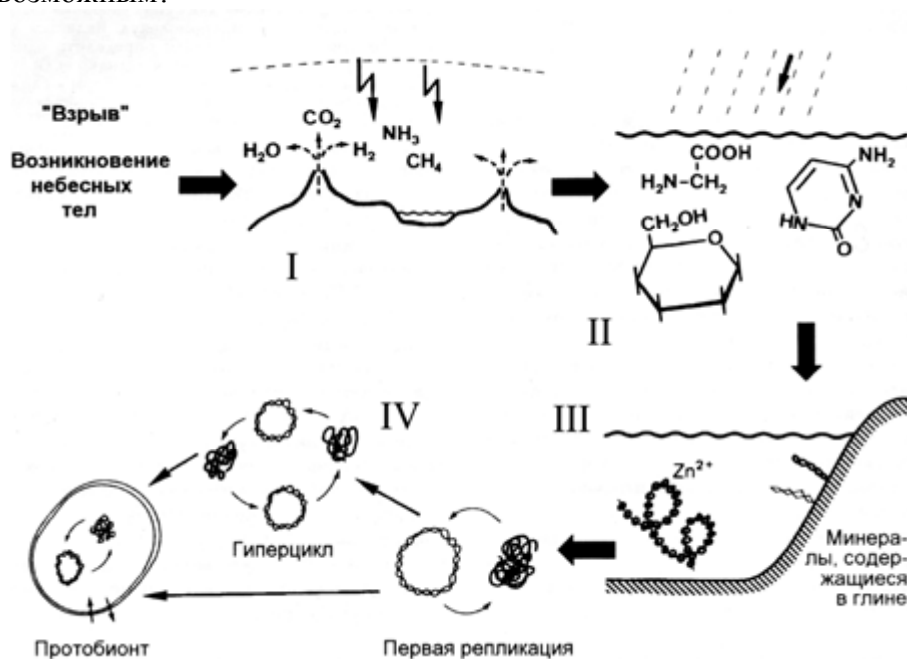


Рис.8. Схема четырех этапов неорганической материи к органическому миру

Задание 2. Объясните, почему все теории возникновения жизни на Земле носят название гипотез?

Задание 3. Ч. Дарвин в 1871 г. писал: «Но если бы сейчас ... в каком-либо теплом водоеме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфора и доступном воздействию света, тепла, электричества и т.п., химически образовался белок, способный к дальнейшим, все более сложным превращениям, то это вещество немедленно было бы разрушено или поглощено, что было невозможно в период до возникновения живых существ». Подтвердите или опровергните данное высказывание Ч. Дарвина. Как вы понимаете, что живое вещество с момента своего возникновения становится активным фактором собственного существования?

Задание 4. Познакомьтесь со схемой происхождения эукариотической клетки и ее органоидов путем выпячивания клеточной мембраны (рис. 9). Какими цифрами обозначены следующие структуры: хромосомы, кольцевая ДНК прокариот, ядро, ядерное выпячивание, митохондриальное выпячивание, митохондрия, пластидное выпячивание, хлоропласты?

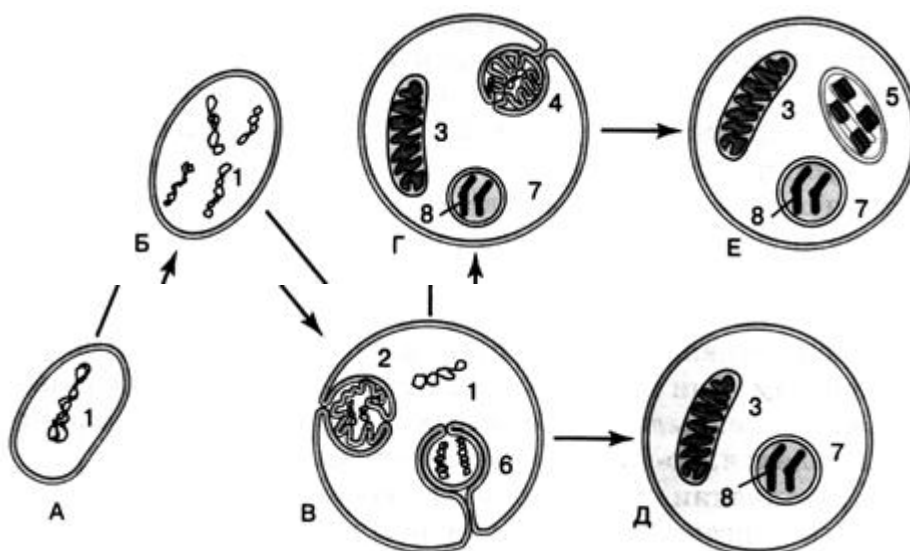


Рис. 9. Происхождение эукариотической клетки путем выпячивания

А – протоклетка, Б – клетка гипотетических прокариот, В, Г – клетки на стадии формирования митохондрий, ядра и пластид соответственно, Д, Е – клетки животных и растений.

Задание 5. Познакомьтесь с некоторыми представителями фауны палеозоя. Какими цифрами обозначены следующие вымершие животные: ракоскорпион, трилобит, археоциат (скелет), головоногий моллюск (раковина), бесчелюстные (древнейшие позвоночные), коралл (скелет) (рис. 25)? Какими цифрами обозначены: древнейшие пресмыкающиеся, зверозубый ящер, двоякодышащая рыба, стегоцефал, стрекозоподобное насекомое (рис. 10)?

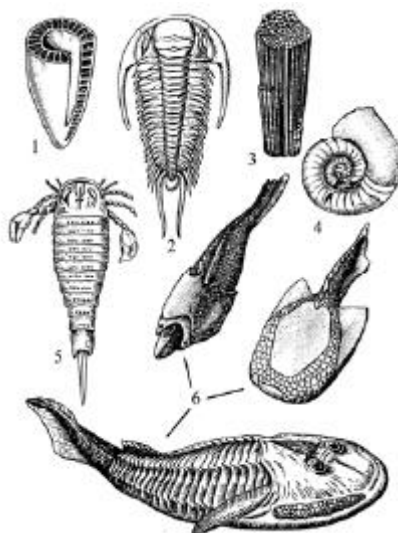


Рис. 10. Фауна Палеозоя (кембрий, ордовик, силур)

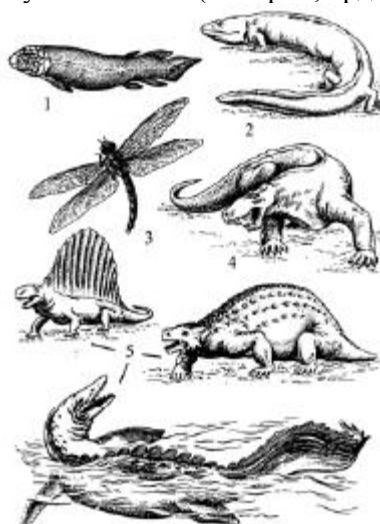


Рис. 11. Фауна Палеозоя (девон, карбон, пермь)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.

3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 4. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ГЕОХРОНОЛОГИИ ЗЕМЛИ

Цель: сформировать навыки определения возраста пород

Оперируя категорией относительного времени необходимо иметь универсальную шкалу периодизации истории. Так, применительно к истории человечества, мы употребляем выражения «до нашей эры», «в эпоху Возрождения», «в XX веке» и т.п., относя какое-либо событие или предмет материальной культуры к определённому временному интервалу. Аналогичный подход принят и в геологии, для этих целей разработаны Международная геохронологическая шкала и Международная стратиграфическая шкала.

Основную информацию о геологической истории Земли несут слои горных пород, в которых, как на страницах каменной летописи, запечатлены происходившие на планете изменения и эволюция органического мира (последняя «запечатлена» в комплексах окаменелостей, содержащихся в разновозрастных слоях). Слои горных пород, занимающие определённое положение в общей последовательности напластований и выделяемые на основании присущих им особенностей (чаще - комплекса ископаемых), являются стратиграфическими подразделениями. Горные породы, слагающие стратиграфические подразделения, формировались на протяжении определённого интервала геологического времени, и, следовательно, отражают эволюцию земной коры и органического мира за этот промежуток времени.

Стратиграфическая шкала – шкала, показывающая последовательность и соподчинённость стратиграфических подразделений, слагающих земную кору и отражающих пройденные землёй этапы исторического развития. Объектом стратиграфической шкалы являются слои горных пород. Основа современной стратиграфической шкалы была разработана ещё в первой половине XIX века и была принята в 1881 г. на II сессии Международного геологического конгресса в Болонье. Позднее стратиграфическая шкала была дополнена геохронологической шкалой.

Геохронологическая шкала – шкала относительного геологического времени, показывающая последовательность и соподчинённость основных этапов геологической истории Земли и развития жизни на ней. Объектом геохронологической шкалы является геологическое время.

Всем стратиграфическим подразделениям соответствуют подразделения геохронологической шкалы

Стратиграфические подразделения	Геохронологические подразделения
зонотема	эон
эратема (группа)	эра
система	период
отдел	эпоха
Ярус	Век
Зона	фаза
звено	пора

При этом практически все стратиграфические подразделения крупнее яруса имеют единые общепринятые международные наименования.

Наиболее крупными стратиграфическими подразделениями являются эонотемы. Эонотема - это отложения, образовавшиеся на протяжении самой крупной геохронологической единицы - зона, длительностью которого составляет сотни миллионов и более лет. Выделяют три эонотемы: архейскую, протерозойскую и фанерозойскую. Архейскую и протерозойскую эонотемы объединяют под названием «докембрий» (т. е. толщи пород, накопившиеся до кембрийского периода – первого периода фанерозоя) или «криптозой». Рубежом докембрия и фанерозоя служит появление в слоях горных пород остатков скелетных организмов. В докембрии органические остатки редки, поскольку мягкие ткани быстро разрушаются, не успев захорониться. Сам термин «криптозой» образовано при слиянии корней слов «криптос» - *скрытый* и «зоэ» - *жизнь*. При расчленении докембрийских толщ на эонотемы и более дробные стратиграфические подразделения важнейшую роль имеют методы изотопной геохронологии, поскольку органические остатки редки или вообще отсутствуют, определяются с трудом и, главное, не подвержены быстрой эволюции (однотипные комплексы микрофауны остаются неизменными на протяжении огромных интервалов времени, что не позволяет расчленять толщи по этому признаку).

Эонотемы включают в свой состав эратемы. Эратема, или группа - отложения, образовавшиеся в течение эры; продолжительность эр в фанерозое составляет первые сотни миллионов лет. Эратемы отражают крупные этапы развития Земли и органического мира. Границы между эратемами соответствуют переломным рубежам в истории развития органического мира. В фанерозое выделяют три эратемы: палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую.

Эратемы, в свою очередь, включают в свой состав системы. Система – это отложения, образовавшиеся в течение периода; длительность периодов составляет десятки миллионов лет. Одна система от другой отличается комплексами фауны и флоры на уровне надсемейств, семейств и родов. В фанерозое выделяются 12 систем: кембрийская, ордовикская, силурийская, девонская, каменноугольная (карбоновая), пермская, триасовая, юрская, меловая, палеогеновая, неогеновая и четвертичная (антропогеновая). Названия большинства систем происходят от географических названий тех местностей, где они были впервые установлены. Для каждой системы на геологических картах приняты определенный цвет, являющийся международным, и индекс, образованный начальной буквой латинского названия системы.

Отдел - часть системы, соответствующая отложениям, образовавшимся в течение одной эпохи; длительность эпох обычно составляет первые десятки миллионов лет. Отличия между отделами проявляются в различии фауны и флоры на уровне родов или групп. Названия отделов даны по положению их в системе: нижний, средний, верхний или только нижний и верхний; эпохи соответственно называют ранней, средней, поздней.

В составе отдела выделяются ярусы. Ярус - отложения, образовавшиеся в течение века; продолжительность веков составляет несколько миллионов лет. Решающим критерием для выделения яруса и обоснования его границ служат данные биостратиграфического анализа: каждый ярус характеризуется только ему присущими родами и видами организмов. В составе ярусов иногда выделяют подъярусы: нижний, средний и верхний или только нижний и верхний.

Зона является частью яруса и охватывает отложения, образовавшиеся в течение одной фазы, продолжительность около 1-3 млн. лет. Зона выделяется по комплексу

видов быстро эволюционировавших ископаемых организмов, Название зоны и соответствующей фазы дается по наиболее характерному виду ископаемых организмов (вида-индекса).

Международная стратиграфическая шкала
(с упрощениями)

Эонотема	Эратема (группа)	Система	Временной промежуток	
фанерозойский	Кайнозойская	четвертичная	65 Ма - ныне	
		неогеновая		
		палеогеновая		
	Мезозойская	меловая	251 - 65 Ма	
		юрская		
		триасовая		
	Палеозойская		пермская	535 - 251 Ма
			каменноугольная	
			девонская	
			силурийская	
			ордовикская	
			кембрийская	
протерозойская	верхнепротерозойская	вендская	600 - 535 Ма	
	(1650-600 Ма рифейская)		1650 - 600 Ма	
	нижнепротерозойская(карельская)		2500 - 1650 Ма	
архейская	верхнеархейская (лопийская)		3150 - 2500 Ма	
	нижнеархейская (саамская)		4000 - 3150 Ма	

В составе четвертичной системы выделяется специфичное стратиграфическое подразделение – звено. В звено объединяют горные породы, сформированные во время одного цикла климатических изменений: похолодания (ледниковье) и потепления (межледниковье). Временным аналогом звена в геохронологической шкале является пора. Четвертичная система включает четыре звена: нижнее-, среднее-, верхнее и современное. Необходимость выделения пор и звеньев связана со специфичностью четвертичного периода, заключающейся в следующем:

- малая длительность периода (1,65 млн. лет), объясняемая его незавершённостью;
- присутствие в отложениях четвертичной системы останков человека и следов его материальной культуры;
- резкие и многократные изменения климата;
- повсеместное распространение четвертичных отложений на суше и дне морей и океанов, быстрое изменение их литологического состава и небольшая мощность.

Нужно отметить, что при расчленении четвертичных отложений используются два подхода: климатостратиграфический и биостратиграфический.

Наряду с основными подразделениями стратиграфической и геохронологической шкал применяются региональные и местные подразделения.

К региональным стратиграфическим подразделениям относятся горизонт и лона.

Горизонт - основное региональное подразделение стратиграфической шкалы, объединяющее разновозрастные отложения, характеризующиеся определенным комплексом литологических и палеонтологических признаков. Горизонтам присваиваются географические названия, соответствующие местам, где они наиболее хорошо представлены и изучены. Геохронологическим эквивалентом служит **время**. Например, хапровский горизонт, распространённый на побережье Таганрогского залива Азовского моря, соответствует толще речных песков, сформировавшихся в конце неогенового периода. Стратотип (наиболее представительный разрез стратиграфического горизонта, являющийся его эталоном) этого горизонта расположен у ст. Хапры. Добавим, что термин «горизонт» употребляется ещё в двух смыслах: 1) горизонт без географического названия - слой или пачка слоёв, выделяемые на основании каких-либо особенностей (палеонтологических или литологических), обозначение свободного пользования; 2) применительно к стратиграфии четвертичных отложений, горизонт – это отложения, сформированные на протяжении одного ледникового или межледникового и имеющие межрегиональное распространение.

Лона является частью горизонта выделяемой по комплексу фауны и флоры, характерному для данного региона, и отражает определенную фазу развития органического мира данного региона. Название лоны даётся по виду-индексу. Геохронологическим эквивалентом лоны является время.

Местные стратиграфические подразделения представляют собой толщи пород, выделяемые по ряду признаков, в основном по литологическому или петрографическому составу.

Комплекс - самое крупное местное стратиграфическое подразделение. Комплекс имеет очень большую мощность, сложный состав горных пород, сформированных в течение какого-то крупного этапа развития территории. Комплексу присваивается географическое название по характерному месту его развития. Чаще всего комплексы выделяются при расчленении метаморфических толщ.

Серия охватывает достаточно мощную и сложную по составу толщу горных пород для которых имеются какие-то общие признаки: сходные условия образования, преобладание определенных типов горных пород, близкая степень деформаций и метаморфизма и т.д. Серии обычно соответствуют единому крупному циклу развития территории.

Основной единицей из местных стратиграфических подразделений представляет собой является свита.

Свита представляет собой толщу пород, образованных в определенной физико-географической обстановке и занимающих установленное стратиграфическое положение в разрезе. Главные особенности свиты - наличие устойчивых литологических признаков на всей площади ее распространения и четкая выраженность границ. Свое название свита получает по географическому местонахождению стратотипа.

Границы местных стратиграфических подразделений часто не совпадают с границами подразделений единой стратиграфической шкалы.

В процессе работы геологом часто приходится использовать также **вспомогательные стратиграфические подразделения** - толща, пачка, слой, залежь, и т. д., называемые обычно по характерным породам, цвету, литологическим особенностям или по характерным органическим остаткам (толща известняков, слои с *Matra fabriana* и т.п.).

Задание 1. Геологическая история Земли в геохронологической шкале разделена на пять эр (групп пород). Как они называются? Какими индексами обозначаются? Расположите названия эр с буквенными индексами в геохронологическом порядке от древнейшей к современной. По абсолютному возрасту установите продолжительность каждой из них и соответствующие эпохи складчатости (**таблица 1**).

Таблица 1.

Варианты заданий к упражнению №1

Варианты	Индексы периодов	Варианты	Индексы периодов	Варианты	Индексы периодов
1	<i>S, C, P, D, O, E</i>	11	<i>D, O, E, S, P, C</i>	21	<i>C, O, S, D, P, E</i>
2	<i>C, S, D, O, P, E</i>	12	<i>P, S, O, E, C, D</i>	22	<i>D, S, E, P, O, C</i>
3	<i>S, P, D, E, O, C</i>	13	<i>O, C, S, P, E, D</i>	23	<i>C, P, D, S, E, O</i>
4	<i>O, E, D, P, S, C</i>	14	<i>O, S, C, E, D, P</i>	24	<i>E, P, O, C, S, D</i>
5	<i>P, O, D, E, C, S</i>	15	<i>S, O, E, P, C, D</i>	25	<i>D, C, P, E, O, S</i>
6	<i>S, D, P, O, E, C</i>	16	<i>D, E, S, P, C, O</i>	26	<i>E, S, C, O, D, P</i>
7	<i>C, D, O, S, E, P</i>	17	<i>P, C, O, S, E, D</i>	27	<i>S, P, O, D, E, C</i>
8	<i>O, D, E, S, C, P</i>	18	<i>C, E, O, D, P, S</i>	28	<i>E, D, O, P, S, C</i>
9	<i>O, C, S, E, P, D</i>	19	<i>S, P, E, O, C, D</i>	29	<i>E, C, P, S, D, O</i>
10	<i>P, E, O, D, C, S</i>	20	<i>P, D, O, C, S, E</i>	30	<i>D, P, S, O, E, C</i>
				31	<i>E, O, P, D, C, S</i>

Задания 2. Палеозойская эра в геохронологической шкале разделена на шесть периодов. Назовите эти периоды вместе с буквенными индексами и расположите в правильной последовательности от более древних к молодым.

Таблица 2.

Варианты заданий к упражнению №2

Варианты	Индексы	Варианты	Индексы эр	Варианты	Индексы эр
1	<i>MZ,AR,KZ,PR,PZ</i>	11	<i>PZ,KZ,AR,MZ,PR</i>	21	<i>MZ,PR,AR,PZ,KZ</i>
2	<i>KZ,PZ,MZ,AR,PR</i>	12	<i>AR,PZ,PR, MZ,KZ</i>	22	<i>PZ,KZ,PR,MZ,AR</i>
3	<i>PZ,AR,MZ,PR,KZ</i>	13	<i>PZ,MZ,KZ,PR,AR</i>	23	<i>KZ,AR,MZ,PR,PZ,</i>
4	<i>AR,PZ,KZ,MZ,PR</i>	14	<i>PR,PZ,MZ,AR,KZ</i>	24	<i>PZ, MZ, KZ,AR,PR</i>
5	<i>PR,MZ,PZ,KZ,AR</i>	15	<i>MZ, KZ,AR,PR,PZ</i>	25	<i>KZ,PZ,AR, MZ,PR</i>
6	<i>KZ,PR,MZ,AR,PZ</i>	16	<i>KZ,PR,MZ,AR,PZ</i>	26	<i>MZ,AR,KZ,PR,PZ</i>
7	<i>PZ,MZ,AR,KZ,PR</i>	17	<i>MZ,PZ,AR,KZ,PR</i>	27	<i>AR,PR,PZ,MZ,KZ</i>
8	<i>MZ,PR,KZ,PZ,AR</i>	18	<i>PZ,PR,MZ,AR,KZ</i>	28	<i>KZ,MZ,PR,AR,PZ</i>
9	<i>AR,MZ,KZ,PR,PZ</i>	19	<i>MZ,KZ,PR,AR,PZ</i>	29	<i>PR,AR, KZ,PZ,MZ</i>
10	<i>PR,AR,MZ,KZ,PZ</i>	20	<i>KZ,MZ,PR,PZ,AR</i>	30	<i>MZ,KZ,AR,PZ,PR</i>
				31	<i>AR,KZ,MZ,PR,PZ</i>

Задание 3. Расположите геологические периоды в хронологическом порядке и подпишите их геологические индексы. Между породами какого возраста имеется стратиграфический перерыв (перерыв в осадконакоплении)?

Таблица 3

Варианты заданий к упражнению №3

Вариант	Геологические периоды
1	Карбоновый, неогеновый, пермский, четвертичный
2	Пермский, палеогеновый, триасовый, неогеновый
3	Меловой, палеогеновый, девонский, карбоновый
4	Девонский, юрский, меловой, силурийский
5	Пермский, кембрийский, триасовый, ордовикский
6	Карбоновый, триасовый, пермский, неогеновый
7	Юрский, девонский, меловой, карбоновый
8	Ордовикский, силурийский, юрский, кембрийский
9	Силурийский, юрский, триасовый, ордовикский
10	Девонский, палеогеновый, меловой, кембрийский
11	Палеогеновый, девонский, неогеновый, силурийский
12	Меловой, неогеновый, карбоновый, палеогеновый
13	Триасовый, ордовикский, юрский, пермский
14	Неогеновый, антропогенный, каменноугольный, пермский
15	Неогеновый, триасовый, пермский, палеогеновый
16	Меловой, девонский, каменноугольный, палеогеновый
17	Юрский, меловой, девонский, силурийский
18	Пермский, триасовый, ордовикский, кембрийский
	Каменноугольный, неогеновый, триасовый, четвертичный

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 5. СИСТЕМНОСТЬ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Цель: изучить развитие жизни на Земле

Наиболее общее и специфическое свойство живого – способность к самовоспроизведению на основе матричного принципа. Эта способность вместе с другими особенностями живых существ определяет существование четырех основных уровней организации живого (молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и экосистемный).

Задание 1. После возникновения дыхания в эволюции живого произошло еще два очень важных события: появление эукариот и возникновение многоклеточности. Чем эукариоты отличаются от прокариот? Чем многоклеточные организмы отличаются от одноклеточных? Какие преимущества обеспечило живому каждое из этих событий и чем каждое из них могло быть вызвано?

Задание 2. Прокариоты – наиболее простые организмы, обнаруженные в большинстве природных сред обитания. В природе бактерии занимают невообразимое множество экологических ниш и столь же многообразным оказывается их биохимическое строение. Различают две группы (домена) прокариот: бактерии (эубактерии) – наиболее часто встречающиеся формы, населяющие почву, воду и организмы, и археи (архебактерии), встречающиеся в болотах, океанских глубинах, соленых и горячих кислых источниках. Укажите на основании каких биохимических признаков выделяют эти группы прокариот?

Задание 3. В чем вы видите принципиальные отличия процесса мейоза от митоза? В чем сходство этих двух типов деления? Ученые провели исследования митоза: оказалось, что у животных, ведущих ночной образ жизни, в большинстве органов максимум митозов приходится на утро и минимум – на ночное время. У дневных животных максимум наблюдается в вечернее время, а минимум – днем. Проанализируйте этот факт.

Задание 4. Почему постоянство содержания ДНК в разных клетках организма считается доказательством того, что ДНК представляет собой генетический материал? Можно ли считать необходимым, чтобы разные клетки организма содержали одинаковую генетическую информацию? Возможно, ли чтобы в разных клетках данного организма генетическая информация была различной?

Задание 5. У земноводных, большинства насекомых, морских кишечнополостных, иглокожих и др. животных постэмбриональное развитие протекает с образованием личиночной стадии. Какое значение имеет личинка и какие преимущества она дает организму?

Задание 6. Какое значение для эволюции имеет преобладание в жизненном цикле цветковых растений диплоидной фазы?

Задание 7. Большинство организмов размножается половым путем. Однако для некоторых организмов характерно и бесполое размножение. Почему сохранились оба

способа размножения, но половое размножение в процессе эволюции органического мира стало преобладающим? Каковы принципиальные различия между половым и бесполом размножением?

Задание 8. В главном процесс оплодотворения схож для большинства животных, но в частностях имеет довольно значительные отличия, начиная от брачного поведения, способов оплодотворения до различий в механизмах проникновения сперматозоида в яйцеклетку. Как Вы считаете, в чем биологический смысл такого разнообразия? Приведите примеры.

Задание 9. Предложите гипотезы относительно того, почему у ряда видов животных появился и вошел в жизненный цикл такой процесс, как партеногенез. Какую роль он сыграл и играет у животных, развивающихся партеногенетически?

Задание 10. Какое биологическое значение может иметь тот факт, что у некоторых животных сперматозоиды очень долгое время могут сохраняться, не теряя способности оплодотворять яйцеклетку? Приведите примеры таких животных.

Задание 11. Половое размножение увеличивает генетическое разнообразие особей в популяциях и дает большие возможности для эволюционной адаптации. Приведите доказательства, подтверждающие это положение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
- Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.

ТЕМА 6. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Цель: изучить основные этапы эволюции растений и животных

Архейская, протерозойская и палеозойская эры – докембрий (от возникновения Земли до 570 млн. лет назад). Земля и другие планеты Солнечной системы образуются из газово-пылевого облака около 4,5 млрд. лет назад. Более 4 млрд. лет назад начинается *химическая эволюция*, которая, при уникальном сочетании условий, приводит к возникновению из неорганических молекул первых органических веществ, а затем, около 3,5 млрд. лет назад – **коацерватных капель** (предбиологических структур). Появившиеся в результате отбора коацерватов первые **клеточные организмы**, знаменуют переход химической эволюции в биологическую. Этот этап продолжается более 750 млн. лет и возникают **прокариоты** с *гетеротрофным типом* питания и *анаэробным обменом*, а, спустя еще 250 млн. лет, – прокариоты с *автотрофным питанием* и *аэробным обменом* (*карельский период* архейской эры). В атмосфере появляется свободный кислород. Вся земная суша в это время представляет собой огромный суперматерик (впоследствии он раскалывается). В *рифейском периоде* архейской эры (около 1,5 млрд. лет назад) на основе *симбиоза* различных прокариотических клеток возникают первые **эукариоты**. Их дальнейшая эволюция идет путем *дивергенции* и приводит к образованию сначала одноклеточных *растений* и *животных*, а еще спустя 800-750 млн. лет – первых **многоклеточных** организмов (*вендский период* палеозойской эры). Жизнь концентрируется в море. В течение докембрия мир переживает, по меньшей мере, **два оледенения**: древнейшее – около 2,3 млрд. лет назад (карельское) и великое верхнерифейско-вендское (1 млрд. – 650 млн. лет назад). В конце докембрия (около 600 млн. лет назад) льды тают, уровень океана повышается, и вода затопливает прибрежные районы материков. Открываются новые, еще не занятые уголья с неограниченными возможностями ведения специализированного образа жизни.

Палеозойская эра. Кембрийский период (от 570 до 500 млн. лет назад).

Большая часть планеты покрыта океаном *Япетус*. Поперек экватора находится огромный материк *Гондвана*, включающий в себя части современных Африки, Южной Америки, Южной Европы, Ближнего Востока, Индии, Австралии и Антарктиды. На месте нынешних Европы, Сибири, Китая и Северной Америки существуют четыре небольших материка. Климат на Земле повсюду мягкий и теплый. В атмосфере намного больше кислорода, чем в рифейском периоде. Тропические побережья материков окаймлены гигантскими рифами из **строматолитов**. Жизнь концентрируется в воде, в особенности, на *материковых отмелях* (дно отмелей покрыто илом, вода очень теплая, в ней миллионы бактерий, плавающих водорослей). На суше нет ни растительности, ни почвенного слоя, поэтому в море смывается большое количество осадков. Уровень моря неоднократно изменяется, что приводит к вымиранию одних и появлению других видов животных. Велико число незанятых экологических ниш, и животный мир становится все более разнообразным. Конец кембрия знаменует новую ледниковую эпоху, резким понижением уровня моря и вымиранием многих видов животных.

Палеозойская эра. Ордовикский и силурийский периоды (от 500 до 400 млн. лет назад). В начале ордовикского периода большая часть южного полушария занята великим материком *Гондвана*, остальные крупные материка сосредоточены ближе к экватору. Расширяющийся океан *Япетус* отодвигает все дальше друг от друга Северную Америку и Европу. Сначала этот океан достигает ширины около 2000 км, а

затем сужается по мере того, как массивы суши, образующие Европу, Северную Америку и Гренландию, сближаются и сливаются в единое целое. В течение силура Сибирь «подплывает» к Европе, Африка сталкивается с южной частью Северной Америки. Движение материков сопровождается многочисленными землетрясениями, извержениями вулканов, образуются громадные горные хребты (Уральские горы в России, горные хребты в Норвегии и Шотландии, Аппалачские горы на востоке Северной Америки). В начале ордовика уровень моря повышается за счет таяния древних кембрийских ледников, материки испытывают погружение. На рубеже ордовика и силура наступает новая эпоха оледенения, но к середине силурийского периода становится теплее, льды вновь тают, уровень моря повышается, и затапливаются обширные области суши. Впоследствии, из-за перемещения плит земной коры, уровень моря значительно падает и в конце силура многие области полностью освобождаются от воды. Катастрофические изменения конфигурации суши и океанов, изменения климата приводят к **массовому вымиранию многих видов животных**.

Палеозойская эра. Девонский период (от 400 до 350 млн. лет назад). Девонский период – время величайших катаклизмов. Европа, Северная Америка и Гренландия сталкиваются между собой, образуя огромный северный суперматерик *Лавразию*. При этом с океанского дна кверху выталкиваются огромные массивы осадочных пород и образуются крупнейшие горные системы на востоке Северной Америки и на западе Европы. Реки суши выносят в моря горы осадков (в основном, гальки и песка). На пустынных, унылых ландшафтах суши начинает распространяться живой ковер зеленой растительности. Образуются широкие *болотистые дельты*, с наиболее благоприятными условиями для экспансии жизни. В конце девона климат вновь меняется, становится континентальным – частые и жестокие засухи чередуются с продолжительными периодами сильнейших ливней. Уровень моря понижается, обширные области материков превращаются в пустыни. Высыхают многие реки и пруды, на их дне погребаются миллионы рыб.

Палеозойская эра. Каменноугольный период (от 350 до 280 млн. лет назад).

В начале каменноугольного периода большая часть земной суши собрана в два суперматерика: *Лавразию* на севере и *Гондвану* на юге. Климат почти тропический. Громадные площади заняты мелководными прибрежными морями; море постоянно заливают низменные береговые равнины, образуя там обширные болота. Распространяются девственные леса из гигантских ***древовидных папоротников*** и ранних ***семенных растений***. Разлагающийся мертвый растительный материал не успевает вовремя поедаться и из него формируются толстые залежи торфа. В болотах торф быстро уходит под воду и оказывается погребенным под слоем осадков. Со временем эти осадочные слои превращаются в угленосные толщи. В позднем карбоне оба суперматерика неуклонно сближаются, их движение выталкивает кверху новые горные цепи, образующиеся по краям плит земной коры, а кромки материков затапливаются потоками лавы, извергающейся из недр Земли. *Содержание кислорода в атмосфере почти достигает современного уровня*. Климат заметно охлаждается, и, пока Гондвана «переплывает» через Южный полюс, планета переживает, по меньшей мере, две эпохи оледенения. *Намечается распределение растительности по климатическим зонам (зональность)*.

Палеозойская эра. Пермский период (от 280 до 230 млн. лет. назад). Гондвана и Лавразия постепенно приближаются друг к другу, очертания материков и морей меняются, что сказывается на климате Земли. В начале пермского периода наступает оледенение на южных материках и, соответственно, понижается уровень моря на всей

планете. Впоследствии, при продвижении Гондваны на север, суша несколько прогревается, льды тают, но наступления моря на сушу кратковременны. В это же самое время, на значительной части территории Лавразии очень жарко, и там образуются *обширные пустыни*. В конце пермского периода материка сталкиваются, образуется суперконтинент *Пангея*. Пространство, занимаемое морями, сильно сокращается, и многие морские бассейны превращаются либо в *солончатые лагуны*, в которых откладываются природные соли, либо в *пресноводные озера*, где накапливаются толщи горючих органических осадков. Возникают многочисленные климатические аномалии; вымирает огромное число видов растений и животных (на мелководьях погибает свыше 90% всех видов, из которых более половины – земноводные и значительная часть аммонитов). Исчезают древние морщинистые кораллы, им на смену приходят современные *рифообразующие кораллы*. Окончательно вымирают трилобиты и панцирные рыбы, зато широко распространяются многочисленные *акулы*.

Мезозойская эра. Триасовый период (от 230 до 200 млн. лет назад). С наступлением триаса Пангея начинает постепенно раскалываться на Лавразию и Гондвану. Материки занимают большие площади; образования новых гор почти не происходит. Климат становится теплее, и даже у полюсов и на экваторе погодные условия гораздо более сходные, чем в наши дни. Лета и зимы в привычном для нас понимании нет, а времена года – это, фактически, только чередование влажных, обильных осадками и более сухих сезонов. К концу триаса климат становится суше, многие мелководные моря высыхают, а оставшиеся воды становятся более солеными. Пересыхают также озера и реки, и во внутренних областях материков образуются обширные пустыни. В лесах преобладают *голосеменные растения: саговниковые, беннеттитовые, гинговые и хвойные*. Из древних групп растительности представлены *хвои*, но теперь они выглядят куда менее величественно, чем в каменноугольном или пермском периоде. Земноводные окончательно уступают место пресмыкающимся. В конце триаса вымирают стегоцефалы, появляются новые семейства и роды пресмыкающихся – *первые ящеры, крокодилы и черепахи. Котилозавры* дают начало большой группе крупных рептилий – *динозаврам* («ужасным ящерам») Некоторые пресмыкающиеся, быстро освоив новые области материков, возвращаются в море – это *живородящие ящеры – ихтиозавры*, другие – *икарозавры* – начинают осваивать воздушную среду. Параллельно с прогрессом пресмыкающихся возникает новый класс животных – *млекопитающие*. Они выглядят ничтожными и хилыми в сравнении с гигантскими динозаврами.

Мезозойская эра. Юрский период (от 200 до 135 млн. лет назад). Материки продолжают расходиться, возникают новые моря и проливы, в которых находят прибежище новые типы животных и водорослей. На морском дне постепенно накапливаются свежие осадочные отложения – в них обосновываются многочисленные беспозвоночные. В теплых и мелких морях образуются гигантские коралловые рифы, дающие приют аммонитам и *белемнитам*. Климат на всей Земле теплый и сухой, близкий к тропическому или субтропическому. Затем обильные дожди пропитывают влагой древние триасовые пустыни, и пышная растительность покрывает значительную часть суши. Густо растут хвои и плауны, обширные территории заняты семенными, обычными и древовидными папоротниками, беннеттитовыми, саговниковыми, а также хвойными лесами, в которых помимо гинго и араукарий растут *предки современных кипарисов, сосен и мамонтовых деревьев*. Триасовые формы пресмыкающихся вымирают, и их место занимают новые роды ящеров. Господствуют *динозавры* –

большая группа исключительно наземных рептилий. Некоторые семейства пресмыкающихся продолжают переходить к водному образу жизни, и животный мир моря обогащается новыми видами плавающих ящеров. Наряду с ними в водах океана обитают крупные *черепахи* и, впоследствии вымершие, *морские крокодилы*. Рептилии не ограничиваются покорением морей и все более активно устремляются в воздух: появляются настоящие летающие ящеры – *птеродактили* и *рамфоринхусы*. И, наконец, самое крупное биологическое событие юрского периода: в воздух поднимаются первые птицы – *археоптерикс* и *археорнис*. В конце юрского периода происходит сильное горообразование, начинает формироваться кольцо хребтов, опоясывающих чашу Тихого океана.

Мезозойская эра. Меловой период (от 135 до 65 млн. лет назад). В течение мелового периода продолжается «великий раскол» материков. Громадные массивы суши, образовывавшие Лавразию и Гондвану, постепенно распадаются на части. Южная Америка и Африка удаляются друг от друга, Атлантический океан становится все шире. В разные стороны расходятся также Африка, Индия и Австралия. Колоссальные силы, скрытые в недрах Земли, продолжают формировать рельеф ее поверхности – растут горы, изменяются границы материков. Климат на всей Земле почти тропический с периодическими обильными дождями. Обновляется животный мир моря. Появляются разнообразные группы моллюсков, в том числе *двустворчатые* и *брюхоногие* типа улиток. Огромные аммониты теперь встречаются реже, но очень много *белемнитов*. На мелководье, вблизи побережья, появляются новые виды *хищных ракообразных* (мелкие креветки, крабы и омары). Дальше от берегов, в открытом море начинаются владения быстроходных хищных рептилий. Среди них многочисленны гигантские черепахи *архелоны* (до 4 м в длину), морские крокодилы, некоторые виды юрских плезиозавров и ихтиозавров. Но рядом с ними на арену борьбы выходят новые водные змееподобные ящеры – *мозазавры* и *долхозавры*, охотящиеся на рыб. На суше, в болотистых местах появляются *настоящие змеи*. Динозавры представлены множеством самых разнообразных форм. Среди них есть хищники и травоядные, передвигающиеся на четырех ногах, а также приспособленные к двуногому движению. Процветают летающие ящеры; гигантские *птеранодонты* достигают в размахе крыльев 8 м. Бурно идет *эволюция птиц*, и в конце мела появляются сухопутные и водные, умеющие летать и бескрылые, зубатые и беззубые птицы. Только млекопитающие продолжают оставаться небольшими слабыми животными. Они по-прежнему скромно ютятся на Земле, населенной могучими ящерами и птицами. В позднем мелу широко распространяются *цветковые растения*, которые быстро вытесняют представителей древней флоры. В позднемеловых отложениях встречаются такие растения как дуб, береза, бук, ива, лавр, платан, магнолия. В самом конце мела аммоноидеи, динозавры, летающие ящеры, морские крокодилы и зубатые птицы начинают вымирать.

Кайнозойская эра. Палеогеновый период. Эпоха палеоцена (от 65 до 55 млн. лет назад). Материки находятся в активном движении. Южная Америка оказывается полностью отрезанной от остального мира и превращается в своеобразный плавающий «ковчег» с уникальной фауной ранних млекопитающих. Африка, Индия и Австралия еще дальше отодвигаются друг от друга. Австралия находится вблизи Антарктиды. Уровень моря понижается, и во многих районах Земли возникают новые участки суши. Климат несколько холоднее, чем в меловом периоде, но несравненно жарче, чем в наши дни. В европейской части нашей страны растут магнолии и пальмы, на севере Америки – инжир и бананы, на островах Северного Ледовитого океана – виноград и кипарисы.

Кайнозойская эра. Палеогеновый период. Эпоха эоцена (от 55 до 38 млн. лет назад). Основные массивы суши перемещаются и принимают положение, близкое к тому, которое они занимают в наши дни. Индия перемещается ближе к Азии, Австралия «потихоньку» отплывает от Антарктиды. Климат повсеместно теплый или умеренный. Море изобилует различными видами планктона, в глубинах вод появляются новые виды моллюсков и ракообразных. Кругом множество костистых рыб любых форм и размеров, но в реках и озерах по всему Земному шару появляется много новых видов *пресноводных рыб*. Эоценовая эпоха считается временем начала расцвета млекопитающих, некоторые из которых завоевывают водную среду. Быстроногие растительноядные *кондилартры* дают начало лошадям, коровам, свиньям, тапирам, носорогам и оленям. Грызуны прекрасно себя чувствуют повсюду, а на деревьях отдыхают предшественники нынешних лемуров, долгопятов и полуобезьян голаго. Появляются новые виды птиц (скворцы, пингвины) и широко распространяются утки, цапли, пеликаны и чайки.

Кайнозойская эра. Палеогеновый период. Эпоха олигоцена (от 38 до 25 млн. лет назад). Индия пересекает экватор и движется ближе к Азии. Австралия и Антарктида утрачивают все «мосты» в результате чего Австралия «уносит с собой» своеобразный мир сумчатых млекопитающих. Климат на Земле становится прохладнее и над Южным полюсом формируется громадный ледниковый покров. Для образования столь большого количества льда требуется значительный объем морской воды, поэтому уровень океана на всей планете падает, и освобождаются новые участки суши. Во многих районах исчезают тропические леса, а на их месте возникают леса умеренного климата. Все более обширные территории суши занимают *степи* – это способствует быстрому увеличению числа видов травоядных животных. В свою очередь эти травоядные животные обеспечивают питанием новых хищников, и к концу олигоцена появляются *первые настоящие кошки и собаки*. Бурно эволюционируют в условиях полной изоляции млекопитающие Южной Америки – здесь появляются *предки неполнозубых* – ленивцев, броненосцев, муравьедов, а биологическая эволюция во многих случаях приводит к возникновению конвергентного сходства обитателей Южной Америки с животными других материков.

Кайнозойская эра. Неогеновый период. Эпоха миоцена (от 25 до 5 млн. лет назад). В течение миоцена Африка подходит близко к Евразии и задевает ее – образуются Альпы; в то же самое время Индия сталкивается с Азией и в результате этого мощнейшего удара появляются Гималаи. Поскольку и другие гигантские плиты на Земле продолжают смещаться и наползают друг на друга, в Северной Америке формируются Скалистые горы, а в Южной Америке – Анды. Южная Америка – все еще полностью изолирована от остального мира. Ледниковый покров распространяется на всю Антарктиду, мировой климат становится более прохладным. Увеличиваются площади, занятые степями. Стремительно идет *эволюция млекопитающих* – процветают хоботные и копытные, грызуны, медведи, гигантские тигры, гиены, собаки, появляются высокоразвитые (в том числе и человекообразные) обезьяны.

Кайнозойская эра. Неогеновый период. Эпоха плиоцена (от 5 до 2 млн. лет назад). Материки почти достигают их нынешнего положения. Громадные ледниковые покровы распространяются в Северном полушарии и в Антарктиде. Климат становится еще прохладнее, чем в миоцене. Возникает *зональность, характерная для умеренного пояса* – *степи, тайга, тундра*. В Европе и Азии бескрайние травянистые равнины дают приют огромному количеству буйволов, оленей, газелей и антилоп. Прерии Северной Америки населены стадами оленей, верблюдов, лошадей, мастодонтов и вилорогов.

Появляются хищники, охотящиеся стаями. В конце плиоцена между Северной и Южной Америкой образуется узкий перешеек и сразу же возникает «двустороннее движение» – древесные ленивцы, муравьеды и **токсодоны** перебираются в Центральную Америку, опоссумы и броненосцы идут еще дальше на север; в свою очередь с севера в Южную Америку устремляются полчища мышей, лошади и слоны. Животные, столько лет безмятежно существующие в Южной Америке, сталкиваются с жестокой конкуренцией со стороны пришельцев. Вымирает большинство сумчатых и яйцекладущих, исчезают и древние птицы. Животный и растительный мир в плиоцене приобретает облик, близкий к современному.

Кайнозойская эра. Антропогенный (четвертичный) период. Эпохи плейстоцена и голоцена (от 2 млн. лет назад до наших дней). В начале плейстоцена материка занимают практически то же положение, что и в наши дни. Узкий сухопутный мост связывает между собой Северную и Южную Америку. На северное полушарие наползают гигантские ледниковые покровы. Мир в объятиях великого оледенения, во время которого земная поверхность замерзает (ледниковый период) и вновь оттаивает (межледниковый период), по меньшей мере, четыре раза. Сейчас очередной межледниковый период, вероятно, пятый за последний миллион лет, а во время последнего оледенения льды покрывали примерно 28 млн. кв. км суши, ныне свободной ото льда. Многие животные тогда вымерли. 10000 лет назад начинается голоцен. Климат становится теплее и наступает время расцвета **человека**.

Задание 1. Стегоцефалы признаются предками рептилий – травоядных (котилозавров) и плотоядных. Дивергентная эволюция котилозавров привела к возникновению большого числа групп пресмыкающихся (в частности, динозавров), которые освоили разнообразные среды обитания. Составьте схему возможных направлений адаптивной радиации древних рептилий, для чего используйте материалы предыдущих разделов и литературные данные.

Задание 2. В пермском периоде началась эпоха пресмыкающихся. От **стегоцефалов** произошли древние травоядные рептилии – **котилозавры**, наряду с ними обитали хищные **териодонты** – зверозубые ящеры, по строению черепа и зубов напоминавшие примитивных млекопитающих. Что обеспечивало успех рептилий по сравнению с земноводными в условиях часто меняющегося пермского климата?

Задание 3. Спустя два года после опубликования книги Ч. Дарвина «Происхождение видов...» в Баварии среди известняков, образовавшихся 150 млн. лет назад, был найден **археоптерикс**. Почему это животное большинство ученых считают переходной формой от рептилий к птицам? Охарактеризуйте биологию и экологию этого вида.

Задание 4. К самым крупным плотоядным животным, когда-либо обитавшим на планете, относились **тираннозавриды**, ископаемые останки которых обнаружены в Северной Америке (в 1902 году в штате Монтана США найден полный скелет тираннозавра) и Центральной Азии. Дайте краткое описание тираннозавра Рекса. Почему некоторые ученые, изучив строение зуба этого животного, считают его трупоедом?

Задание 5. Первые млекопитающие появились еще в позднем триасе. Их предками были древние палеозойские рептилии **териодонты** (существовали со второй половины

пермского до середины юрского периода), еще не утратившие некоторых черты строения амфибий (кожные железы, слабое ороговение эпидермиса кожи, отсутствие или слабое развитие роговых чешуй). Почему, на ваш взгляд, млекопитающие не могли иметь в качестве своего предка более прогрессивных представителей рептилий, например, динозавров?

Задание 6. Известно, что первые сумчатые животные обитали в Северной Америке с середины и до конца мелового периода. В эоцене они распространились по всем материкам, за исключением Африки и Азии. Исходя из гипотезы дрейфа материков, а также, используя данные по климатическим условиям на Земле, объясните, как могло произойти их расселение в Южную Америку и Австралию.

Задание 7. Уникальность трав состоит, в частности, в том, что новые листья растут у них не на верхушке стебля, а у его основания. Исходя из этой их биологической особенности объясните, почему в ходе эволюции оказалось возможным появление большого числа видов травоядных животных степей и саванн (а, значит, и их хищников) с высокой численностью популяций.

Задание 8. Появление обширных остепненных территорий в значительной степени компенсировало сокращение участков суши, занятых вечнозелеными лесами. Почти всю энергию Солнца травы тратят на производство и накопление питательных веществ, следовательно, степи и саванны образуют зоны повышенной фотосинтетической активности и могут обеспечить кормом многочисленные популяции животных. В миоцене произошла так называемая «жвачная революция», в результате которой резко возросла численность предков нынешних антилоп, буйволов, оленей, жирафов, овец, а в Северной Америке – антилопообразных *вилорогов*. Как Вы можете объяснить это событие?

Задание 9. В миоцене появились своеобразные животные – *халикотерии*, которые заняли весьма необычную пищевую нишу. Рассмотрите рисунок, обратите внимание на особенности морфологии этих животных. Чем, на Ваш взгляд, они питались? Что явилось причиной такой пищевой специализации?

Задание 10. В эпоху великого оледенения мир был населен множеством шерстистых млекопитающих, т.к. густая шерсть – одна из адаптаций к жизни при низких температурах. Еще одна адаптация к перенесению холода – крупные размеры тела, поэтому среди плейстоценовых животных были настоящие гиганты. Объясните этот факт. Какое экологическое правило сформулировано на основе данной закономерности? Каким правилом оно дополняется? Приведите примеры.



Рис. 12. Халикотерии – самые необычные млекопитающие миоцена

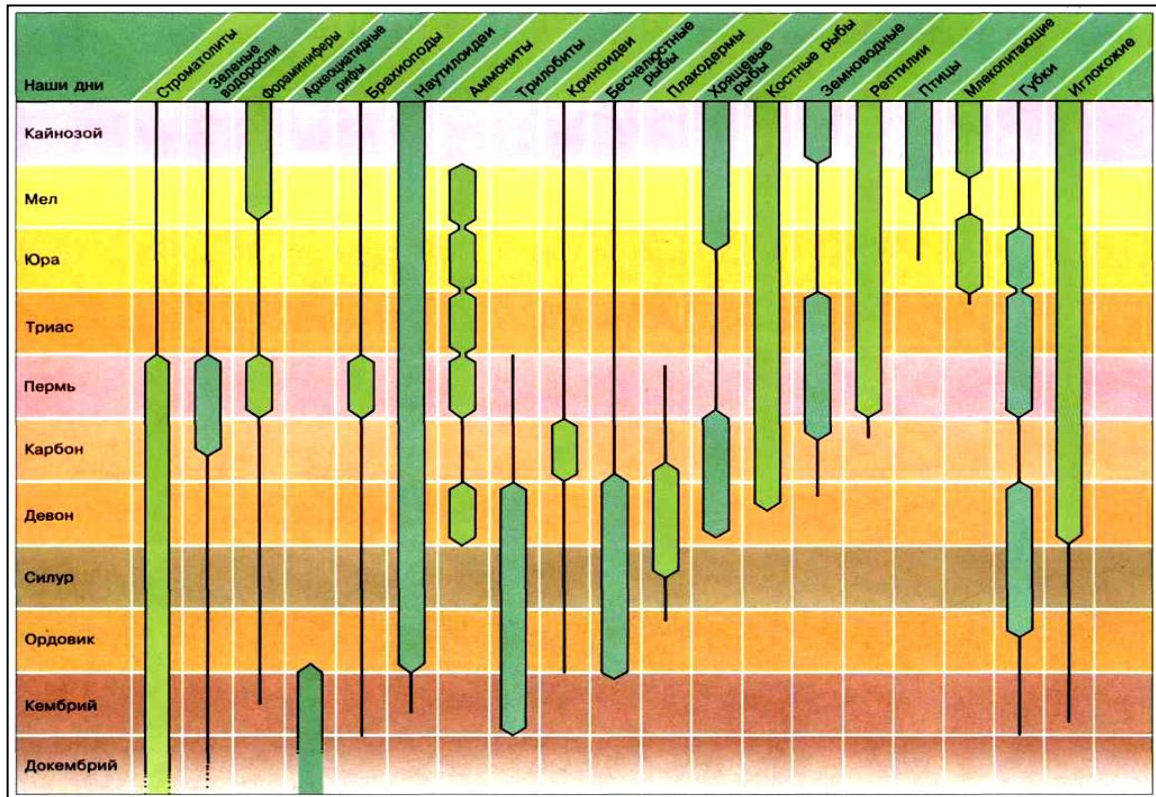


Рис. 13. Великие вымирания

Задание 11. Обобщите все основные данные, приведенные в теме «Летопись жизни» и заполните геохронологическую таблицу.

Таблица 4

Геохронология

Эра	Период	Эпоха	Развитие жизни (главные события)
Кайнозойская (от 65 млн. лет назад до наших дней)	Четвертичный (антропо- геновый)	Голоцен Плейстоцен	
	Неоген	Плиоцен Миоцен	
	Палеоген	Олигоцен Эоцен Палеоцен	
Мезозойская (от 230 до 65 млн. лет назад)	Мел	Поздний Ранний	
	Юра	-	
	Триас	Поздний Средний Ранний	
Палеозойская (от 690 до 230 млн. лет назад)	Пермь	Поздняя Ранняя	
Палеозойская (от 700 до 230 млн. лет назад)	Карбон	Поздний Средний Ранний	
	Девон	Поздний Средний Ранний	
	Силур	Поздний Ранний	
	Ордовик	Поздний Средний Ранний	
	Кембрий	Поздний Средний Ранний	
	Венд	-	
Протерозойская (от 2500 до 700 млн. лет назад)	Рифей	Кудаш Верхний Средний Ранний	
	Карельский	-	
Архейская (3500 до 2500 млн. лет назад)	-	-	

Задание 12. На рисунке «древо жизни» возле каждой группы организмов сокращенно напишите «дату» (период, млн. лет) их появления на Земле (например: девон-380).

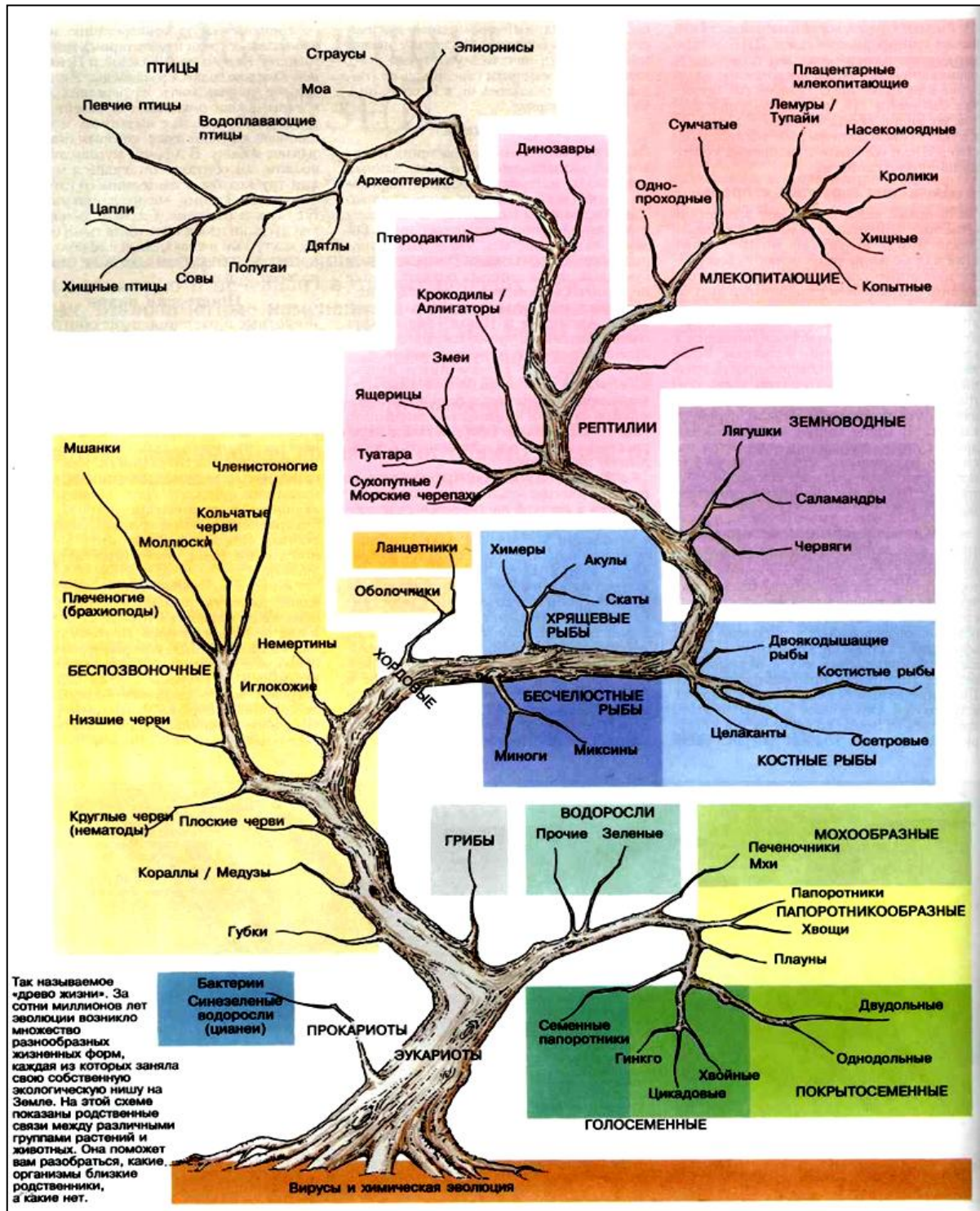


Рис. 14. Древо жизни (сокращенная схема)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 7. НАУЧНАЯ БИОГРАФИЯ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА (ПРОСМОТР ВИДЕОФИЛЬМА)

Цель: изучить научную биографию Ч Дарвина

Дарвин (Чарльз-Роберт Darwin), родился 12 февраля 1809 г. в Шрюсбери, где его отец, Роберт Уоринг, сын известного в свое время поэта и ученого Эразма Дарвина, занимался врачебной практикой. Жена Р. Уоринга, Сусанна, дочь Иосии Веджвуда, умерла, когда Дарвину не исполнилось еще и 8 лет.

На 9 году жизни он поступил в элементарную школу, а спустя год перешел в гимназию д-ра Бётлера и оказал весьма посредственные успехи. Здесь налегали главным образом на классические языки, словесность и т. п. предметы, к которым у Дарвина не оказалось ни охоты, ни способностей. Зато весьма рано пробудились у него любовь и интерес к природе, выразившиеся сначала собиранием растений, минералов, раковин, насекомых, птичьих гнезд и яиц, рыбной ловлей и охотой; впрочем, мальчик собирал также печати, конверты, автографы, монеты и т. п. Эти занятия, в связи с посредственными школьными успехами, вызывали упреки со стороны солидных людей и со стороны отца. В 1825 г. Дарвин поступил в эдинбургский унив., где оставался два года, подготавливаясь к медицинской карьере, но безуспешно. Тогда он решил сделаться священником, для чего поступил в Кембридж; но здесь он окончил курс без всяких отличий. Гораздо больше значения, чем книжное обучение, имели для него личное знакомство с натуралистами, посещение ученых обществ и естественноисторические экскурсии.

В Кембридже он познакомился, с Генсло, ботаником, обладавшим обширными знаниями и по другим отраслям естествознания, устраивавшим экскурсии, в которых принимал участие и Дарвин. К концу пребывания в Кембридже Дарвин был уже натуралистом-коллектором, но не задавался какими-нибудь определенными вопросами.

Генсло рекомендовал Дарвина в качестве коллектора капитану Фицрою, предпринимавшему кругосветное плавание по поручению правительства, на корабле "Бигль". Дарвин пробыл в путешествии пять лет (1831 - 1836).

В том же, 1831 г., в сентябре, по возвращении из геологической экскурсии и при содействии Дж. Генсло, Ч. Дарвин был зачислен в качестве натуралиста в состав экипажа британского военного брига «Бигль» («Гончая собака»). Он отправился к берегам Южной Америки для исследования Патагонии, Огненной Земли, побережий Чили, Перу и островов Тихого океана, для изучения условий плавания, обследования и съемки берегов и выполнения различных специальных поручений английского адмиралтейства.

Палеонтологические находки в Южной Америке сопоставляются им с современной фауной этого материка. Он отмечает тесное «сродство» между вымершими и современными животными Южной Америки — «между многими вымершими неполнозубыми и современными муравьедами и броненосцами». Некоторые формы поражают его тем, что возмещают признаки нескольких современных отрядов. Эти факты свидетельствуют о связях между органическими формами геологической современности и геологического прошлого — явление, которое производит на Ч. Дарвина глубокое впечатление.

Далее Ч. Дарвин обратил особое внимание на факты *географического распределения* живых существ. Так, сравнивая фауну Южной и Северной Америки, он задумывается над причинами их значительного различия.

Ч. Дарвин широко синтезирует данные зоогеографии, геологии и палеонтологии. Особенно интересны данные, собранные им в отношении Галапагосских островов.

Здесь Дарвин имел возможность изучать своеобразные *эндемичные* (встречающиеся только в данном месте) формы Галапагосских вьюрков (рис. 4), дроздов-пересмешников, галапагосского канюка, сову, своеобразную галапагосскую морскую ящерицу амблиринха, черепах и т. п.

Корабль «Бигл» проделал большой кругосветный путь. Покинув Англию, он сначала следовал вдоль восточных, а затем западных берегов Южной Америки. В сентябре 1835 г. «Бигл» достиг Галапагосских островов, после чего пересек Тихий океан, чтобы обследовать прибрежные воды Новой Зеландии и Австралии. В мае 1836 г. «Бигл» — у берегов Африки. Обогнув ее южную оконечность, он 17 августа снова очутился в Атлантическом океане, пересек его и, посетив еще раз берега Бразилии, направился на родину

Коллекции, собранные Дарвином, были обработаны Р. Овэном (ископ. млекопитающие), Ватергаузом (соврем. млекопит.), Гульдом (птицы), Беллем (пресмыкающ. и земноводн.) и Дженнинсом (насекомые); эта общая работа издана под загл. "Зоология путешествия Бигля". Сам Дарвин взял на себя геологическую часть путешествия. Результатом его исследований явились: "О строении и распределении коралловых рифов" (1842), "Геологические наблюдения над вулканическими островами" (1844) и "Геологические исследования в Южн. Америке" (1846). Дарвин объяснял происхождение различных форм коралловых рифов постепенным понижением морского дна; в высшей степени простая и остроумная теория его быстро утвердилась в науке.

По возвращении в Англию он поселился в Лондоне (где и женился 1839 г. на Эмме Веджвуд), но слабое здоровье заставило его бежать из города. В 1842 г. он переселился в им. Доун, где прожил почти безвыездно до самой смерти.

Только по возвращении из путешествия в 1837 г., он поставил себе вопрос о происхождении видов и решил приступить к его разработке. В 1839 г., по прочтении книги Мальтуса, у него вполне отчетливо формулировалась идея естественного отбора. В 1842 г. он составил первый набросок своей теории; в 1844 г. - более подробный очерк. Затем 12 лет прошло в собирании и обработке материала и только в 1856 г. Дарвин начал составлять "извлечение" из своего труда для печати.

В это время у Дарвина было слабое здоровье. Малейшее утомление, волнение, оживленный разговор отзывались крайне вредно. Можно сказать, что в течение 40 лет жизни в Доуне не было ни одного дня, когда бы он чувствовал себя вполне здоровым. Только крайняя регулярность, осторожность и умеренность в привычках позволили ему дожить до глубокой старости. Постоянное недомогание не позволяло ему много работать. Но крайняя аккуратность и методичность в занятиях, а в особенности настойчивость, с которой он вел свои исследования в течение десятков лет (напр., один из его опытов над земляными червями тянулся 29 лет), возмещали ущерб, наносимый болезнью. Отшельническая жизнь изредка прерывалась поездками в Лондон, к родственникам, на морской берег и т. п., для отдыха и поправки здоровья.

Почти все исследования Дарвина, явившиеся после "Происхождение. видов" представляют дальнейшую разработку его теории в применении к тем или другим вопросам биологии.

В 1871 им была издана книга "Происхождение человека и подбор по отношению к полу" (пер. Сеченова, 1871).

В своей последней, вышедшей уже не задолго до смерти Дарвина, книге "Образование растительной земли благодаря червям" (1881, русск., пер. Мензбира) он показал путем опытов, измерений и вычислений, какую громадную работу проделывают над нашими почвами земляные черви и какое полезное значение имеют они для растительного мира.

По мере того, как теория Дарвина распространялась, и результаты ее обнаруживались в бесчисленных работах, в быстром преобразовании всех отраслей биологии, - являлись к нему награды и отличия со стороны ученых обществ и учреждений. Он получил (1864) коплеевскую золотую медаль от лондонского королевского общества, прусский орден "Pour le merite" (1867), учрежденный Фридрихом-Вильгельмом IV для награды за ученые и литературные заслуги, почетное докторство от боннского, бреславльского, лейденского, кембриджского (1877) университетов; был избран членом петербургской (1867), берлинской (1878), парижской (1878) академий (последняя, впрочем, удостоила Дарвина этого отличия в уважение его фактических заслуг, а не "проблематических гипотез"), почетным членом всевозможных ученых обществ.

Между тем силы его ослабевали. Он боялся не смерти, но старческого одряхления, потери ума и способности работать. К счастью ему не пришлось дожить до такого состояния. В конце 1881 года он почувствовал себя очень плохо, вскоре уже не мог выходить из дома, но продолжал заниматься наукой и еще 17 апреля. 1882 следил за каким-то опытом. 19, же апреля Дарвин скончался, на 74-м году жизни. Тело его было перенесено в Вестминстерское аббатство и погребено рядом с гробницей Ньютона.

Из ученых XIX в. вряд ли кто имел такое глубокое и универсальное влияние, как Дарвин. Объяснив с помощью теории естественного отбора процесс развития органического мира, он этим самым доставил торжество идее эволюционизма; высказанной уже давно, но не находившей места в науке. Достаточны ли указанные им факторы (борьба за существование, изменчивость и наследственность) для объяснения всех явлений развития, или при дальнейшем исследовании найдутся и новые, пока неуясненные, - покажет будущее; но и будущая биология останется эволюционной биологией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

23. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.

ТЕМА 8. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Цель: изучить основные положения синтетической теории эволюции

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) — это комплекс представлений об эволюционном процессе, который основывается на соединении эволюционной теории Дарвина с генетикой популяций, представлении о мутациях. (Основные положения СТЭ были разработаны в 20-50-х гг. XX века.)

1. Элементарным материалом эволюции является наследственная изменчивость (мутационная и комбинативная) у особей популяции.

2. Элементарной единицей эволюции является популяция, в которой происходят все эволюционные изменения.

3. Элементарное эволюционное явление — это изменение генетической структуры популяции.

4. Элементарные факторы эволюции — дрейф генов, волны жизни, поток генов — имеют ненаправленный, случайный характер.

5. Единственным направленным фактором эволюции является естественный отбор, который носит творческий характер. Естественный отбор бывает стабилизирующим, движущим и разрывающим (дизруптивным).

6. Эволюция имеет дивергентный характер, то есть один таксон может дать начало нескольким новым таксонам, тогда как каждый вид имеет только одного предка (вид, популяцию).

7. Эволюция имеет постепенный и продолжительный характер. Видообразование как этап эволюционного процесса является последовательной сменой одной популяции чередой других временных популяций.

8. Различают два вида эволюционного процесса: микроэволюция и макроэволюция. Макроэволюция не имеет своих особых механизмов и осуществляется только благодаря микроэволюционным механизмам.

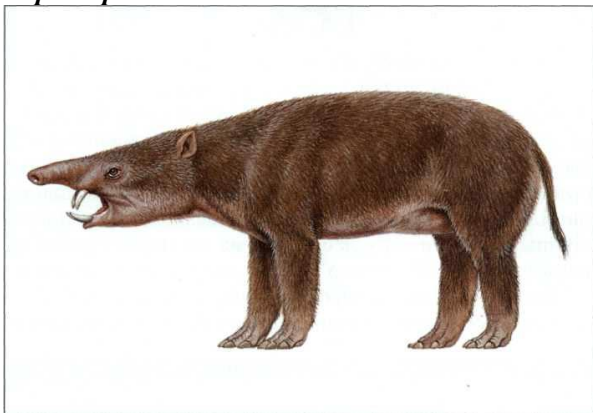
9. Любая систематическая группа может или процветать (биологический прогресс), или вымирать. Биологический прогресс достигается благодаря изменениям в строении организмов: ароморфозам, идиоадаптациям или общей дегенерации.

10. Основными закономерностями эволюции являются ее необратимый характер, прогрессивное усложнение форм жизни и развитие приспособленности видов к среде обитания. Вместе с тем эволюция не имеет конечной цели, то есть этот процесс ненаправленный.

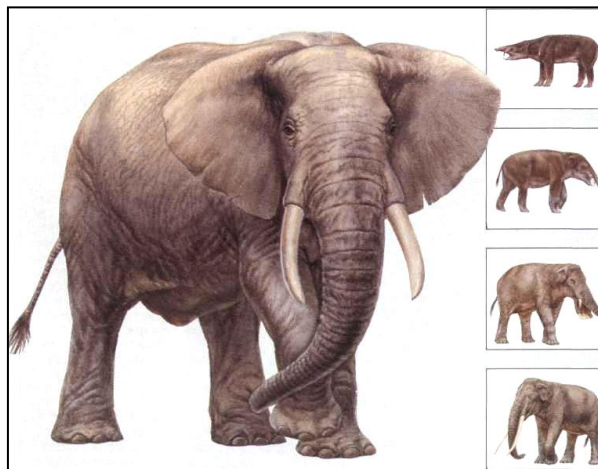
Задание 1. «Всякое же изменение, приобретенное организмом благодаря привычному употреблению, достаточно для того, чтобы произвести данное изменение, сохраняется в дальнейшем путем размножения при условии, если оно присуще обоим индивидуумам, совместно участвующим в оплодотворении при воспроизведении своего вида. Это изменение передается дальше и переходит, таким образом, ко всем индивидуумам последующих поколений, подвергающихся воздействию тех же условий, хотя потомкам уже не приходится приобретать его тем же путем, каким оно было создано». В чем расходятся, судя по этому тексту, Ламарк и Дарвин?

Задание 2. Эволюция слонов – пример _____ эволюции (рис. 15). Установите главные направления изменений предковых форм слонов, приведшие к формированию облика современного слона. Под влиянием каких факторов происходил этот процесс?

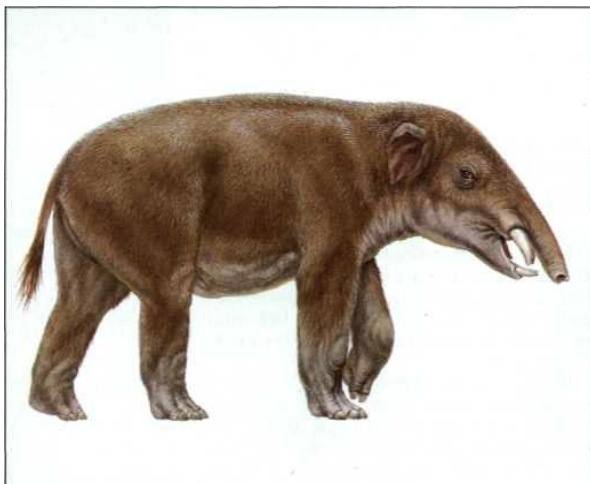
Эоцен (от 55 до 38 млн. лет назад)
меритерий



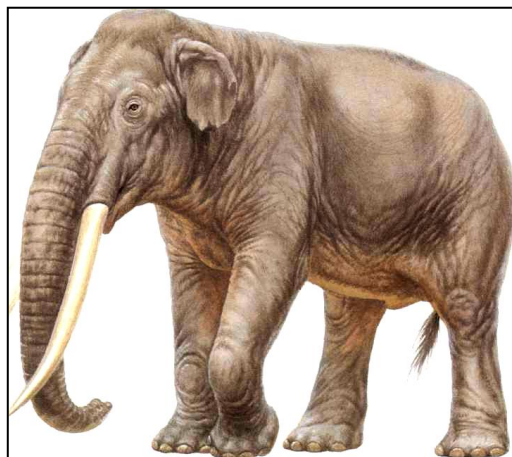
Плиоцен (от 5 до 2 млн. лет назад)
стегодон



Олигоцен (от 38 до 25 млн. лет назад) *фиомия*



Плейстоцен и голоцен (от 2 млн. лет
назад до наших дней) *слон современного
типа*



Миоцен (от 25 до 5 млн. лет назад)
платибелодон и дейнотерий

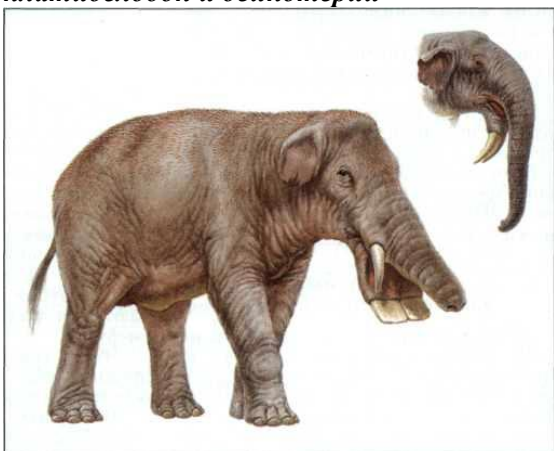


Рис. 15. Эволюция слонов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 9. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА

Цель: изучить основные положения теории эволюции Ч. Дарвина

Теория Чарльза Дарвина, известная под названием теории естественного отбора, является одной из вершин научной мысли XIX в. Однако ее значение выходит далеко за пределы своего века и за рамки биологии: теория Дарвина стала естественноисторической основой материалистического мировоззрения.

Данные для обоснования своей теории Дарвин собирал в течение многих лет. Первый очерк теории был написан уже в 1842 г., но не был опубликован в течение многих лет, на протяжении которых Дарвин продолжал собирать и анализировать новые данные. Великий труд Дарвина "Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь" вышел в свет лишь в 1859 г.

Важнейшие ее положения.

1. Организмам как в прирученном, так и в диком состоянии свойственна наследственная изменчивость. Наиболее обычной и важной формой изменчивости является неопределенная. Стимулом для возникновения изменчивости организмов служат изменения внешней среды, но характер изменчивости определяется спецификой самого организма, а не направлением изменений внешних условий.

2. В центре внимания эволюционной теории должны находиться не отдельные организмы, а биологические виды и внутривидовые группировки (популяции).

3. Все виды организмов в природе вынуждены вести жестокую борьбу за свое существование. Борьба за существование для особей данного вида складывается из их взаимодействия с неблагоприятными биотическими и абиотическими факторами внешней среды, а также из их конкуренции между собой. Последняя является следствием тенденции всякого вида к безграничному размножению и огромного "перепроизводства" особей в каждом поколении. По Дарвину, важнейшей является именно внутривидовая борьба.

4. Неизбежным результатом наследственной изменчивости организмов и борьбы за существование является естественный отбор - преимущественное выживание и обеспечение потомством лучше приспособленных особей. Хуже приспособленные организмы (и целые виды) вымирают, не оставляя потомства.

5. Следствиями борьбы за существование и естественного отбора являются: развитие приспособлений видов к условиям их существования (обуславливающее "целесообразность" строения организмов), дивергенция (развитие от общего предка нескольких дочерних видов, все большее расхождение их признаков в эволюции) и прогрессивная эволюция (усложнение и усовершенствование организации).

6. Частным случаем естественного отбора является половой отбор, который обеспечивает развитие признаков, связанных с функцией размножения.

7. Породы домашних животных и сорта сельскохозяйственных растений созданы посредством искусственного отбора, аналогичного естественному отбору, но ведущегося человеком в своих интересах.

Задание 1. Ч. Дарвин в 1871 г. писал: «Но если бы сейчас ... в каком-либо теплом водоеме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфора и доступном воздействию света, тепла, электричества и т.п., химически образовался белок, способный к дальнейшим, все более сложным превращениям, то это вещество

немедленно было бы разрушено или поглощено, что было невозможно в период до возникновения живых существ». Подтвердите или опровергните данное высказывание Ч. Дарвина. Как вы понимаете, что живое вещество с момента своего возникновения становится активным фактором собственного существования?

Задание 2. Заполните таблицу 5, сравнив искусственный и естественный отбор.

Таблица 5

Естественный и искусственный отбор

Показатели для сравнения	Искусственный отбор	Естественный отбор
1. Материал для отбора		
2. Характер индивидуальных различий у отбираемых особей		
3. Судьба особей – обладателей неблагоприятных изменений		
4. Судьба особей – обладателей благоприятных изменений		
5. Фактор отбора		
6. Характер действия отбора		
7. Скорость действия отбора		
8. Результат отбора		

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.

ТЕМА 10. КИТЕРИИ И СТРУКТУРА ВИДА

Цель: изучить структуру видов животных и растений

Вид – основная категория таксономической иерархии и одна из самых фундаментальных категорий биологии. Это обособившаяся в процессе эволюции система клонов или популяций, объединенная общими признаками (морфологическими, экологическими, биохимическими, генетическими, цитологическими ...), общим происхождением и общим географическим ареалом и достаточно четко отделенная от близких видов, как совокупностью своих признаков, так и различными изолирующими барьерами. Вид – качественный этап эволюционного процесса, потому что это – наименьшая неделимая генетически устойчивая система органического мира

Концепции вида. Методологически существующие концепции вида можно разделить на следующие:

Типологическая концепция. Вид – универсальная, реально существующая единица живой материи, морфологически однородная и неизменная. Все особи вида имеют типичный морфологический облик, а вариации представляют собой случайные отклонения, результат несовершенного воплощения идеи вида (своего рода уродства), или, как говорил Кювье, "разновидности суть только случайные подразделения вида". Когда степень изменчивости, которую можно рассматривать в качестве отклонений от "чистой идеи", превышает определенные рамки, это означает, что мы имеем дело с двумя (или несколькими) идеями, иначе говоря, с двумя (или несколькими) разными видами.

Такой концепции, восходящей к философии Платона и Аристотеля, придерживались К. Линней и его последователи. Данная концепция не соответствует позициям эволюционизма и философии диалектического материализма. Ее фатальный недостаток заключается в невозможности определить существенные свойства вида (его идею), найти наилучших "отражателей" видового типа и доказать несущественность остальных свойств.

Номиналистическая концепция. Виды реально не существуют, это чисто умозрительное понятие, изобретенное для того, чтобы легче было рассматривать совокупно большие количества особей, поскольку, по словам Ж.Б. Ламарка, "в природе нет ничего, кроме особей". Индивидуальная изменчивость непрерывна, поэтому границу между видами провести можно и здесь, и там – где угодно.

Номиналистическая концепция теоретически была обоснована в XVIII в. – ее придерживались Ж.Бюффон, Ж.Б.Ламарк и др.; имеются и современные сторонники. Основная логическая ошибка номиналистов заключается в том, что связь между сходством и родством они понимают наоборот; по их взглядам, представители одного вида сходны, потому что они родственны. Принимая номиналистическую концепцию, мы рискуем объединить в один вид особей, фенотипически сходных, но не родственных генетически и разъединить несходные, но родственные формы (например, крылатых тлей следует объединить в один таксон, бескрылых – в другой).

Политипическая концепция. Виды имеют независимую реальность и описываются статистическими характеристиками особей, составляющих локальные популяции, Вид неоднороден, дифференцирован и представляет собой системы соподчиненных единиц. Среди них основная элементарная единица – популяция. Политипическая концепция вида отличается от двух предыдущих тем, что она подчеркивает популяционный аспект

и генетическую интегрированность вида и указывает на то, что реальность вида определяется исторически сложившимся, общим для всех особей информационным содержанием его генофонда. В результате особи вида образуют, во-первых, репродуктивное единство; во-вторых, вид – это экологическое единство, которое, несмотря на то, что оно состоит из отдельных особей, взаимодействует как целое с другими видами и окружающей средой; в-третьих, вид – это генетическое единство, обладающее обширным общим генофондом.

Биологическая концепция вида – современная концепция вида, основанная на репродуктивной изоляции составляющих его популяций от других видов.

Морфологическая концепция основана на представлении о дискретности видов. Видовой ранг придается системе популяций, отделенных хиатусом (перерыв в постепенности изменения признаков) от других сходных систем популяций.

Критерии вида.

Эволюционный – вид представляет собой единое целое до тех пор, пока все составляющие его популяции эволюционируют взаимосвязано, т.е. обмениваются генами и взаимно обуславливают существование друг друга.

Генетический (репродуктивный) – вид представляет собой генетически замкнутую, репродуктивно изолированную систему, состоящую из генетически открытых подсистем – популяций. Видовая специфичность кариотипа; каждый вид характеризуется своим защищенным генофондом. Основным критерий вида – генетическое единство Эколого-географический - анализ различий экологических ниш, ограниченность видového ареала. Каждый вид существует на определенной территории, имеет свой ареал с соответствующими экологическими условиями. Каждый вид обладает видоспецифической требовательностью к экологическим факторам, вступает в специфические взаимоотношения с другими организмами, составляющими биоценоз. Каждый вид занимает в экосистеме свою экологическую нишу, которая наилучшим образом удовлетворяет его адаптациям к среде обитания.

Два вида рода *Thymus* (тимьян) из семейства губоцветных – чабрец степной и чабрец песчаный – приурочены к разным почвам: первый – к черноземам, второй – к песчаным.

Морфологический – все особи одного вида характеризуются рядом общих морфологических наследственных признаков, особи разных видов морфологически изолированы. Современный систематик в своей практической работе часто использует морфологический критерий вида, но он отдает себе отчет в относительности и недостатках этого критерия. Морфологические границы вида приходится очень сильно расширять из-за индивидуальной и географической изменчивости, возрастных и онтогенетических изменений, полового и генетического полиморфизма. Уязвимость морфологического критерия в том, что существуют явные морфологические различия между особями и популяциями, безусловно относящимися к одному виду, а также известно много примеров видов-двойников.

Физиолого-биохимический – виды отличаются биохимическими структурами, иммунологическими реакциями, своеобразием обмена веществ, физиологических процессов, поведением; между разными видами существует физиологическая изоляция.

В достаточно строгой видовой специфичности биохимических признаков позволяет наглядно убедиться сравнение разных видов на основе серологических и электрофоретических определений белков. Методы серологии и электрофореза с успехом использовались при разработке проблем систематики некоторых растений и животных (рептилий, амфибий, насекомых, моллюсков и др.). Новое и, безусловно,

перспективное направление заключается в установлении степени сходства сравниваемых видов на основе анализа нуклеиновых кислот: анализ рибосомных РНК позволил выделить архебактерий в отдельное царство органической природы.

Этологический - особенности поведения тоже могут служить хорошими видовыми признаками многих высокоорганизованных животных.

Хорошо изучены видовые различия в поведении роющих ос (Sphecidae), одиночных пчел рода Halictus, дрозophil, уток и чаек.

Микровид – генотипически однородная популяция или популяционная система, обладающая собственными отличительными признаками в группе однополых организмов (Грант, 1971).

Микропопуляция – функционально и, нередко, морфологически отличающаяся часть популяции, являющаяся самостоятельной формой приспособления вида к окружающей среде, но не способная к длительному самоподдержанию.

Надвид – условная таксономическая единица для обозначения монофилетической группы, состоящей обычно из аллопатрических группировок, морфологически явно отличающихся или обнаруживающих репродуктивную изоляцию в зоне контакта.

Подвид – таксономическая категория животных и растений. Подвид – совокупность географически (реже экологически) обособленных популяций вида, в которых большинство (75%) особей отличаются одним или несколькими (обычно морфологическими) признаками от особей других популяций того же вида (например, ель обыкновенная образует европейскую, финскую и сибирскую расы, или подвиды).

Поклоение – генерация, группа особей в популяции с одинаковой степенью родства по отношению к общим предкам (например, у человека – родители, дети и внуки – три последовательных поколения) или одновременно развивающихся в течение сезона (например, генерация, или поколение, насекомых).

Полувид – географическая или экологическая раса, которая почти достигла состояния "молодого вида", характеризующаяся достаточной морфофизиологической, географической, экологической, а в ряде случаев и репродуктивной особенностями.

Задание 1. Рассмотрите морфологические признаки разных видов синиц (большая синица, гаичка буроголовая, синица хохлатая, лазоревка), выявите их отличительные признаки и заполните таблицу 6. На чем основан морфологический критерий определения вида? Почему для систематики морфологический критерий является недостаточным? Применим ли морфологический критерий для видов двойников?

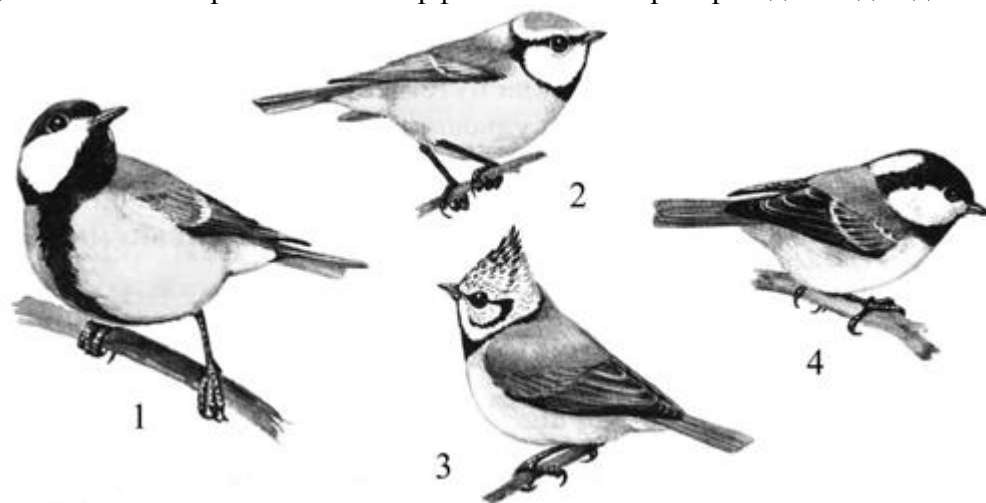


Рис.16. Виды синиц (1. большая, 2. лазоревка, 3. хохлатая, 4. гаичка)

Таблица 6.

Сравнительная характеристика видов синиц

Виды синиц	Большая синица	Гаичка буроголовая	Синица хохлатая	Лазоревка
Длина тела				
Наличие "шапочки"				
Наличие хохолка				
Окраска темени				
Окраска брюшка				
Особенности биологии				

Задание 2. Дайте определение вида. Из предлагаемого перечня признаков выберите соответствующие основным критериям вида признаки и заполните таблицу 7.

Признаки для анализа: 1) ареал вида; 2) размеры, форма тела, окраска; 3) нескрещиваемость с особями другого вида; 4) специфичность синтетических процессов; 5) приспособленность к определенным условиям существования; 6) набор хромосом и состав ДНК; 7) образ жизни; 8) специфическое поведение; 9) определенные сроки размножения; 10) тип питания и избирательность в питании; 11) суточная активность; 12) строение белковых молекул; 13) особенности строения и формула зубов; 14) частота возникновения мутаций; 15) средний показатель численности; 16) размер яиц (икринок); 17) существование географических рас и их число; 18) сумма эффективных температур развития (для пойкилотермных); 19) средняя продолжительность жизни особей; 20) забота о потомстве; 21) экологический спектр вида; 22) строение семян; 23) плодовитость; 24) температура тела (у теплокровных); 25) норма реакции генотипа на температурные колебания.

Таблица 7

Критерии вида

Критерии вида	Признаки и другие характеристики
Генетико-репродуктивный	
Физиолого-биохимический	
Морфологический	
Этологический	
Экологический	
Географический	

Задание 3. Обитающая в разных районах Евразии обыкновенная лисица образует несколько популяций. Особи северных популяций, распространенные в лесной зоне, самые крупные. Лисы степей и пустынь мельче. Еще мельче лисы, живущие в среднеазиатских пустынях, а самые мелкие лисы обитают в Афганистане, Пакистане, Индии. Замечено, что длина хвоста и ушей также постоянно меняется, но только в обратной зависимости: чем южнее обитают лисы, тем длиннее у них хвост и уши. В чем причина таких приспособительных изменений у лисы? Действие каких экологических правил в системе «организм-среда» здесь проявляется? (правила назовите и сформулируйте полностью). Возможно ли в будущем видообразование у обыкновенной лисицы, и какой сценарий Вы можете предположить?

Задание 6. Три вида клестов внешне довольно трудно различимы: это клест-еловик, клест-сосновик и белокрылый клест. Первый вид широко распространен как в Старом, так и в Новом Свете, населяет еловые и смешанные леса. Его тонкий клюв идеально приспособлен для добывания семян из еловых шишек. Клест-сосновик обитает в Скандинавии и в Северной Азии, имеет массивный клюв, приспособленный для шелушения твердых сосновых шишек; он встречается, в основном, в сухих высокоствольных сосновых лесах, реже – в елово-сосновых лесах и сосняках на болотах. Белокрылый клест, распространенный и в Старом и в Новом Свете, имеет средней толщины клюв, помогающий добывать семена, главным образом, из шишечек лиственницы. Как Вы думаете, что способствовало видообразованию клестов из исходной формы?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 11. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР – ДВИЖУЩИЙ И НАПРАВЛЯЮЩИЙ ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ

Цель: изучить действие естественного отбора на живые организмы

Адаптивная ценность генотипа – способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях. Она характеризует степень относительной приспособленности генотипа и обозначается «W». При $W=0$ передача генетической информации индивидуума следующему поколению отсутствует и аллель исчезает из популяции; при $W=1$ возможно образование максимального числа гамет с данным наследственным признаком (полностью реализуются потенциальные возможности к размножению).

Групповой отбор – отбор на уровне сообщества. В отличие от сопряженной эволюции организмы группы не обязательно связаны тесными взаимоотношениями.

Групповой отбор ведет к сохранению признаков, благоприятных для группы в целом, даже если они неблагоприятны для конкретных носителей этих признаков.

Давление естественного отбора – степень преимущества или недостатка тех форм в основном генотипе, на которые, в смысле определения вероятности достижения ими репродукционного возраста, действует рассматриваемый положительный или отрицательный отбор; при этом максимальным давлением отбора будет 100%-ное достижение репродукционного возраста отбираемой формы при полном устранении всех остальных за одно поколение.

Движущий отбор – направленный отбор, одна из форм естественного отбора, благоприятствующая лишь одному направлению изменчивости и не благоприятствующая всем остальным ее вариантам. Проявляется при изменении условий существования. Давление отбора направлено в пользу особей, имеющих отклонения от средней нормы в сторону либо усиления, либо ослабления проявления признака. В результате действия движущего отбора происходит смещение средней нормы, возникает новая средняя норма, вместо старой, которая перестает отвечать изменившимся условиям жизни. Под контролем движущего отбора генофонд популяции изменяется как целое, т.е. не происходит дивергенции дочерних форм (филетическая эволюция), в генофонде популяции накапливаются и распространяются мутации, обеспечивающие изменение фенотипа в данном направлении.

Утрата признака – обычно результат действия движущего отбора – в условиях функциональной непригодности органа (или его части) естественный отбор способствует его редукции. Утрата крыльев у пещерных животных, корней и листьев у растений паразитов – примеры действия движущего отбора в направлении редукции органов.

Выработка у микроорганизмов, насекомых, мышевидных грызунов устойчивости к антибиотикам и ядохимикатам – убедительный пример движущего отбора.

Дестабилизирующий отбор – одна из форм естественного отбора. Отбор становится дестабилизирующим тогда, когда под его давление попадают системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза, что случается, по-видимому, всегда при встрече с новыми, не освоенными видом стрессорными факторами или при повышении интенсивности уже освоенных видом стрессоров. Дестабилизирующий отбор, будучи формально движущим отбором, по существу ведет к резкому нарушению систем, регулирующих развитие организмов, и к повышению их изменчивости, которая в

естественных условиях становится исходным материалом для осуществления в дальнейшем движущей или стабилизирующей формы отбора. Дестабилизирующий отбор — важный фактор эволюции, значительно ускоряющий ее темпы.

Дизруптивный отбор, разрывающий отбор — одна из форм естественного отбора, благоприятствующая двум или нескольким направлениям изменчивости (классам фенотипов), но не благоприятствующая среднему (промежуточному) состоянию признака (фенотипа). Дизруптивный отбор проявляется в изменяющихся условиях. Давление отбора направлено против особей, имеющих среднюю выраженность признака, в пользу организмов, обладающих крайними отклонениями. В результате действия дизруптивного отбора возникает разрыв нормы реакции и образование двух новых средних норм вместо старой, переставшей соответствовать окружающей среде. При действии дизруптивного отбора внутри популяции обычно возникает полиморфизм (гетерозиготный полиморфизм) — несколько отчетливо различающихся фенотипических форм. Если же разные направления дизруптивного отбора обусловлены различиями условий внешней среды в разных частях ареала данного вида, то населяющие их аллопатрические популяции приобретают устойчивые фенотипические и генотипические различия, имеющие приспособительное значение. При снижении возможности скрещивания между такими популяциями в результате изоляции друг от друга происходит их дальнейшая дивергенция, вплоть до обособления в качестве новых видов.

Задание 1. Стабилизирующая форма отбора направлена на сохранение установившегося в популяции среднего значения признака. Что происходит в данном случае с мутациями? Какие мутации будут сохраняться, а какие исчезать под действием данной формы отбора?

Задание 2. Установите соответствие между результатом отбора (из нижеследующего списка) и типом естественного отбора:

- а) при длительном произрастании в горах семена горной формы одуванчика утратили способность образовывать долинную модификацию;
- б) в результате загрязнения атмосферы в популяции березовой пяденицы стали преобладать меланистические (с темными крыльями) особи;
- в) в популяциях усачей (*Evodinus interrogationis*) и божьих коровок (*Harmonia axyridis*) одновременно существуют особи, различающиеся по окраске переднеспинки и надкрылий, а также по количеству и степени слияния пятен на этих частях тела;
- г) микроорганизмы и многие насекомые в последние годы проявляют высокую степень устойчивости к ядохимикатам;
- д) бабочки парусники *Papilio dardanus* имеют три мимикрирующие формы, каждая из которых имитирует определенный несъедобный вид бабочек-данаид;
- е) на некоторых континентах и островах Земли, в глубоких водах океанов и по сей день существуют виды — реликты давних эпох;
- ж) современные лошади и слоны возникли в ходе филогенетической эволюции под воздействием отбора;
- з) заяц Алена (юг Центральной Америки) имеет более длинные уши и конечности по сравнению с полярным зайцем (север Канады).

Задание 3. Десять подвидов (географических рас) популяции *Larus argentatus-fuscus* (серебристая чайка) образуют непрерывное кольцо, которое тянется от Британских

островов через Скандинавию, Россию, Берингов пролив, Аляску и Канаду и возвращается к Британским островам с другой стороны. Если бы подвиды, обитающие в районе Берингова пролива и Аляски, исчезли, какое это имело бы значение для популяции?

Задание 4. Будет ли происходить естественный отбор в гомогенной популяции, состоящей из однородных особей, например у дочерних растений вегетативно размножившихся корневищных злаков? Ответ поясните.

Задание 5. Можно ли считать все причины, вызывающие гибель организмов, естественным отбором? Каковы причины вымирания организмов? Ответ поясните примерами.

Задание 6. Ч. Дарвин писал, что естественный отбор – это не только переживание и сохранение наиболее приспособленных признаков, но самое главное – это оставление такими организмами потомства. Объясните, почему последнее является непременным условием процветания вида.

Задание 7. Какая птица достигнет большего эволюционного успеха:

- 1) откладывает 9 яиц, вылупляется 8 птенцов, размножаются 2;
- 2) откладывает 2 яйца, вылупляется 2 птенца, размножаются 2;
- 3) откладывает 5 яиц, вылупляется 5 птенцов, размножаются 3;
- 4) откладывает 9 яиц, вылупляется 9 птенцов, размножаются 3;
- 5) откладывает 7 яиц, вылупляется 5 птенцов, размножаются 4.

Задание 8. Обитающие на стволах деревьев гусеницы имели коричневую окраску тела. В результате мутационного процесса на стволах появились особи с зеленоватой окраской тела, которые были хорошо заметны и элиминировались птицами. В дальнейшем гусеницы стали питаться листьями и поселились в кроне деревьев. Какие изменения произойдут в популяции гусениц? Какую роль будет в этом процессе играть естественный отбор?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.

ТЕМА 12. ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА (ПРОСМОТР ВИДЕОФИЛЬМА)

Цель: изучить эволюцию человека

Человек, анатомически сходный с современным, появился и эволюционировал на протяжении последнего миллиона лет. Признаком, отделяющим человекообразных обезьян от людей, считается масса мозга, равная 750 г. Именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок. Речь способствовала более эффективному взаимодействию членов первобытного стада в трудовых процессах, передаче накопленного опыта от поколения к поколению, т. е. обучению. Возникновение речи решающим образом повлияло на развитие процесса мышления, совершенствование труда как коллективной формы деятельности, на эволюцию общественных отношений.

В процессе становления человека условно выделяют три стадии: древнейшие люди, древние люди, современные люди.

Древнейшие люди. Известно несколько форм древнейших людей: питекантроп, сицантроп, гейдельбергский человек и др. Питекантропы жили 800—400 тыс. лет назад. Они отличались мощными надбровными валиками, отсутствием подбородочного выступа, массивной нижней челюстью, низким и покатым лбом. Объем мозговой коробки колебался от 850 до 1100 см. Питекантропы обладали костями конечностей, ничем не отличающимися от современного человека, но имели ряд примитивных черт: небольшой сосцевидный отросток височной кости, широкие, плоские носовые кости, большие коренные зубы и развитые клыки. Наличие прогрессивных и примитивных черт строения позволяет рассматривать питекантропа как промежуточную форму между австралопитеками и родом Номо—человек. Более развитой формой древнейших людей является синантроп (питекантроп пекинский), появившийся около 400 тыс. лет назад. У синантропа средний объем мозговой коробки достигал 1075 см, увеличилась высота черепной коробки, уменьшились размеры нижней челюсти и коренных зубов, и появился еще слабо выраженный подбородочный выступ. Древнейшие люди успешно охотились на буйволов, шерстистого носорога, мамонтов, оленей, птиц и др. С помощью отесанных камней люди разделяли убитых животных и использовали огонь для приготовления пищи. Одновременно существовало довольно много форм древнейших людей, стоявших на разных ступенях развития и эволюционировавших в разных направлениях (в том числе и в направлении гигантизма). Наиболее перспективным направлением эволюции явилось дальнейшее увеличение объема мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование орудий труда. Все другие формы, в том числе гиганты, быстро вымерли.

Древние люди. Эта форма гоминид получила название по имени долины Неандерталь (Германия). Неандертальцы появились около 200 тыс. лет назад. Изучение скелетов показывает, что между разными группами неандертальцев, заметно отличавшихся по строению, существовал непрерывный обмен генами (в результате скрещивания). При всем разнообразии их строения можно выделить две эволюционные линии.

Одна линия шла в направлении мощного физического развития. Это были существа с низким скошенным лбом, низким затылком, сплошным надглазничным валиком, слаборазвитым подбородочным выступом, крупными зубами. При сравнительно небольшом росте (155—165 см) они обладали чрезвычайно мощно развитой мускулатурой.

Масса мозга составляла 1300—1500 г. По-видимому, неандертальцы владели зачаточной членораздельной речью. Эти люди были распространены в Европе в ледниковую эпоху (50 тыс. лет назад).

Другая эволюционная линия неандертальцев характеризовалась более тонкими чертами — меньшим размером надбровных валиков, высоким лбом, более тонкими челюстями и более развитым подбородком. В общем физическом развитии они уступали первой группе. Но взамен у них значительно увеличился объем лобных долей головного мозга. Эта группа неандертальцев боролась за существование через развитие внутригрупповых связей при охоте, разделении обязанностей внутри стада, при добыче пищи, защите от врагов и неблагоприятных природных условий, т. е. через объединение сил отдельных особей, имели различные орудия труда. Этот эволюционный путь и привел к появлению 35—40 тыс. лет назад вида *Homo sapiens* — человек разумный. В конце ледникового периода современный человек проник в Европу. Некоторое время неандертальцы и первые современные люди сосуществовали, а затем примерно 28 тыс. лет назад неандертальцы были окончательно вытеснены первыми современными людьми — кроманьонцами.

Первые современные люди. Кроманьонцы были высокого роста — до 180 см. с высоким лбом. Объем черепной коробки достигал 1600 см. Сплошной надглазничный валик отсутствовал. Кроманьонцы владели членораздельной речью, о чем свидетельствует хорошо развитый подбородочный выступ. Хорошо развитый мозг, общественный характер труда обусловили резкое уменьшение зависимости человека от внешней среды. Ножи, резцы, наконечники стрел и копий кроманьонцев были гораздо более совершенными, чем орудия неандертальцев. Сохранившиеся от того времени наскальные рисунки, фигурки, вырезанные из кости, свидетельствуют о появлении абстрактного мышления и попытках отражения окружающей их действительности в художественных образах. Эволюция человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и приобрела социальный характер. Основные этапы эволюции человека изображены на схеме. Современный этап эволюции человека

Человечество в настоящее время представлено одним видом *Homo sapiens* (Человек разумный). Однако этот вид неоднороден. Он полиморфный и состоит из трех больших и множества мелких переходных рас — биологических групп, отличающихся мелкими морфологическими признаками. К таким признакам относятся: тип и цвет волос, цвет кожи, глаз, форма носа, губ, лица и головы, пропорции тела и конечностей.

Расы появились в результате расселения и географической изоляции предков современных людей в разных природно-климатических условиях. Расовые признаки наследственны, Они возникли в далеком прошлом под непосредственным влиянием среды и носили адаптивный характер. Выделяют следующие большие расы.

Негроидная (австрало-негроидная, или экваториальная) раса характеризуется темным цветом кожи, курчавыми или волнистыми волосами, широким и мало выступающим носом, толстыми губами и темными глазами. До эпохи колонизации эта раса была распространена в Африке, Австралии и на островах Тихого океана.

Европеоидная (евро-азиатская) раса отличается светлой или смуглой кожей, прямыми или волнистыми волосами, хорошим развитием волосяного покрова на лице у мужчин (борода и усы), узким выступающим носом, тонкими губами. Представители этой расы расселены в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии.

Для монголоидной (азиатско-американской) расы характерны смуглая или светлая кожа, прямые, часто жесткие волосы, уплощенное широкое лицо с сильно выступающими скулами, средняя ширина губ и носа, заметное развитие эпикантуса.

Первоначально эта раса заселяла Юго-Восточную, Восточную, Северную и Центральную Азию, Северную и Южную Америку.

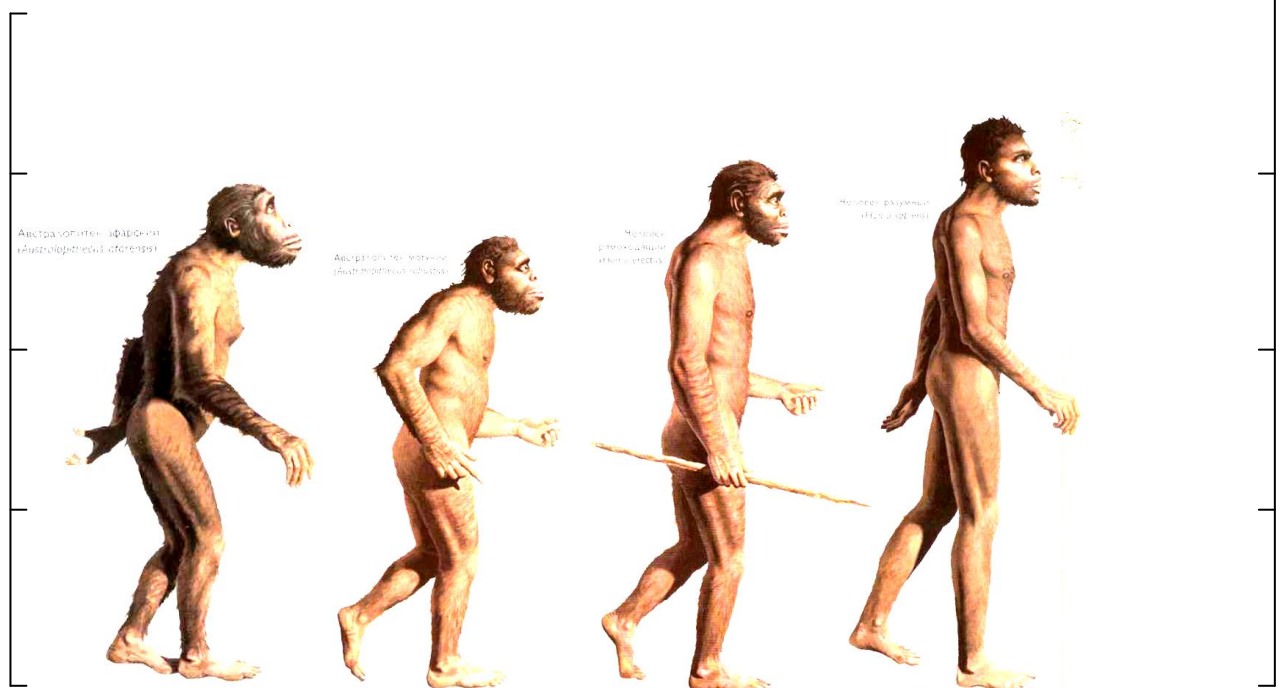
Хотя большие расы заметно отличаются друг от друга по комплексу внешних признаков, они связаны между собой рядом промежуточных типов, незаметно переходящих один в другой.

Как уже отмечалось, расовые особенности наследственны, и, по-видимому, часть из них в прошлом носила адаптивный характер. Так, темная кожа негроидов предохраняет организм от ярких солнечных лучей; в курчавых волосах создаются воздушные прослойки, защищающие от жары. Широкий нос и толстые вздутые губы с большой поверхностью слизистых оболочек способствуют быстрому испарению влаги с высокой теплоотдачей. Светлая кожа европеоидов пропускает ультрафиолетовые лучи и этим способствует синтезу витамина D, предохраняя человека от рахита. Узкий выступающий нос обеспечивает согревание вдыхаемого воздуха. Некоторые признаки монголоидов являются результатом адаптации к суровому, часто с пылевыми бурями климату Центральной Азии.

О биологическом единстве человеческих рас свидетельствуют:

1. отсутствие генетической изоляции и неограниченные возможности скрещиваний с образованием плодovитого потомства;
2. равноценность рас в биологическом и психологическом отношении;
3. наличие переходных рас между большими расами, совмещающими признаки двух соседних.
4. локализация на втором пальце кожных узоров типа дуг (у человекообразных обезьян — на пятом); у всех представителей рас одинаковый характер расположения волос на голове и другие морфофизиологические признаки.

Задание 1. Придумайте простые значки (или другие обозначения), с помощью которых Вы бы наглядно показали на рисунке 48 основные морфометрические параметры (рост, масса, или объем мозга), характерные черты образа жизни (использование огня, орудий) и распространение на планете для каждой стадии



эволюции человека.

Австралопитек Человек умелый Неандерталец Кроманьонец

Задание 2. Возможно ли «очеловечивание» обезьян в наше время?

Задание 3. Объясните различия между расами современного человека с позиций эволюционного учения?

Задание 4. Некоторые фантасты считают, что у будущего человека будет огромная голова и небольшое туловище. Возможен ли такой путь эволюционного развития для человека?

Задание 5. Из маленького африканского ростка развилось раскидистое древо современного Человечества (рис. 49). Чарльз Дарвин еще не мог знать, сколь сложен и многогранен был этот процесс, о котором нам поведала наука XX-XXI века, однако именно дарвиновская симиальная теория заложила основу будущих достижений, направив научные исследования нескольких поколений на правильный и плодотворный путь.

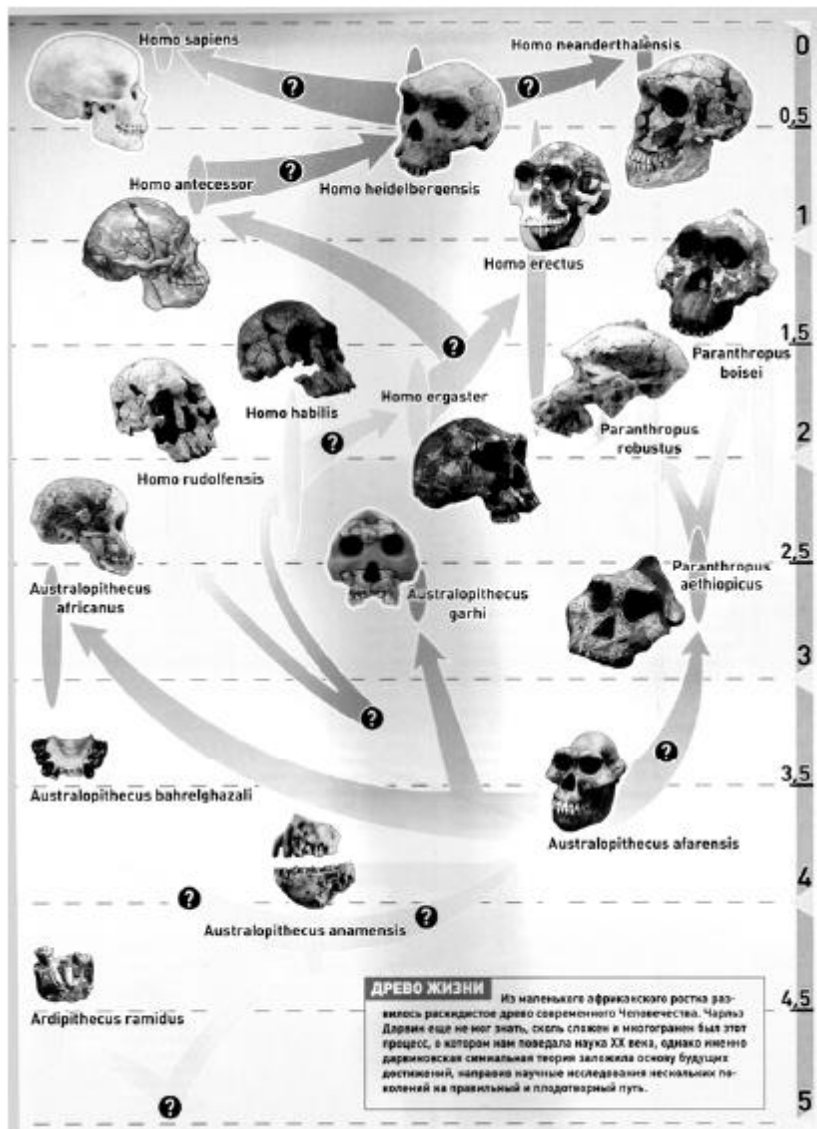


Рис. 49. Филогенетическое древо эволюции человека

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. – 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. – М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. – 667 с., Т. 2. – 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. – Минск: Лексис, 2010. – 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. – М.: Изд-во МГУ, 2010. – 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. – М.: Прогресс, 2005. – 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. – 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. – Л.: Наука, 1944. – 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. – М.: Мир, 1978. – 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. – М.: «Высшая школа», 1963. – 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. – М.: ТНИ КМК, 2005. – 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. – 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. – М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. – М.: Наука, 1990. – 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. – М.: Мир., 1981. – 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. – Л.: Наука, 1975. – 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. – М.: Просвещение, 1988. – 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. – Самара: СНЦ РАН, 1999. – 396 с.

ТЕМА 13. КОНЦЕПЦИЯ ГАМЕТНОГО РЕЗЕРВУАРА

Цель: изучить концепцию гаметного резервуара

Допустим, что по рассматриваемому признаку наблюдается *панмиксия* – свободное скрещивание, при котором данный признак не влияет на образование брачных пар. В этом случае любая особь с определенным гено/фенотипом может скрещиваться с любой особью с любым другим гено/фенотипом. Тогда зиготы образуются при попарном объединении гамет случайным образом. Такой подход к изучению микроэволюционных процессов называется *концепцией гаметного резервуара*.

В рассматриваемой эволюционной модели мы игнорируем половой отбор, сущность которого заключается в неслучайном образовании брачных пар. Разумеется, в реальных природных популяциях протекают более сложные процессы воспроизведения генотипов. Например, одни сочетания аллелей образуются с большей вероятностью, а другие – с меньшей. Для учета влияния полового отбора в модель вводятся *коэффициенты ассортативности, коэффициенты инбридинга* и другие дополнительные показатели.

Задание 1. К числу важнейших адаптаций относятся морфологические адаптации, например, разнообразные типы окраски (покровительственные, предостерегающие). Изучите коллекции насекомых, познакомьтесь с иллюстрациями в различных источниках и заполните таблицу 8.

Таблица 8

Защитная окраска у насекомых

Виды насекомых	Окраска тела (крыльев)	Защитные свойства окраски	Тип окраски
Бабочка лимонница			
Углокрыльница с-белое (низ крыльев)			
Кузнечик зеленый			
Кобылка трескучая			
Медведица кайя			
Жук божья коровка			
Гусеница пяденицы			
Клоп-солдатик			
Итальянский клоп			
Щавелевый клоп			
Колорадский жук			
Сосновый слоник			
Шмель земляной			
Бабочка пестрянка			
Шершень			
Гусеница махаона			
Гусеница гарпии			
Богомол			
Сосновый бражник			

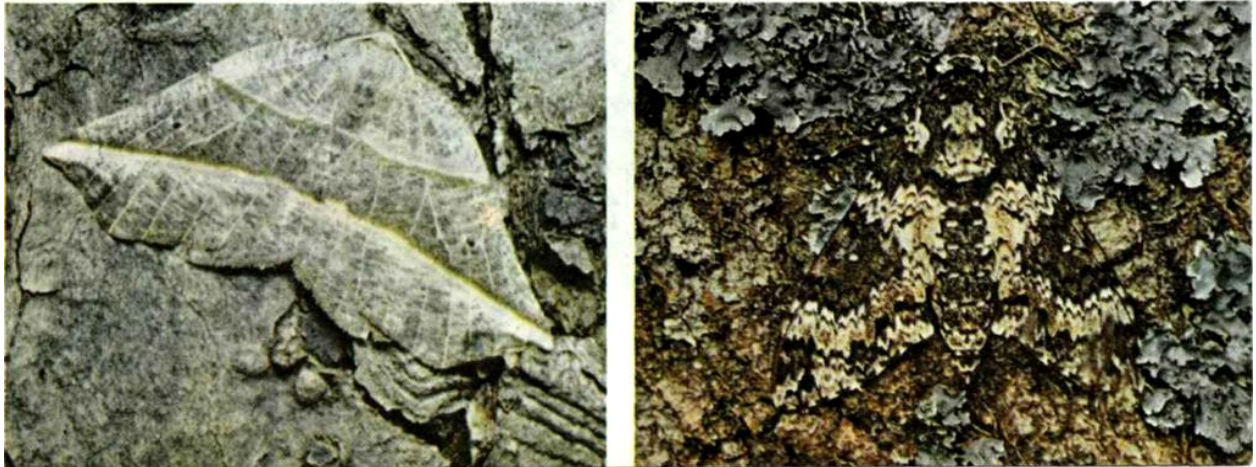


Рис. 17. Покровительственная окраска у бабочки *пяденицы* (слева) и *бражника* (справа)

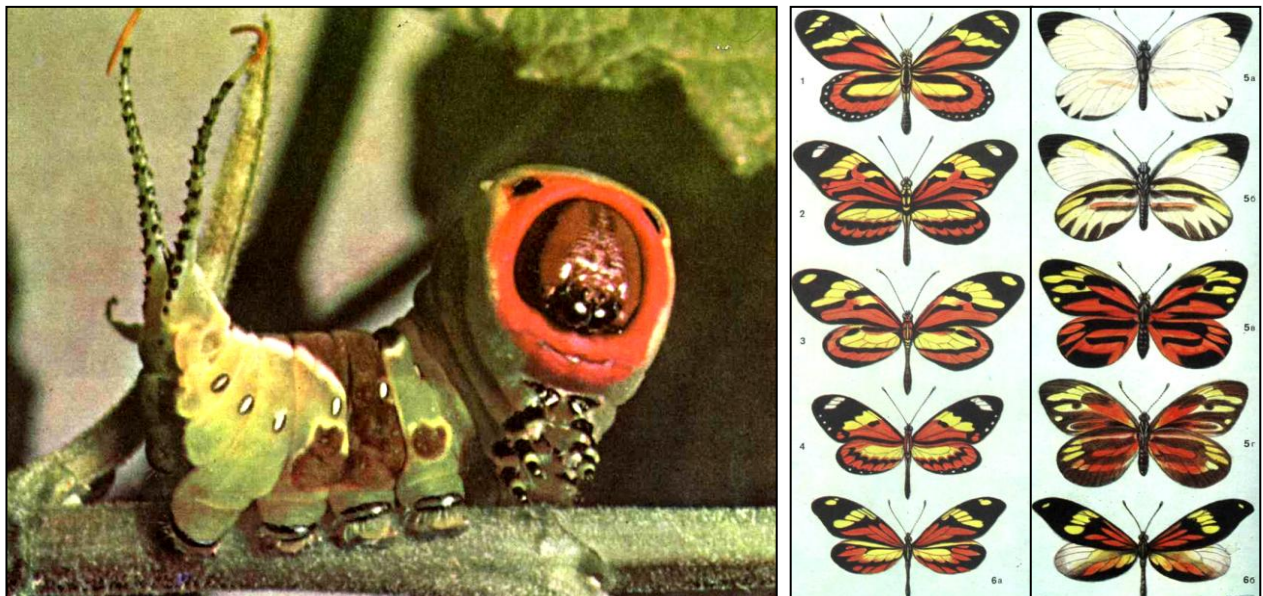


Рис. 18. Предостерегающая окраска и поза угрозы у гусеницы *большой гарпии* и мимикрия у бабочек (слева: бабочки *геликониды* – модели, справа: бабочки *белянки* – имитаторы)

Задание 2. Особый тип защитных морфологических адаптаций – маскировка. Один из способов маскировки – возникновение сходства животного с каким-либо предметом (лист, сучок или веточка, камень, морские водоросли). Воспользуйтесь коллекциями насекомых, литературными данными для других животных и приведите примеры маскировки, указав объекты сходства.

Задание 3. Известно два основных типа мимикрии – *бейтсовская* и *мюллеровская*. В чем отличия между этими типами мимикрии? Из предложенного списка выберите модель и имитатора (имитаторов) и внесите данные в таблицу 9.

Оса германская, американский уж, шмель, стеклянная тополевая, журчалка осовидная, шмелевидная журчалка, гадюка, бражник шмель, большой сосновый рогохвост, коралловый аспид, шершень, ящерица веретеница.

Таблица 9

Модель	Имитатор	Основные цвета окраски

Задание 4. Самый удивительный актер в животном мире – многоликий осьминог, способный изобразить ската-хвостокола, морскую змею, рыбу собачку, актинию, рака-богомла и других животных. В его репертуаре, по меньшей мере, 15 ролей. Он способен изменять не только окраску, но и форму тела и поведение. Одна из самых впечатляющих пантомим – «морская змея». При появлении хищника осьминог погружает шесть щупалец в воду, а двумя другими изображает извивающуюся ленту. Имитируя камбалу, он расплывается по грунту, спрятав под себя щупальца, и становится светло-коричневым. Подражая манере камбалы плавать, он выталкивает из своей воронки воду и движется планирующими скачками у самого дна. Как Вы думаете, можно ли считать такие уникальные способности формой мимикрии? Ответ обоснуйте.

Задание 5. Примером сложной адаптации является насекомоядность у некоторых растений. Как Вы представляете процесс исторического развития такой адаптации?

Задание 6. На рис. 19 изображены клювы разных видов птиц. Исходя из особенностей строения клюва определите, чем питаются эти птицы и каким образом они добывают пищу.



Рис. 19. Многообразие клювов птиц в связи с особенностями их питания

Задание 7. Изучите особенности строения ротового аппарата разных насекомых. Как называются и к какому типу пищи приспособлены ротовые органы: **жук-жужелица бабочка, шмель, комар-пикун, клоп.**

Задание 8. Раскройте понятия «**преадаптация**» и «**постадаптация**». Приведите примеры. Что такое относительность целесообразности в живой природе?

Задание 9. Приведите примеры морфологических адаптаций, возникших у представителей разных групп животных (рыбы, пингвины, ластоногие, китообразные) в связи с обитанием в водной среде или вторичным переходом в водную среду.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 14. СТАТИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Цель: получить навыки расчета статистики популяций

Элементарной единицей эволюции является популяция (каждая популяция обладает собственной эволюционной судьбой).

Популяция – это...

- самовоспроизводящаяся группировка особей одного вида,
- более или менее изолированная от других подобных группировок,
- населяющая определенный ареал в течение длительного ряда поколений,
- образующая собственную генетическую систему,
- формирующая собственную экологическую нишу

(по А.В. Яблокову, 1987).

Подобная популяция является элементарной (минимально возможной). Фактически существуют популяционные системы (метапопуляции), образованные множеством элементарных популяций, более или менее связанных между собой. Поэтому популяции – это генетически открытые системы, способные к частичному обмену генетическим материалом.

К основным характеристикам популяции относятся: численность (плотность), рождаемость, смертность, относительный и абсолютный прирост численности (плотности).

Каждая популяция характеризуется определенной *генетической, экологической, половозрастной* и *хорологической* (пространственной) *структурой*.

При относительной устойчивости перечисленных характеристик в течение длительного ряда поколений популяция называется *стационарной*.

Описание изменчивости признаков.

В простейших эволюционных моделях описание эволюции сводится к описанию изменения частот вариантов дискретных признаков. Каждый такой признак должен обладать рядом особенностей:

1. Моногенное наследование (один ген – один признак).
2. Все особи с данным генотипом не должны различаться по фенотипу (100%-ная экспрессивность и 100%-ная пенетрантность).
3. Отсутствие модификационной изменчивости (дисперсия признака должна стремиться к нулю).

Большинство морфологических признаков не отвечает выдвинутым требованиям. Поэтому современная популяционная генетика обычно изучает биохимические признаки: ферменты (полипептиды) и нуклеиновые кислоты.

Идеальная популяция.

Существует множество типов реальных популяций (точнее, на свете не существует двух одинаковых популяций). Изучить все популяции всех видов невозможно. Поэтому в теории эволюции обычно рассматриваются абстрактные популяции, которые обладают наиболее существенными чертами реальных популяций.

В простейших эволюционных моделях рассматриваются популяции, обладающие следующими чертами:

1. Популяция является независимой: она полностью изолирована от других популяций данного вида и способна воспроизводить все свои характеристики на протяжении ряда поколений.

2. Популяция образована диплоидными бипарентальными организмами (то есть организмами, которые размножаются половым путем, а каждая особь имеет мать и отца).

3. Воспроизведение популяции (смена поколений) характеризуется дискретностью: размножение особей происходит один раз, после чего родители погибают. Это явление называется моноциклическостью у животных и монокарпичностью у растений.

4. Рассматриваемый признак не влияет на образование брачных пар. Это явление называется панмиксией («свободным скрещиванием»), а популяция называется панмиктической.

5. При размножении образуется гаметный резервуар, включающий банк женских гамет и банк мужских гамет; встреча гамет и формирование зигот происходит случайным образом.

Концепция *гаметного резервуара*.

Допустим, что по рассматриваемому признаку наблюдается *панмиксия* – *свободное скрещивание*, при котором данный признак не влияет на образование брачных пар. В этом случае любая особь с определенным гено/фенотипом может скрещиваться с любой особью с любым другим гено/фенотипом. Тогда зиготы образуются при попарном объединении гамет случайным образом. Такой подход к изучению микроэволюционных процессов называется *концепцией гаметного резервуара*.

В рассматриваемой эволюционной модели мы игнорируем половой отбор, сущность которого заключается в неслучайном образовании брачных пар. Разумеется, в реальных природных популяциях протекают более сложные процессы воспроизведения генотипов. Например, одни сочетания аллелей образуются с большей вероятностью, а другие – с меньшей. Для учета влияния полового отбора в модель вводятся *коэффициенты ассортативности*, *коэффициенты инбридинга* и другие дополнительные показатели.

Идеальная популяция характеризуется...

- стационарностью,
- бесконечно большой численностью,
- панмиксией, равноправием женских и мужских гамет,
- отсутствием мутаций,
- отсутствием естественного отбора,
- полной изолированностью от других популяций данного вида.

Генетическая структура идеальной популяции.

Генетическая структура популяций определяется исходным соотношением аллелей, естественным отбором и элементарными эволюционными факторами (мутационный процесс и давление мутаций, изоляция, популяционные волны, генетико-автоматические процессы и др.). Для описания генетической структуры популяций используются термины «аллелофонд» и «генофонд».

Аллелофонд популяции – это совокупность аллелей в популяции.

В простейшем случае рассматриваемый признак определяется двумя аллелями одного гена: A и a . Такое определение признака называется моногенным диаллельным. В этом случае структура аллелофонда описывается уравнением: $p_A + q_a = 1$.

В этом уравнении символом p_A обозначается относительная частота аллеля A , символом q_a – относительная частота аллеля a . В популяции с общей численностью особей $N_{\text{общ}}$ и известной численностью особей с генотипами AA , Aa , aa относительные частоты аллелей рассчитываются по формулам:

Термин генофонд употребляется в разных значениях.

Основоположник учения о генофонде и геногеографии *Александр Сергеевич Серебровский* называл генофондом «совокупность всех генов данного вида..., чтобы подчеркнуть мысль о том, что в лице генофонда мы имеем такие же национальные богатства, как и в лице наших запасов угля, скрытых в наших недрах».

Однако это выражение в настоящее время обычно используется как определение генетического потенциала.

В популяционной генетике *генофондом* называют совокупность всех *генотипов* в популяции.

Задание 1. В одном из степных заповедников на площади 250 га насчитывалось 370 особей сурков-байбаков, распределенных по возрасту следующим образом: новорожденных – 118, годовалых – 49, двухлетних – 50, трехлетних и старше – 153. Спустя два года на участке было 488 особей, и среди них новорожденных – 122, годовалых – 83, двухгодовалых – 78, остальные – старше.

Начертите возрастную пирамиду популяции.

Изменилась ли возрастная структура популяции? Какова смертность молодых особей за этот период?

Задание 2. На рис. 20 показано процентное соотношение численности половозрелых самцов и самок различного возраста в популяции травяной лягушки.

$$p(A) = \frac{2 \times N(AA) + N(Aa)}{2 \times N_{\text{общ}}} ; \quad q(a) = \frac{2 \times N(aa) + N(Aa)}{2 \times N_{\text{общ}}} ; \quad \text{или } q(a) = 1 - p(A)$$

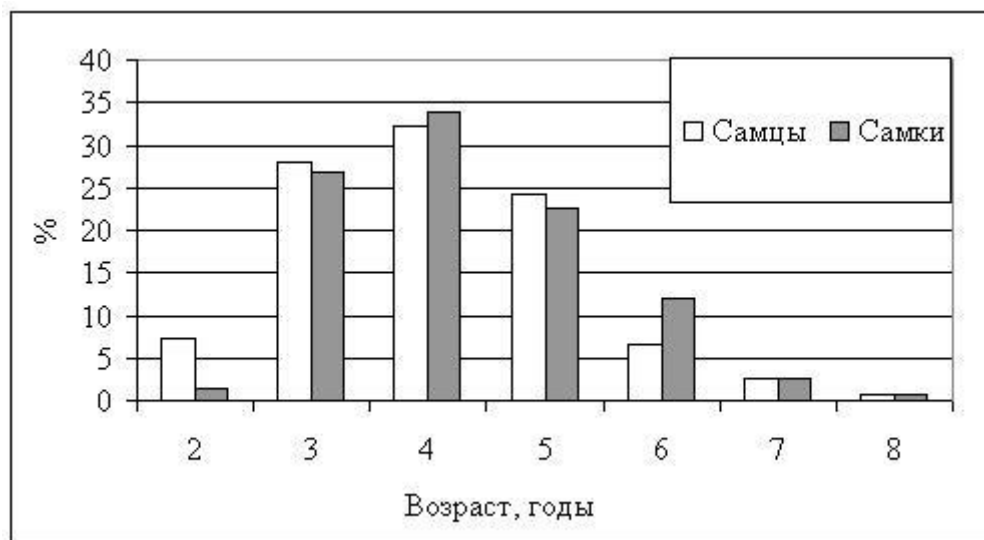


Рис. 20. Соотношение половозрелых самцов и самок разных возрастов в популяции травяной лягушки.

Изучив рисунок, сравните скорость полового созревания самцов и самок. Объясните различия в соотношении полов половозрелых особей разных возрастов.

В каком возрасте, преимущественно, особи травяной лягушки достигают половой зрелости?

Задание 3. В лесоводстве принято выделять следующие возрастные группы деревьев: *p* – всходы; *j* – ювенильные особи; *im* – имматурные особи; *v* – виргильные особи; *g* – генеративные особи; *s* – сенильные особи.

Соотношение числа особей в прегенеративном (*p, j, im, v*) и в генеративном возрасте (*g*) является показателем восстановления популяции (*I*):

$$I = \frac{I_{pr}}{I_{gen}} \cdot 100,$$

где *I* – индекс восстановления, %; *I_{pr}* – сумма растений в прегенеративном периоде, шт./га; *I_{gen}* – сумма растений в генеративном периоде, шт./га.

В табл. 1 приведены данные о возрастном составе популяций древесных видов в заповедном участке «Лес-на-Ворскле».

Таблица 10

Численность особей различных возрастных групп популяций древесных видов заповедного участка «Лес-на-Ворскле», шт./га.

Вид	Возрастные группы									
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im₁</i>	<i>im₂</i>	<i>v₁</i>	<i>v₂</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>
Дуб черешчатый	303	7	–	–	–	–	1	36	17	1
Ясень зеленый	23700	8	–	11	–	1	–	49	9	–
Липа мелколистная	–	34	94	121	17	17	72	28	12	–
Клен остролистный	1634	136	112	135	158	309	155	80	7	–
Вяз гладкий	–	492	425	568	16	20	10	11	1	–
Клен полевой	–	101	77	44	13	5	3	2	–	–

Проанализируйте возрастную структуру популяций.

Какие из них, можно назвать инвазионными (растущими), какие – регрессивными (вымирающими), какие – нормальными (относительно равномерно представлены все возрастные группы)?

Рассчитайте индексы восстановления для популяций этих видов и сравните их между собой.

Сделайте выводы об устойчивости существования популяций древесных видов на данном заповедном участке.

Задание 4. Емкость среды (*K*) для популяции обыкновенной белки составляет 5000 особей. Максимальная численность выводков обыкновенной белки – 7 детенышей (при $N = K/2$), минимальная – 3 детеныша (при $3750 \leq N < 5000$). При численности популяции меньше *K* и больше $0,5 K$ размножаются 50 % особей. Смертность популяции (*d*) составляет при $N < 1250$ *d* = 5 %, при $1250 \leq N < 2500$ *d* = 25 %, при $2500 \leq N < 3750$ *d* = 50 %, при $3750 \leq N < 5000$ *d* = 75 %.

Определить абсолютный и удельный (на 1 особь) прирост популяции при ее численности (*N*):

а) 1000 особей; б) 2000 особей; в) 3000 особей; г) 4000 особей; д) 5000 особей.

При достижении какой численности популяции прирост ее «перекрывается» смертностью?

Задание 5. В табл. 11. приведены данные о выживании усонного ракообразного *Balanus glandula*. На основании этих данных постройте кривую выживания этого вида.

Таблица 11.

Выживаемость *Balanus glandula* в зависимости от возраста

Возраст, годы	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число живых особей	142	62	34	20	16	11	7	2	2	0

В каком возрасте выживаемость данного вида максимальна?
 Рассчитайте среднюю продолжительность жизни особей.

Задание 6. На рис. 21. приведены результаты эксперимента по изучению выживаемости личиночной стадии (головастиков) остромордой лягушки по одиночке и в группах с разным уровнем популяции до момента метаморфоза – превращения в молодых лягушат-сеголеток. Оптимальная плотность населения головастиков составляет 1 особь на 0,6 л. воды.

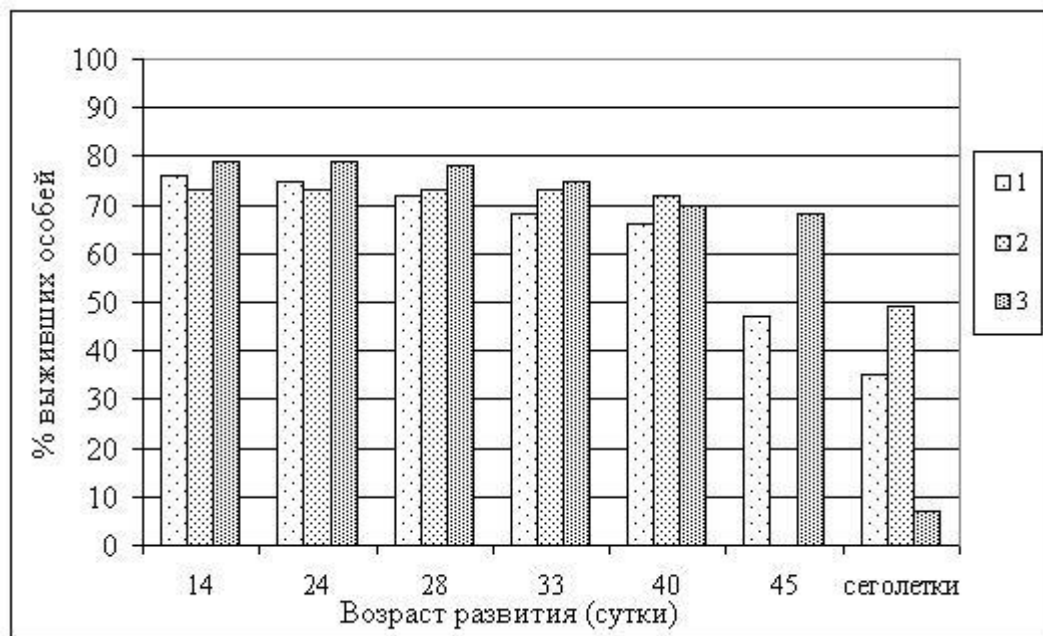


Рис. 21. Выживаемость головастиков остромордой лягушки при различных уровнях плотности населения:

1 – «одиночки» с плотностью 1 ос./0,6 л.; 2 – группа с плотностью 1 ос./0,6 л.;
 3 – группа с плотностью 1 ос./0,13 л.

С чем, по Вашему мнению, связана более высокая выживаемость при метаморфозе головастиков с плотностью населения 1 ос./0,6 л. воды при их выращивании в группе?

Почему выживаемость снижается при увеличении плотности популяции?

Задание 7. По данным табл. 12 постройте графики колебания численности видов рыб на примере Томской области по годам:

рис. 1 – для каждого вида;

рис. 2 – для совокупности хищных видов и совокупности их потенциальных жертв.

Таблица 12

Вылов рыб в водоемах Томской области

Вид рыбы	Год								
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Осетр	1.5	1.4	1.0	–	–	–	–	–	–
Стерлядь	11.5	7.7	7.3	3.5	3.5	1.3	4.1	1.0	–
Нельма	3.6	4.2	5.8	2.0	2.0	2.3	0.6	1.1	–
Муксун	7.5	9.8	19.5	1.5	0.6	0.7	0.5	3.5	0.1
Пелядь	37.3	60.8	148.6	75.6	349.0	166.1	58.1	108.7	103.6
Язь	374.0	326.3	403.6	329.1	188.5	167.8	107.5	229.2	322.7
Щука	171.1	94.7	138.7	165.4	220.9	133.8	164.5	188.1	168.5
Плотва	587.2	410.7	444.1	501.3	490.6	511.5	500.7	476.1	442
Налим	175.3	250.1	184.9	221.3	88.2	140.3	48.3	47.1	38.5
Карась	206.8	118.7	114.1	153.2	128.3	128.9	132.7	98.8	120.1
Окунь	49.5	31.0	34.1	43.7	40.5	71.0	49.1	34.6	66.2
Судак	25.1	32.6	12.2	11.5	5.4	5.1	4.8	4.7	1.6
Елец	65.2	32.6	44.8	111.5	171.3	183.4	86.0	106.7	117.6
Лещ	70.4	111.5	199.3	125.9	82.3	45.1	90.0	103.8	82.0
Ёрш	0.1	–	1.5	0.1	0.1	1.1	1.5	–	–
«Мелочь» (3 г)	65.9	80.3	79.2	61.4	46.3	67.0	105.4	59.8	–
Всего	1867	1853	1563	1829	1807	1817	1354	1463	1466

Обоснуйте выбранную группировку видов по системам «совокупность хищников – совокупность их потенциальных жертв».

Проведите частный и сопоставительный анализ кривых динамики численности отдельных видов и групп видов. Качественно оцените долю рассмотренных видов «нехищных» видов рыб в рационе представленных хищных видов. Обоснуйте полученные наблюдения, сделайте выводы.

Назовите предположительные причины сокращения промысла ценных видов.

Подготовьте отчет о проделанной работе.

Задание 8. На рис. 22. изображена сезонная динамика численности обитателей почвы – панцирных клещей за три года учетов в разных биотопах Центрально-Черноземного заповедника.

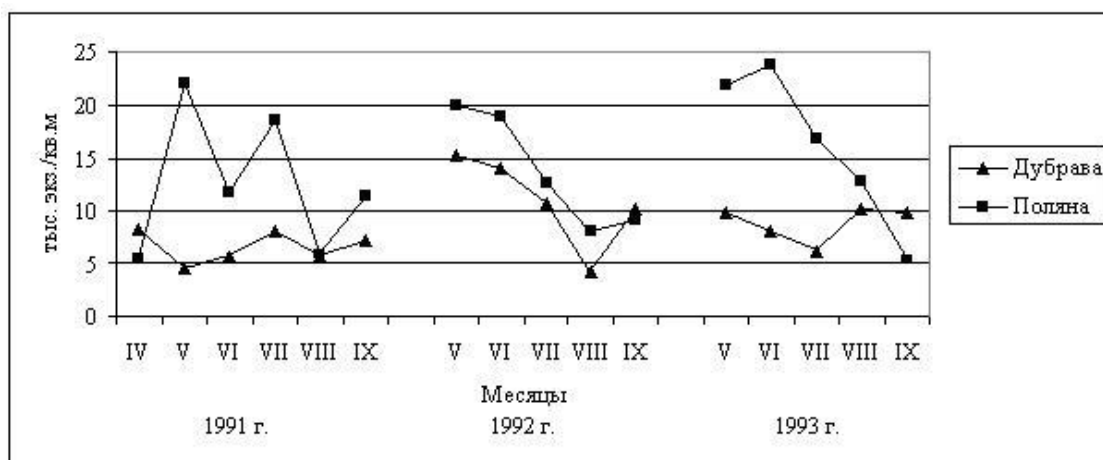


Рис. 22. Сезонная динамика численности панцирных клещей в различных биотопах Центрально-Черноземного заповедника.

На какие месяцы приходятся «пики» и «спады» численности панцирных клещей? С чем это может быть связано?

Сравните амплитуды динамики численности клещей под пологом леса и на поляне. В чем заключается причина различий?

Задание 9. На момент организации заповедного участка «Лысые горы» в 1993 г. на его территории площадью 170 га было отмечен 1 выводок обыкновенной лисицы. Через 5 лет ее численность увеличилась до 25-30 особей. Еще через 5 лет количество лисиц уменьшилось до 6-8 особей и стабилизировалось на этом уровне.

Объясните, почему сначала численность лисиц резко возросла, а позже упала и стабилизировалась?

Задание 10. В охотничьем хозяйстве обитало 85000 зайцев и 3400 лис. Каждая пара лис в год приносит 7 детенышей, каждая пара зайцев – 12 детенышей. Как будет изменяться численность животных в течение шести лет, если учесть, что каждая лиса добывает за год 20 зайцев? До какого уровня возможно сокращение популяции зайцев, чтобы поддерживать численность популяции лис на исходном уровне?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.

ТЕМА 15. ЗАКОН ХАРДИ – ВАЙНБЕРГА

Цель : получить навыки расчета генофонда идеальной популяции

Структура генофонда идеальной популяции описывается основным законом популяционной генетики – законом Харди-Вайнберга, который гласит, что...

в идеальной стационарной панмиктической популяции существует постоянное соотношение относительных частот аллелей и генотипов, которое при моногенном диаллельном определении признака описывается уравнением:

$$(p_A + q_a)^2 = p^2_{AA} + 2p \cdot q_{Aa} + q^2_{aa} = 1$$

Коэффициенты p^2 , $p \cdot q$ и q^2 представляют собой ожидаемые **относительные частоты** каждого генотипа.

Если известны относительные частоты аллелей p и q и общая численность популяции $N_{\text{общ}}$, то можно рассчитать ожидаемую, или расчетную абсолютную частоту (то есть численность особей) каждого генотипа. Для этого каждый член уравнения нужно умножить на $N_{\text{общ}}$:

$$p^2_{AA} N_{\text{общ}} + 2p \cdot q_{Aa} N_{\text{общ}} + q^2_{aa} N_{\text{общ}} = N_{\text{общ}}$$

В данном уравнении:

$p^2_{AA} N_{\text{общ}}$ – ожидаемая абсолютная частота (численность) доминантных гомозигот AA

$2p \cdot q_{Aa} N_{\text{общ}}$ – ожидаемая абсолютная частота (численность) гетерозигот Aa

$q^2_{aa} N_{\text{общ}}$ – ожидаемая абсолютная частота (численность) рецессивных гомозигот aa

Выполнение закона Харди-Вайнберга в природных популяциях.

Разумеется, идеальных популяций в природе не существует. Однако в большинстве изученных популяциях закон Харди-Вайнберга выполняется с высокой точностью, поскольку...

- численность природных популяций достаточно большая,
- женские и мужские гаметы равноценны (то есть в большинстве случаев самцы и самки в равной степени передают свои аллели потомкам),
- большинство генов не влияет на образование брачных пар,
- мутации происходят достаточно редко,
- естественный отбор не оказывает заметного влияния на частоту большинства аллелей,
- большинство популяций в достаточной степени изолированы друг от друга.

Поэтому закон Харди-Вайнберга широко используют в практических целях.

Однако иногда отклонения фактических частот от расчетных становятся достоверными.

Первая, самая распространенная причина: ограниченная численность популяций.

Другие причины: различие между самками и самцами при передаче аллелей потомкам (полигамия, полиандрия, сцепление признаков с полом), отсутствие свободного скрещивания (половой отбор и половой подбор), действие естественного отбора, наличие миграционных связей между популяциями.

Практическое значение закона Харди–Вайнберга.

1. **В здравоохранении** – позволяет оценить *популяционный риск* генетически обусловленных заболеваний, поскольку каждая популяция обладает собственным аллелофондом и, соответственно, разными частотами неблагоприятных аллелей. Зная частоты рождения детей с наследственными заболеваниями, можно рассчитать структуру аллелофонда. В то же время, зная частоты неблагоприятных аллелей, можно предсказать риск рождения больного ребенка.

$$q_{aa}^2 = 1/20000 = 0,00005; q_a = \sqrt{0,00005} = 0,007; p_A = 1 - 0,007 = 0,993 \approx 1$$

Пример 1. Известно, что альбинизм – это аутосомно-рецессивное заболевание. Установлено, что в большинстве европейских популяций частота рождения детей-альбиносов составляет 1 на 20 тысяч новорожденных. Следовательно,

Поскольку для редких заболеваний $p_A \approx 1$, то частоту гетерозиготных носителей можно рассчитать по формуле $2 \cdot q$. В данной популяции частота гетерозиготных носителей аллеля альбинизма составляет $2 q_{Aa} = 2 \times 0,007 = 0,014$, или примерно каждый семидесятый член популяции.

Пример 2. Пусть в одной из популяций у 1% населения выявлен рецессивный аллель, который не встречается в гомозиготном состоянии (можно предположить, что в гомозиготном состоянии этот аллель летален). Тогда $2 q_{Aa} = 0,01$, следовательно, $q_a = 0,01:2 = 0,005$. Зная частоту рецессивного аллеля, можно установить частоту гибели зародышей-гомозигот: $q_{aa}^2 = 0,005^2 = 0,000025$ (25 на миллион, или 1 на 40 тысяч).

2. **В селекции** – позволяет выявить *генетический потенциал* исходного материала (природных популяций, а также сортов и пород народной селекции), поскольку разные сорта и породы характеризуются собственными аллелофондами, которые могут быть рассчитаны с помощью закона Харди-Вайнберга. Если в исходном материале выявлена высокая частота требуемого аллеля, то можно ожидать быстрого получения желаемого результата при отборе. Если же частота требуемого аллеля низка, то нужно или искать другой исходный материал, или вводить требуемый аллель из других популяций (сортов и пород).

3. **В экологии** – позволяет выявить влияние самых разнообразных факторов на популяцию. Дело в том, что, оставаясь фенотипически однородной, популяция может существенно изменять свою генетическую структуру под воздействием ионизирующего излучения, электромагнитных полей и других неблагоприятных факторов. По отклонениям фактических частот генотипов от расчетных величин можно установить эффект действия экологических факторов.

Задание 1. Определить частоту генотипа **aa** в популяции, если частота гена **A** равна 40 %.

Задание 2. Частота рецессивного гена фенилкетонурии в человеческой популяции – 10^{-2} . Какова частота проявления этой болезни у людей? Через сколько поколений частота данного гена может снизиться до 10^{-3} ? до 10^{-4} ?

Задание 3. Весной в популяции 2х-точечных божьих коровок насчитывалось 36 % черных особей и 64 % красных. Осенью – 84 % черных и 16 % красных. Весной следующего года – 19 % черных и 81 % красных. Определить скорость и направление

отбора по доминантному гену, обуславливающему черную окраску, в летний и в зимний периоды.

Задание 4. Определить скорость и направление отбора по гену *a*, имеющему частоту 0,2, если адаптивная ценность генотипа, гомозиготного по данному гену, равна 0,4, а адаптивные ценности других генотипов равны 1.

Задание 5. Пользуясь законом Харди-Вайнберга, покажите расчет генетических процессов в популяции при свободном скрещивании. Какие «поправки», приводящие к нарушению равновесия генов в популяции, вносит природа?

Задание 6. Решите задачу: популяция содержит 400 особей; из них генотипами: AA – 20; Aa – 120; aa – 260; определите *q* и *p*.

Задание 7. Если из поколения в поколение уменьшается частота аллеля *A*, что будет происходить с частотой аллеля *a*?

Задание 8. Каково практическое значение и сфера применения закона Харди – Вайнберга?

Задание 9. Какие эволюционные факторы вызывают генетические преобразования в популяциях?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
1. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975. с.

ТЕМА 16. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ (ДРЕЙФ ГЕНОВ)

Цель: получить навыки расчета генетико автоматических процессов в популяциях

Историческая справка. Выражение «дрейф генов» ввел американский генетик Сьюэлл Райт (Wright S.). В отечественной биологии случайное изменение частот аллелей в сверхмалых популяциях называют генетико-автоматическими (Н.П. Дубинин) или стохастическими процессами (А.С. Серебровский). Эти процессы были открыты и изучались независимо от С. Райта.

Генетическая структура природных популяций постоянно подвержена влиянию различных факторов, под воздействием которых частоты аллелей и генотипов изменяются случайным образом. Такие случайные изменения называются *стохастическими*.

Случайные ненаправленные изменения частот аллелей в популяциях называются **дрейфом генов** в широком смысле этого слова. В многочисленных популяциях (грубо говоря, $N >$ десяти тысяч) дрейф генов носит характер *флуктуаций* и не приводит к существенному изменению генетической структуры популяций: частоты аллелей и генотипов на протяжении длительного числа поколений колеблются около некоторой исходной величины. Такая популяция является *стационарной*.

Дрейфом генов в узком смысле слова называется случайное изменение частоты аллелей при смене поколений в малых изолированных популяциях (грубо говоря, $N < 100$). В малых популяциях велика роль отдельных особей, и случайная гибель одной особи может привести к значительному изменению генетической структуры. Чем меньше популяция, тем больше вероятность отклонения частот аллелей и генотипов от исходных. В сверхмалых популяциях ($N \ll 100$) один из аллелей может быть *элиминирован* (утрачен), а в некоторых случаях по совершенно случайным причинам (!) редкий аллель может занять место аллеля с высокой частотой, т.е. происходит случайная **фиксация** редкого аллеля и случайная **элиминация** аллеля с первоначально высокой частотой.

Необходимым условием фиксации или элиминации аллеля является **полная изоляция** данной популяции от других популяций этого вида.

Дрейф генов доказан в лабораторных условиях. Например, в одном из опытов С. Райта с дрозофилой было заложено 108 микропопуляций – по 8 пар мушек в пробирке. Начальные частоты нормального и мутантного аллелей были равны 0,5. В течение 17 поколений случайным образом в каждой микропопуляции оставляли 8 пар мушек. По окончании эксперимента оказалось, что в 95 пробирках сохранился только нормальный аллель, в 10 пробирках – оба аллеля, а в 3 пробирках произошла фиксация мутантного аллеля.

2. Эффект основателя. Любая популяция возникает в результате отделения от достаточно многочисленной материнской популяции или в результате дробления многочисленной исходной популяции. Популяция в период становления может состоять из немногих аллогамных особей, потомства одной оплодотворенной самки и даже одной автогамной особи. Тогда из-за объективной «ошибки выборки» (т.е. случайного отклонения структуры аллелофонда размножающихся особей от структуры аллелофонда исходной популяции) частота изначально редкого аллеля может оказаться очень высокой. Эта же частота сохранится и в период последующего восстановления

численности популяции. В результате новая популяция сохраняет память о своей первоначальной генетической структуре.

Эффект основателя может возникнуть в популяции, если ее численность резко сокращается (например, в результате катастрофы), а затем восстанавливается до исходной.

Эффект основателя доказан для популяций человека (например, для малых изолированных популяций некоторых народов, для религиозных сект) и многих островных видов (например, дрозофилы, некоторых птиц).

Общие закономерности дрейфа генов:

1. Чем меньше численность популяции, тем выше вероятность фиксации или элиминации рассматриваемого аллеля.

2. Чем ниже частота рассматриваемого аллеля, тем выше вероятность его элиминации.

3. Если рассматривать *систему малых изолированных популяций*, то в разных малых популяциях частоты аллелей могут измениться очень сильно, но в *популяционной системе* средние частоты аллелей остаются близкими к первоначальным.

Эффект бутылочного горлышка (генетической воронки).

При переменной численности популяций дрейф генов проявляется в виде эффекта «бутылочного горлышка» (генетической воронки). Популяция изменяет свою численность в результате популяционных волн или действия эффекта основателя.

Задание 1. Рассмотрите рис. 23 и ответьте на вопросы:

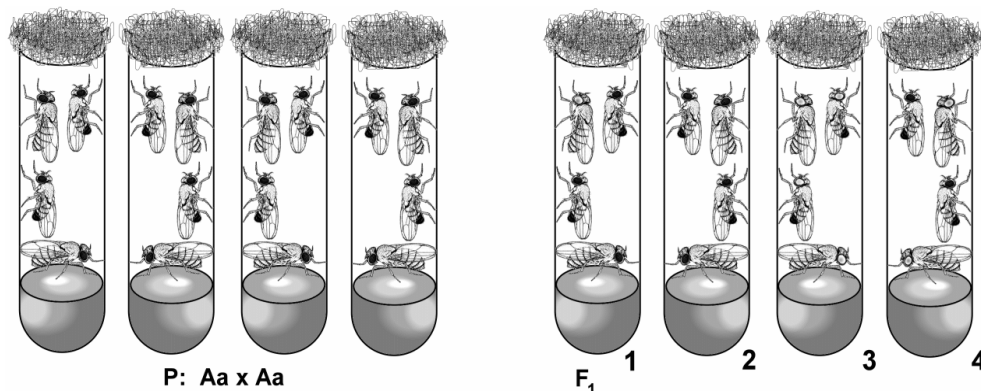


Рис. 23.

В своих опытах С. Райт посадил в пробирки по две пары гетерозиготных дрозофил. Объясните полученный через несколько поколений результат.

Задание 2. Что называется дрейфом генов?

Задание 3. Что называют «эффектом основателя»?

Задание 4. Почему дрейф генов является важным фактором эволюции?

Задание 5. Почему при дрейфе генов увеличение частоты одного аллеля за счет уменьшения другого аллеля носит случайный характер и подчиняется статистическим закономерностям?

Задание 7. У родителей, страдающих миоплегией (периодические параличи), родился нормальный ребенок. Какие дети могут родиться в этой семье в дальнейшем, и какова их вероятность?

Задание 8. Желтая морская свинка при скрещивании с белой всегда дает кремовых потомков. Какова вероятность рождения белой свинки при скрещивании двух кремовых?

Задание 9. У человека врожденная глухота может определяться генами **d** и **e**. Для нормального слуха необходимо наличие в генотипе обеих доминантных аллелей (**D-E**). Определить генотипы родителей в следующих семьях: а) оба родителя глухие, а их 7 детей имеют нормальный слух; б) у глухих родителей 4 глухих ребенка; в) у нормальных родителей глухой ребенок.

Задание 10. При скрещивании серых лошадей с рыжими потомки были серыми, а в следующем поколении происходило расщепление, примерно, в соотношении 12 серых : 3 вороных : 1 рыжая. Объяснить результаты.

Задание 11. Уши кроликов породы баран 30 см длины, у других пород - 10 см. Предположим, что различия в длине ушей зависят от двух пар генов с однозначным действием. Скрещиваются «баран» (**L₁L₁L₂L₂**) с обычным кроликом (**l₁l₁l₂l₂**). Определить длину ушей кроликов в первом поколении. Какую длину ушей будут иметь кролики с генотипом

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.

ТЕМА 17. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ. ИЗОЛЯЦИЯ

Цель: получить навыки расчета генетических процессов в популяциях

Популяционными волнами (волнами жизни, волнами численности) называют колебания численности природных популяций.

Историческая справка. Вспышки численности популяций саранчи, мышей и других вредителей были известны людям с древнейших времен. Однако выражение «волны жизни» («Wave of life»), вероятно, употребил впервые исследователь южноамериканских пампасов Хадсон (W.H. Hudson, 1872–1873). Хадсон отметил, что в благоприятных условиях (свет, частые ливни) сохранилась обыкновенно выгорающая растительность; обилие цветов породило обилие шмелей, затем мышей, а затем и птиц, кормившихся мышами (в т.ч., кукушек, аистов, болотных сов).

С.С. Четвериков обратил внимание на волны жизни, отметив появление в 1903 г. в Московской губернии некоторых видов бабочек, не обнаруживаемых там на протяжении 30...50 лет. Перед этим, в 1897 г. и несколько позже, отмечалось массовое появление непарного шелкопряда, оголившего громадные площади лесов и нанесшего существенный вред плодовым садам. В 1901 г. отмечалось появление в значительном количестве бабочки-адмирала. Результаты своих наблюдений С.С. Четвериков изложил в кратком очерке «Волны жизни» (1905). Заслуга С.С. Четверикова не в том, что он открыл волны жизни, а в том, что он понял их эволюционное значение.

В период максимальной численности популяции (например, тысячи и миллионы особей) вероятность существенного изменения частот аллелей под влиянием случайных факторов крайне мала. Однако в период минимальной численности роль случая существенно возрастает, и структура популяции может заметно измениться. Измененные частоты аллелей сохраняются в период подъема численности, и по совершенно случайным причинам измененная структура аллелофонда и генофонда может сохраниться в последующих поколениях.

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 равнин. Ей способствует малоподвижный или неподвижный (у растений) образ жизни. Так, на Гавайских о-вах 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 о-ва Оаху, например, один из видов улиток *Achatinella mustelina* представлен более чем сотней рас, выделяемых по морфологическим признакам.

Пространственная изоляция может происходить и в отсутствие видимых географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у «береговой» рыбы бельдюги *Zoarces viviparus* от устья у 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. Фактором разделения их является состав пищи. Разобщение 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 икротетания, 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.

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. s. brevirostis* — имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны *Corvus corone cornix* 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.

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.

Задание 1. Рассмотрите рис. 24. и ответьте на вопросы:

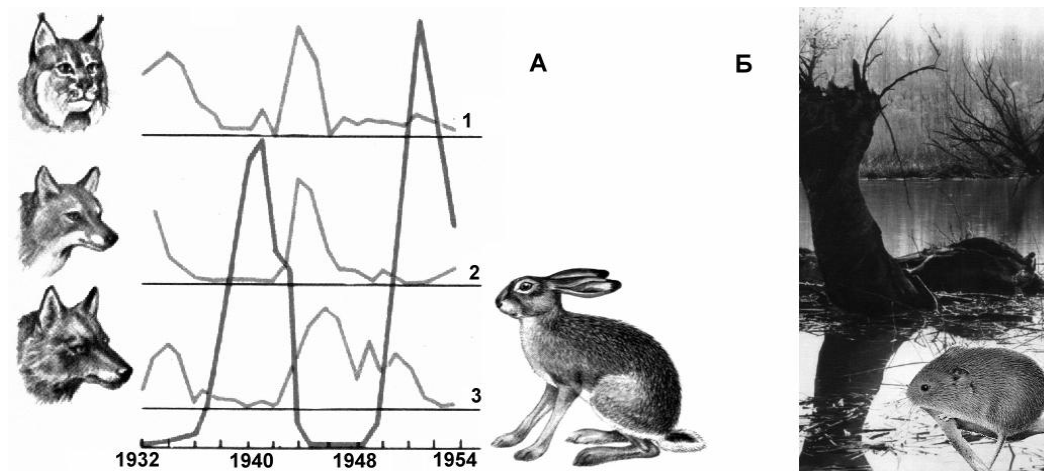


Рис. 24. А — колебания численности зайца русака и некоторых млекопитающих. Б — полевая мышь во время весеннего паводка

- 1) Почему наблюдается зависимость в изменении численности зайцев и хищников?
- 2) Что называется популяционными волнами?
- 3) После наводнения резко изменилась численность мышей в популяции. Как это скажется на генофонде популяции?
- 4) Почему популяционные волны являются важным фактором эволюции?
- 5) Какова роль миграции в эволюционных преобразованиях популяции?

Задание 2. Заполните таблицу:

Таблица 13

Географическая и экологическая изоляция как предпосылка видообразования

Вид изоляции	Примеры	Причины
Географическая изоляция		
Экологическая изоляция		

Задание 3. Рассмотрите рис.25 и сформулируйте ответы на вопросы:

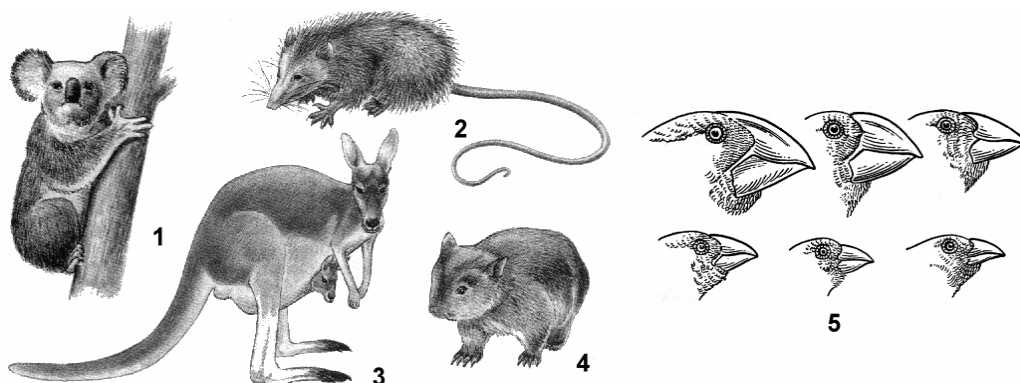


Рис. 25. 1 — коала; 2 — опоссум; 3 — кенгуру; 4 — вомбат; 5 — разные виды галапагосских вьюрков.

- 1) Почему изоляцию относят к элементарным эволюционным факторам? Почему изоляция является условием и предпосылкой видообразования?
- 2) Как сохраняются уже существующие виды в условиях географической изоляции?
- 3) Как образуются новые виды в условиях географической изоляции?
- 4) Какое происхождение имеют 13 видов галапагосских вьюрков?
Что привело к появлению трех родов галапагосских вьюрков?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 18. МЕХАНИЗМЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Цель: изучить механизмы видообразования

Видообразовáние - процесс возникновения новых видов. При этом генетическая несовместимость новообразованных видов, т.е. их неспособность производить плодотворное потомство или вообще потомство при скрещивании называется *межвидовым барьером*, или *барьером межвидовой совместимости*.

Согласно синтетической теории эволюции (СТЭ), основой для видообразования является наследственная изменчивость организмов, ведущий фактор в естественный отбор. В СТЭ выделяют два способа видообразования: *географическое*, или *аллопатрическое*, и *экологическое*, или *симпатрическое*.

Симпатрическое (экологическое) видообразование. Связано с расхождением групп особей одного вида и обитающих на одном ареале по экологическим признакам. При этом особи с промежуточными характеристиками оказываются менее приспособленными. Расходящиеся группы формируют новые виды. Симпатрическое видообразование может протекать несколькими способами. Один из них в возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа путём *полиплоидизации*. Известны группы близких видов, обычно растений, с кратным числом хромосом. Другой способ симпатрического видообразования в *гибридизация* с последующим удвоением числа хромосом. Сейчас известно немало видов, гибридогенное происхождение и характер генома которых может считаться экспериментально доказанным. Третий способ симпатрического видообразования в возникновение репродуктивной изоляции особей внутри первоначально единой популяции в результате фрагментации или слияния хромосом и других *хромосомных перестроек*. Этот способ распространён как у растений, так и у животных. Особенностью симпатрического пути видообразования является то, что он приводит к возникновению новых видов, всегда морфологически близких к исходному виду. Лишь в случае гибридогенного возникновения видов появляется новая видовая форма, отличная от каждой из родительских.

Аллопатрическое (географическое) видообразование. Вызывается разделением ареала вида на несколько изолированных частей. При этом на каждую такую часть отбор может действовать по-разному, а эффекты дрейфа генов и мутационного процесса будут явно отличаться. Тогда со временем в изолированных частях будут накапливаться новые генотипы и фенотипы. Особи в разных частях ранее единого ареала могут изменить свою экологическую нишу. При таких исторических процессах степень расхождения групп может достигнуть видового уровня.

«Мгновенное» видообразование на основе полиплоидии. Не предполагает деление ареала на части и формально является симпатрическим. При этом за несколько поколений в результате резких изменений в геноме формируется новый вид. Сальтационно происходит видообразование на основе полиплоидии у растений.

Гибридогенное видообразование. При скрещивании различных видов потомство обычно бывает стерильным. Это связано с тем, что число хромосом у разных видов различно. Несходные хромосомы не могут нормально сходить в пары в процессе мейоза, и образующиеся половые клетки не получают нормального набора хромосом. Однако, если у такого гибрида происходит геномная мутация, вызывающая удвоение числа хромосом, то мейоз протекает нормально и дает нормальные половые клетки. При этом гибридная форма приобретает способность к размножению и утрачивает

возможность скрещивания с родительскими формами. Кроме того, межвидовые гибриды растений могут размножаться вегетативным путем.

Гибридогенное происхождение доказано и для некоторых видов животных, в частности, скальных ящериц, земноводных и рыб. Некоторые виды кавказских ящериц, имеющих гибридогенное происхождение, триплоидны и размножаются с помощью партеногенеза.

Задание 1. Рассмотрите рис. 26. и ответьте на вопросы:

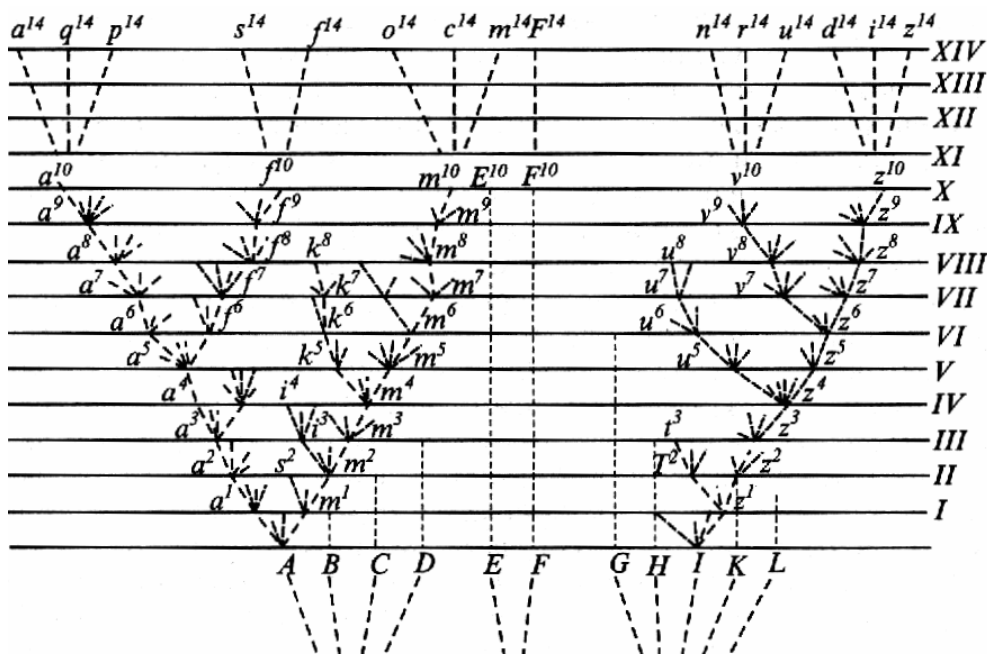


Рис.26. Схема видообразования.

1. Почему преимущественно выживают наиболее уклонившиеся от среднего состояния особи?
2. Что Ч. Дарвин понимал под дивергенцией?
3. Сколько родов и отрядов семейств образовалось через 14 тысяч поколений по схеме дивергентной эволюции Ч. Дарвина? Ответ поясните.
4. На какие виды в данной схеме действовала стабилизирующая форма естественного отбора?

Задание 2. Дополните таблицы 14 и 15:

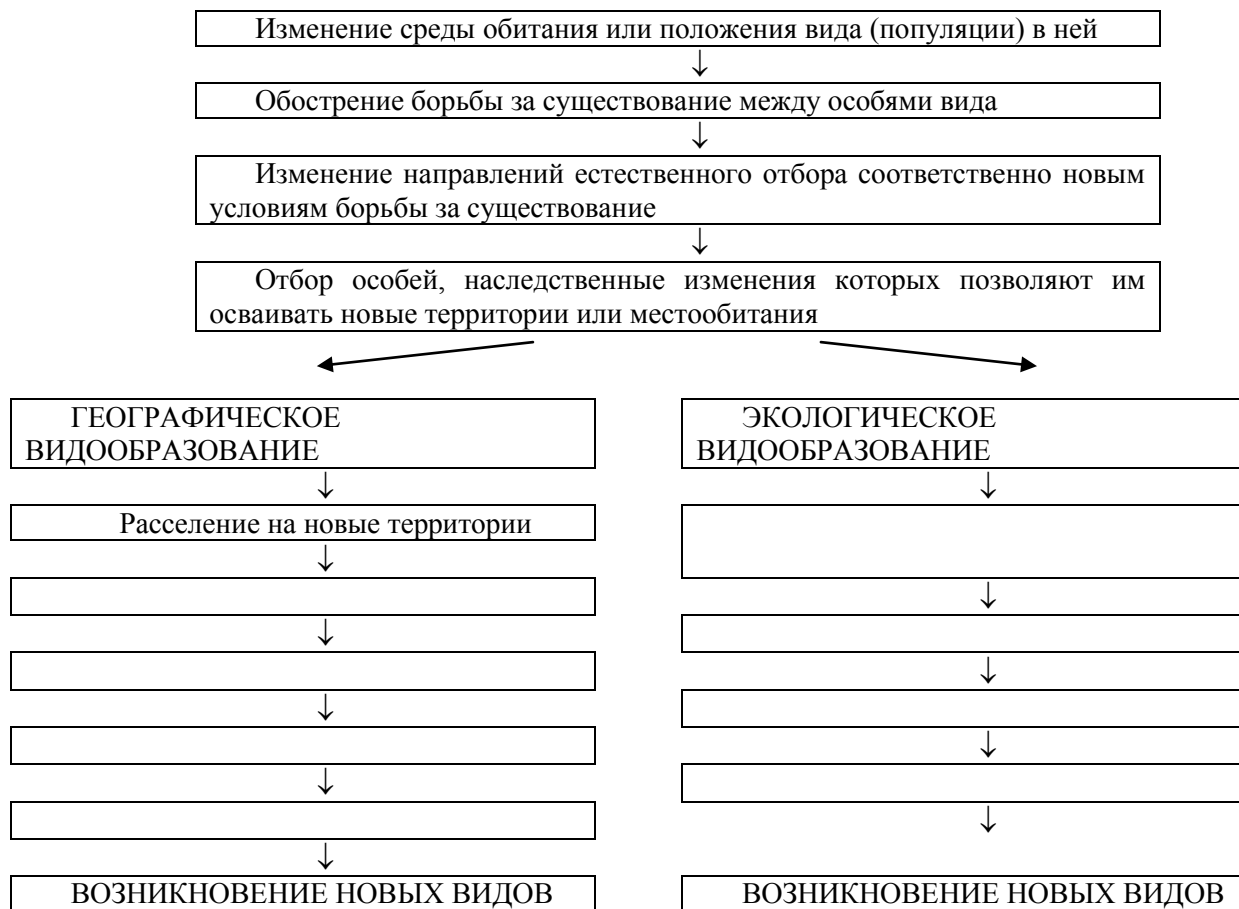
Таблица 14

Способы видообразования

Варианты Видообразования	Способы, характерные для данного варианта
АЛЛОПАТРИЧЕСКОЕ	
СИМПАТРИЧЕСКОЕ	
ДИВЕРГЕНТНОЕ	
ФЕЛИТИЧЕСКОЕ	
ГИБРИДОГЕННОЕ	

Таблица 15

Последовательность событий при видообразовании.



СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.

ТЕМА 19. ИЗОЛЯЦИЯ

Цель: изучить механизмы изоляции

Изоляция – важная предпосылка видообразования.

Географическая изоляция может создаваться в результате активного или пассивного расселения, изменения климата (например, в эпохи оледенения), геоморфологических изменений (образования островов, горообразования) или в результате внедрения в ареал непригодных для заселения пространств (пустынь, водоемов). Все это ведет к аллопатрическому видообразованию, при котором возникающие виды обособлены в пространстве. Важнейшим этапом на пути развития популяции в самостоятельный вид является географическая раса (подвид). Генетические различия между географическими расами вначале бывают незначительными и еще не переходят границ вида. Но в результате дальнейших мутаций, рекомбинаций, а также изменившегося в новом ареале давления отбора, эти генетические различия могут увеличиваться. Изоляция другого рода (генетическая, экологическая, физиологическая, морфологическая, этологическая) может приводить к образованию новых видов и без пространственного разделения – симпатрическое видообразование – зарождающаяся в рамках популяции новая форма обитает первоначально с материнской популяцией.

Задание 1. Два вида клестов трудноразличимы: это клест-еловик и клест-сосновик. Первый населяет еловые и смешанные леса. Клюв тонкий, удобный для добывания семян из еловых шишек.

Второй населяет сухие, высокоствольные сосновые леса, но встречается в елово-сосновых лесах, сосняках на болотах. Клюв толстый, массивный, позволяет легко добывать семена из сосновых шишек. Как Вы думаете, что способствовало видообразованию клестов от исходной формы?

Задание 2. В плейстоцене обитал древний медведь, от которого произошли травоядный пещерный медведь (он вымер) и современная форма – всеядный бурый медведь. В конце ледникового периода от бурого всеядного медведя произошел белый полярный медведь.

Белые медведи (рис. 27) – самые крупные хищники, масса достигает 1000 кг, длина тела до 3 м. Густая шерсть и подкожный слой толстого жира защищают тело от холода. Белая окраска маскирует хищника, когда он подкарауливает добычу. Жизнь белого медведя связана с морем и плавучими льдами. Основная пища – тюлени, рыба, молодые моржи.

Бурые медведи (рис. 27) обитают в глухих лесах с буреломом; всеядны, имеют очень изменчивую окраску шерсти (от черно-бурой до светло-бурой и светло-серой), имеются отличия и в толщине жирового слоя.

Объясните процесс образования нового вида белого медведя от исходного вида. При объяснении отметьте элементарную эволюционную структуру, элементарный эволюционный материал, поясните значение длительного, направленного изменения генофонда популяций как необходимой предпосылки эволюционного процесса, укажите элементарные эволюционные факторы, под совместным действием которых совершаются элементарные эволюционные явления, приведшие к образованию нового вида медведя.



Рис. 27. Белый и бурый медведи

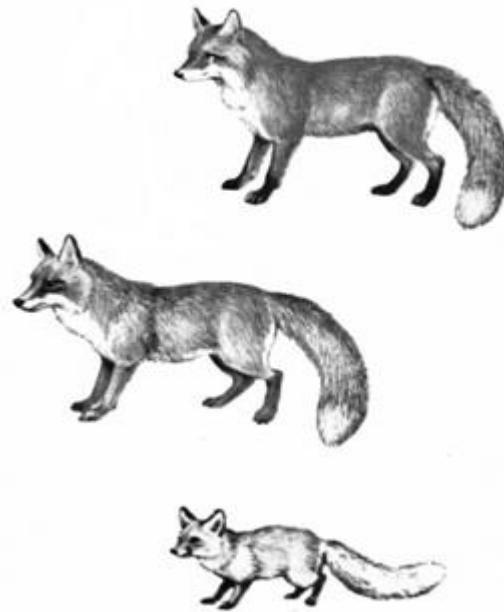


Рис. 28. Подвиды обыкновенной лисицы

Задание 3. Обитающая в разных районах Евразии обыкновенная лисица образует несколько популяций (рис. 28). Особи северных популяций, распространенные в лесной зоне, самые крупные. Лисы степей и пустынь мельче. Еще мельче лисы, живущие в среднеазиатских пустынях, и самые мелкие лисы обитают в Афганистане, Пакистане, Индии. Замечено, что длина хвоста и ушей также постоянно меняется, но только в обратной зависимости: чем южнее обитают лисы, тем длиннее у них хвост и уши. Объясните возникновение приспособительных изменений у лисы обыкновенной в размерах тела, длине ушей и хвоста в зависимости от среды обитания.

Задание 4. У серой крысы встречается вариация окраски, называемая "ирландской пегостью" (белое пятно на груди). Анализ географического распространения этого признака показал, что он встречается на всем протяжении евразийского ареала этого вида: от Швеции до Кореи и от Югославии до Камчатки. Частота пегости изменяется от популяции к популяции в широких пределах. Так, на острове Саарема (Эстония) была обнаружена популяция, состоящая исключительно из пегих особей. Часто встречаются популяции, в которых этот признак отсутствует. Назовите тип изменчивости, который проявляется в данном случае. Как Вы думаете, имеет ли этот признак селективное значение и подвержен ли он отбору? Докажите свою точку зрения. Каким путем возникла своеобразная популяция острова Саарема?

Задание 5. В Йоркширском сосновом лесу в 1800 г. произвели вырубку сосны, и в одной из его частей стала преобладать береза. Части леса разделились широкой просекой. Гаррисон в 1907 г. обнаружил в составе популяций бабочек светлые и темные формы. В сосновой части 96% бабочек темной (меланистической) формы и 4% – светлой. В березовой части 85% – светлой и 15% – темной форм. При изучении

крыльев съеденных птицами и летучими мышами бабочек, было обнаружено, что среди съеденных бабочек более 50% светлоокрашенных.

Как изменится соотношение данных окрасок в дальнейшем и какова причина преобладания светлоокрашенных бабочек в березовом лесу? Назовите форму отбора. Можно ли бабочек из березовой и сосновой части леса считать разновидностями? Как поставить опыт по выяснению принадлежности этих бабочек к одной или двум разным популяциям? Можно ли сказать, какая из форм окрасок является доминантной? Является ли отбор фактором, обусловившим появление светлой и темной форм бабочек? Если допустить, что окраски определяются аллелями одного гена, то какова частота этих аллелей в "сосновой" и "березовой" популяциях? Что в данном случае является элементарным адаптационным явлением?

Задание 6. Изучение частоты различных вариантов окраски у соболя показало, что темные соболя в 1931-32 годах при очень низкой численности соболя, встречались относительно часто (9.4%). В годы начала восстановления численности (1946-48 гг.) доля темных соболей несколько снизилась (до 5.7%), а в заключительной фазе стабилизации ареала и численности численность темных соболей снизилась до 0.3% (1978 г.). На зверофермах при попытках получить как можно больше ценных темных соболей в любых скрещиваниях, основная доля потомства была светлой или промежуточной по окраске. Чем объяснить "посветление" природных популяций? Что можно сказать о генотипах светлых и темных соболей? Наблюдается ли здесь элементарное эволюционное явление? Какие действуют факторы эволюции? Какова роль численности? Какие наблюдения и опыты предлагаете Вы поставить, чтобы выяснить причины уменьшения в популяциях частоты темных соболей?

Задание 7. В Приангарье с 1974 по 1978 год был изучен фенотип белок из нескольких популяций. Различались два основных варианта окраски – серохвостые и краснохвостые. Численность белок в 1977-78 году была наивысшей, а в 1974-76 гг. наблюдалась депрессия (резкое уменьшение) численности. Было обнаружено, что в одной из популяций (в Жигаловском районе) доля краснохвостых белок в 1977-78 году по сравнению с 1974-76 гг. возросла с 18 до 42.2%. В двух других популяциях (в Тулунском и Нижне-Удинском районах), доля краснохвостых, наоборот, снизилась до 3.1% и 8.5% соответственно. Как можно объяснить эти изменения: Назовите форму изменчивости. Какой элементарный эволюционный фактор отвечает в данном случае за изменение частоты признака? Что можно сказать об адаптивной ценности вариантов окраски? Имеется ли в этом примере элементарное эволюционное явление? Как, не проводя скрещиваний, а только наблюдения в природе, и, имея данные за несколько лет, можно уточнить генетическую детерминацию фенотипов белок?

Задание 8. На острове Нью-Провиданс (Вест-Индия) улитки различаются по окраске и форме раковины. На западе острова находят улиток с белыми ребристыми раковинами, на востоке преобладают улитки с пигментированными гладкими раковинами. Между этими двумя формами имеется непрерывный ряд переходных форм, промежуточных по окраске и ребристости раковины.

Плате связывает наблюдающиеся различия раковин моллюсков с различиями климата в разных частях острова (на востоке – дождливый, на западе – более сухой), предполагая, что толстая белая раковина лучше предохраняет от перегревания солнечными лучами. Назовите тип изменчивости, проявляющийся в данном случае.

Являются ли эти различия результатом отбора? Если да, то на что действует отбор – на генотип или на фенотип? Какой опыт Вы предполагаете провести для доказательства гипотезы Плате? Как определить экологические и генетические характеристики популяций улитки? Что в данном случае является элементарным адаптационным явлением?

Задание 9. На песчаных и илистых грунтах озера Байкал обитают моллюски. В юго-западной части озера они имеют высокую, почти башневидную раковину. Дальше на запад и север раковина становится более низкой и широкой. Вдоль всего северо-восточного побережья раковина моллюсков совсем плоская, с широким пупком. На юго-востоке она вновь преобразуется в высокую. Соседние популяции разделены каменистыми грунтами и частично изолированы. По морфотипу особи соседних популяций почти неразличимы. Назовите форму изменчивости, проявляющуюся в данном случае. Наследственная ли она? Имеется ли приспособительное значение? Являются ли эти изменения результатом отбора? Как это можно проверить? Имеется ли здесь элементарное эволюционное и адаптационное явление? Как определить экологические и генетические (параметры) характеристики популяций моллюсков?

Задание 10. В Северной Америке был описан случай гибридизации в природе двух видов бабочек-желтушек. В луговых стациях преобладала первая, в посевах люцерны – вторая. Частота гибридов составляла в разных частях ареала от 1 до 12%. Гибриды первого поколения плодовиты и скрещиваются с обеими родительскими формами.

Что можно сказать о происхождении этих двух видов? Как Вы думаете, что можно ожидать в дальнейшем: увеличения или уменьшения частоты гибридов и за счет чего? Почему не происходит полного смешения видов?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.

ТЕМА 20. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС, РЕКОМБИНАТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

Цель: изучить протекание мутационного процесса в популяциях

Мутационный процесс – это процесс возникновения в популяциях самых разнообразных мутаций: генных, хромосомных и геномных. **Мутационный процесс является важнейшим элементарным эволюционным фактором, поскольку поставляет элементарный эволюционный материал – мутации.** Именно мутации обеспечивают появление новых вариантов признака, именно мутации лежат в основе всех форм изменчивости.

Мутации, которые не подвергаются заметному действию отбора, называются селективно нейтральными. В теории эволюции обычно рассматриваются только генеративные мутации; генетические мозаики в эволюционных моделях не рассматриваются. Если тип мутации не оговаривается специально, то обычно мутацией называют изменение исходного аллеля некоторого гена; такое изменение записывают следующим образом: $A \rightarrow a$ или $a \rightarrow A$ или $a_0 \rightarrow a_k$ (где k – некоторый символ, например, номер мутации). Ген может мутировать в различных направлениях; в результате могут возникать *обратные мутации*, при которых действие одной мутации отменяется другой мутацией. Например, действие прямой мутации $A \rightarrow a$ отменяется обратной мутацией $a \rightarrow A$. При этом обратная мутация может быть истинной, но может быть и следствием внутригенной супрессии (например, потеря одной пары оснований компенсируется вставкой другой пары).

Частота мутаций конкретных генов очень низка: она колеблется от 10^{-3} (мутирует один ген из тысячи) до 10^{-10} (мутирует один ген из десяти миллиардов). В среднем можно считать, что лишь несколько гамет из миллиона содержит новую мутацию по данному гену, тогда частота мутации составляет $n \times 10^{-6}$ или просто $\sim 10^{-6}$. (Более подробная характеристика мутаций рассматривается в курсе *генетики*.)

Носителями мутации называются организмы, все клетки которых несут рассматриваемую мутацию (например, гетерозиготы Aa), но эта мутация не проявляется в фенотипе и не может подвергаться действию отбора. Мутантами мы будем называть организмы, у которых мутация обнаруживается в фенотипе и может подвергаться действию отбора (заметим, что термин «мутант» используют в самых различных значениях). В разных группах организмов возможность фенотипического проявления мутантного аллеля различна.

Судьба мутантного аллеля в популяциях диплобионтов

Диплобионты – это диплоидные организмы, к которым относятся все животные, а также растения и грибы в диплоидной фазе. В простейших эволюционных моделях анализируются популяции, близкие к идеальным (бесконечно большие, стационарные, амфимиктические, панмиктические). У диплобионтов каждый ген представлен двумя аллелями, которые различным образом взаимодействуют между собой.

1. *Рецессивные аутосомные мутации.* Практически не имеют шансов проявиться в фенотипе. Вероятность встречи мутантных аллелей равна квадрату вероятности (или частоты) мутирования данного гена – q^2 (aa). В среднем, вероятность образования новой рецессивной гомозиготы колеблется от $(10^{-5})^2 = 10^{-10}$ до $(10^{-6})^2 = 10^{-12}$. Иначе говоря, вероятность фенотипического проявления мутантного рецессивного аллеля не превышает одного шанса из десяти миллиардов.

У носителей рецессивной мутации (гетерозигот Aa) мутантный аллель a не проявляется в фенотипе и не подвергается действию естественного отбора. В стационарной популяции этот аллель может *совершенно случайно* не перейти в следующее поколение.

Это связано с тем, что вероятность утраты мутантного аллеля L зависит от числа потомков N в семье: $L=1$ при $N=0$; $L=1/2$ при $N=1$; $L=1/4$ при $N=2$; $L=1/8$ при $N=3$; $L=(1/2)^X$ при $N=X$. Средняя плодовитость пары особей равна 2 потомкам, достигшим репродуктивного возраста, но фактическая плодовитость изменяется от 0 до X . Если фактическая плодовитость пары велика, то велика и вероятность передачи мутации в хотя бы одному потомку. Если же плодовитость снижена (или равна 0), то снижена (или равна 0) и вероятность сохранения мутации.

Расчеты показывают, что из 100 новых мутаций в каждом последующем поколении сохранится только их часть:

Поколения	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	17	34	128
Число сохранившихся Мутаций	100	63	48	38	32	27	24	21	19	18	16	10	5	1

Таким образом, под воздействием совершенно случайных факторов мутантный аллель постепенно исчезает (элиминируется) из популяции.

Кроме того, подавляющее большинство аутосомно-рецессивных мутаций в гомозиготном состоянии значительно снижает приспособленность организмов. Поэтому некоторые эволюционисты считают, что рецессивные мутации вообще не могут играть заметной роли в эволюции; это ошибки, которые снижают приспособленность особей и среднюю приспособленность популяции.

2. *Рецессивные мутации, сцепленные с полом.* Такие мутации сразу проявляются у гетерогаметного пола. У человека такие мутации приводят к развитию тяжелых заболеваний: гемофилии (А и В), мышечной дистрофии Дюшена. Примеры подобных мутаций, имеющих адаптивное значение, нам неизвестны.

3. *Мутантный аллель доминирует* над исходным ($a \rightarrow A$). Доминантная мутация сразу проявляется в фенотипе и подвергается действию естественного отбора. Эти типы мутаций встречаются в 1000 раз реже, чем рецессивные, практически все они летальны или полуметальны; примеры таких мутаций у человека: поликистоз почек, нейрофиброматоз, множественный полипоз толстой кишки. Однако некоторые доминантные мутации могут проявляться как преадаптации; адаптивное значение может иметь черная окраска насекомых (например, у березовой пяденицы), а также позвоночных. В этом случае отбор действует подобно *механическому сити* и отбирает уже готовые варианты – *преадаптации*.

4. *Мутантный аллель проявляет сверхдоминирование, частичное доминирование или кодоминирование* по отношению к исходному. В данном случае мутация также сразу проявляется в фенотипе и подвергается действию отбора. Некоторые полудоминантные мутации могут иметь адаптивное значение, например, у человека полудоминантная мутация серповидноклеточной анемии в гетерозиготном состоянии обеспечивает устойчивость к малярии. В целом данная ситуация изучена недостаточно.

При анализе мутационного процесса у диплобионтов нужно учитывать явление *множественного аллелизма*. Один и тот же ген мутирует различным образом, что приводит к существованию в популяции серий множественных аллелей (например, a_1, a_2, a_3 и т.д.). Эти аллели могут встретиться в компаунд-гетерозиготе (например, a_1a_2). Тогда между разными мутантными аллелями возможны все типы перечисленных выше

взаимодействий. Особый случай представляет возникновение разных мутаций с одинаковым фенотипическим эффектом (например, $a_1a_1 = a_2a_2 = a_1a_2$).

Судьба мутантного аллеля в популяциях гапобионтов и полиплоидов

К **гапобионтам** относятся все прокариоты; водоросли и грибы в гаплоидной фазе; половые клетки животных. У многих таких организмов половое размножение отсутствует.

У гапобионтов мутантный аллель обычно сразу проявляется в фенотипе и подвергается действию естественного отбора. В этом случае отбор действует подобно *механическому сити*. В результате некоторые мутации сразу же приобретают адаптивный характер, например, у бактерий появляется устойчивость к лекарственным препаратам (тетрациклину, пенициллину и др.).

Однако довольно часто у гаплоидов наблюдается многократное дублирование (*амплификация*) одного и того же гена, что позволяет мутантным аллелям находиться в *квазигетерозиготном* состоянии. В этом случае рецессивная мутация может не проявиться в фенотипе, что делает ее недоступной для действия естественного отбора.

К **полиплоидам** относятся многие растения и некоторые животные. У автополиплоидов наблюдаются те же закономерности, что и у диплоидов, но шансы на проявление в фенотипе рецессивных мутаций еще меньше. При частоте мутации 10^{-6} вероятность ее фенотипического проявления у тетраплоидов равна $q^4 (aaaa) = 10^{-24}$.

Мутационный процесс дополняется некоторыми специальными механизмами, способствующими сохранению мутаций или изменению экспрессии мутантных аллелей.

Давление мутаций

Одна и та же мутация с одной и той же частотой p возникает в каждом поколении. В то же время мутантный аллель может быть утрачен под воздействием случайных факторов (в т.ч. и вследствие обратных мутаций). Если не учитывать обратных мутаций, то фактическая частота мутантного аллеля нелинейно возрастает. Зависимость частоты мутантного аллеля от порядкового номера поколения может быть примерно аппроксимирована логарифмической функцией. Расчеты показывают, что частота рецессивного селективно нейтрального мутантного аллеля (и вероятность его фенотипического проявления) возрастает примерно следующим образом:

Поколения	0	20	260	450	750	1250	2100	3550
$q(a), \times 10^{-6}$	1	5	10	11	12	13	14	15
$q^2(aa), \times 10^{-12}$	1	25	99	121	144	169	196	225

Таким образом, в длительно существующей популяции вероятность фенотипического проявления рецессивного мутантного аллеля возрастает в десятки и сотни раз за счет **давления мутаций**. В то же время нужно признать, что реальные популяции существуют ограниченное число поколений, поэтому давление мутаций не может принципиально изменить генетическую структуру популяций.

Мейотический драйв

Этим термином обозначают механизмы, с помощью которых мутантные гены могут избегать элиминации естественным отбором. Если такой ген одновременно обеспечивает преимущество несущей его хромосомы в течение мейоза, то процент гамет с таким геном окажется выше, чем можно было бы ожидать. Мейотический драйв – это сила, способной изменить механизм мейотического деления клетки таким образом, что соотношение производимых гетерозиготой гамет отклоняется от обычного (50 : 50). Ряд генов, обладающих таким действием, выявлен у мышей, у дрозофил.

Генетический импринтинг

При генетическом импринтинге экспрессия генов зависит от пола особи, передающей данный ген потомкам. Например, некоторый мутантный аллель, переданный матерью, будет включен у ее потомка, но такой же аллель, переданный отцом, будет инактивирован у его потомка (инактивированный аллель называется импринтным).

Импринтинг проявляется на разных уровнях организации генетического материала: различают импринтинг целого генома, отдельных хромосом и отдельных генов. Механизмы импринтинга интенсивно изучаются; универсальным механизмом, вероятно, является метилирование азотистых оснований. Не вызывает сомнений, что существуют особые гены, контролируемые импринтинг – импринторы, или гены молчания.

Прогрессирующая амплификация

Прогрессирующая амплификация – это особый класс мутаций, суть которых заключается в многократном повторении отдельных триплетов в некодирующих участках ДНК. Например, у нормальных людей один и тот же триплет в интронах может повторяться от 5...6 до 10...13 раз. Однако некоторые триплеты начинают повторяться сотни и тысячи раз, причем, в ряду поколений повторов становится все больше. В результате развиваются такие заболевания как болезнь Хантингтона, миотоническая дистрофия и др.

Рекомбинации

Как правило, один фенотипический признак формируется под влиянием множества генетических факторов, то есть является полигенным. Поэтому разные мутации могут взаимодействовать между собой. В результате рекомбинаций (которые имеются у всех известных групп организмов) возможны следующие эффекты взаимодействия мутаций:

1. Различные способы межгенных взаимодействий: комплементарность, эпистаз, а также различные формы полимерии: аддитивная (простое суммирование фенотипических эффектов, при котором $1 + 1 = 2$) и неаддитивная (нелинейное взаимодействие, при котором $1 + 1 \neq 2$).

2. Мутации в управляющих генах: ослабителях (супрессорах), усилителях (бустерах), модификаторах. Например, мутация в гене-модификаторе X может превратить рецессивную мутацию a в доминантную.

Итак, для понимания значения мутационного процесса необходимо рассматривать не отдельные мутации, а все разнообразие возможных мутаций и их сочетаний в популяциях.

Задание 1. Перечислите основные свойства мутаций.

Задание 2. Каковы причины различий между особями одной популяции?

Задание 3. Как возникают новые генотипы в популяциях?

Задание 4. Почему в популяции вновь появляются рецессивные гомозиготы, выбракованные отбором?

Задание 5. Обоснуйте утверждение, что мутационный процесс и комбинативная изменчивость являются элементарными эволюционными факторами, приводящими к

изменению соотношения аллелей в популяции (т.е. к смещению равновесия Харди – Вайнберга).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 21. ПОНЯТИЕ ВИДА И ЕГО СТРУКТУРА

Цель: изучить структуру вида

Структура (инфраструктура) вида состоит из следующих единиц: 1) полувид — географическая или экологическая раса, которая почти достигла состояния “молодого вида”, характеризующаяся достаточной морфофизиологической, географической, экологической, а в ряде случаев и репродуктивной особенностями; 2) подвиды — территориально разобщенные географические расы, приспособленные к определенному местообитанию и отличающиеся морфофизиологическими признаками (например, ель обыкновенная образует европейскую, финскую и сибирскую расы, или подвиды; обыкновенная белка на территории РФ имеет более 20 подвидов, отличающихся окраской, размерами и качеством меха); 3) экотипы — экологические расы, приспособленные к тем или иным условиям и имеющие свои морфофизиологические признаки (например, выделяют лесную и парковую расу черного дрозда, экотипы растений кислых и щелочных почв и т. п.); 4) популяция — относительно обособленная на определенной территории группа свободно скрещивающихся особей, способная длительное время существовать, воспроизводиться, эволюционировать; популяции вида возникают в результате естественного отбора. Каждая популяция также имеет свою внутреннюю структуру.

Задание 1. Конкуренцию между разными видами организмов легко изучать путем прямого экспериментирования. Рассмотрите рис. 29 и объясните, почему при совместном выращивании в строго контролируемых условиях и при почти постоянном снабжении пищей инфузория аурелия вытесняет соперника – инфузорию туфельку?

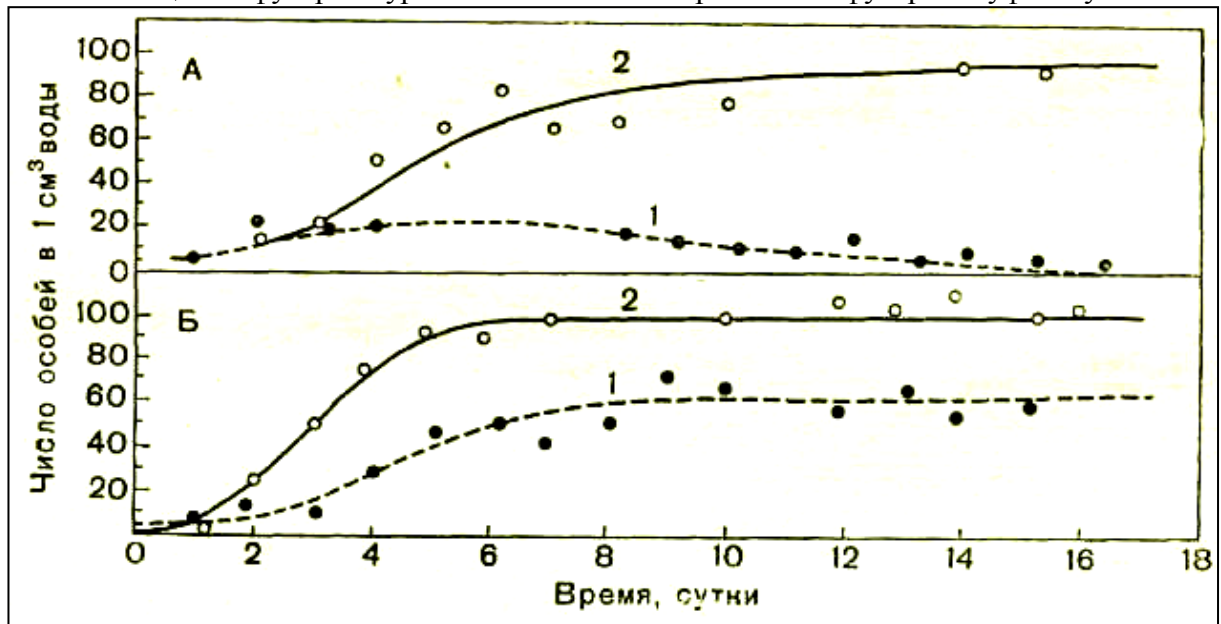


Рис. 29. Рост численности инфузорий *Paramecium caudatum* (1) и *P. aurelia* (2) в смешанной культуре (А) и в отдельных культурах (Б)

Задание 2. Аллелопатия (выделение организмами в среду биологически активных веществ) — широко распространенное свойство многих растений, грибов и

микроорганизмов. Какие группы веществ являются ингибиторами роста других организмов? Какую форму борьбы за существование представляет это явление?

Задание 2. Дайте объяснение с эволюционных позиций следующему выражению: «Отбору подвергаются не отдельные гены, а целостные фенотипы. Фенотип выступает не только объектом отбора, но и выполняет роль передатчика наследственной информации в поколениях».

Задание 3. Американский орнитолог Г.Бампас зимой 1898 г. собрал на улицах Манхэттена 327 домовых воробьев, окоченевших от сильного мороза и метели. Воробьев подвергли биометрическому анализу и параллельно отогревали в лаборатории. Выжили только те птицы, признаки которых приближались к средней норме (длина крыла, длина цевки, масса тела и др.). Объясните причину такой элиминации.

Задание 4. Одним из результатов возросшего давления отбора может быть специализация организмов к определенному образу жизни или более узкому диапазону условий среды. Почему это может оказаться неблагоприятным для дальнейшей судьбы вида?

Задание 5. Изучите схему на рис. 30. Кратко раскройте сущность главных компонентов микроэволюционного процесса.

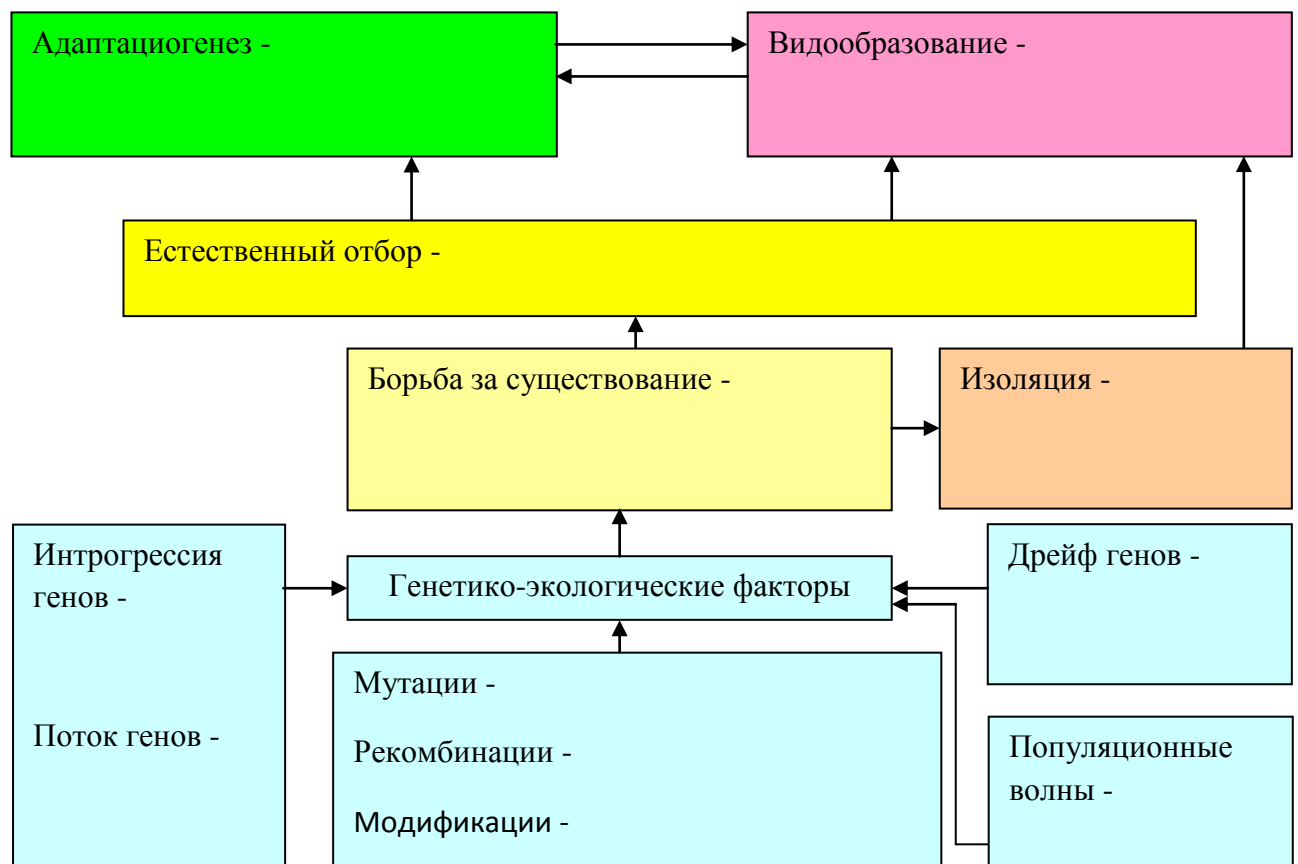


Рис. 30. Структура микроэволюционного процесса

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 22. БИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА

Цель: изучить биологическую концепцию вида

Концепция биологического вида

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

Биологическая концепция вида построена на критерии репродуктивной изоляции.

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

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

Таблица 15.

Сравнительная характеристика политипического и биологического вида

Хорологическая структура политипического вида	Популяционная структура биологического вида
Географические расы, или географические популяции	Мегапопуляции: очень высокая численность, неопределенно большое число поколений, максимальный уровень генетического разнообразия, генетическая структура определяется действием отбора и характеризуется высокой устойчивостью
Экологические расы, или экотопические популяции	Мезопопуляции: высокая численность, большое число поколений; генетическая структура складывается под влиянием ЭЭФ и отбора; разные мезопопуляции различаются по структуре аллелофонда
Экологические, локальные, местные, конкретные, менделевские популяции	Микропопуляции: низкая численность, ограниченное число поколений; на генетическую структуру заметно влияют ЭЭФ; каждая микропопуляция характеризуется уникальностью аллелофонда
Субпопуляции, семьи, соседства, колонии, стаи, стада	Группировки популяционного ранга: неопределенная и крайне нестабильная численность, практически отсутствует смена поколений, аллелофонд складывается случайным образом

Примечание. Разграничение аллопатрических видов связано с рядом затруднений. Обычно аллопатрические виды выделяются без учета физиолого-репродуктивного критерия, который сложно использовать на практике. В частности, различия между удаленными друг от друга географическими расами (не связанными непрерывным рядом популяций) могут быть обусловлены воздействием почвенно-климатических факторов. Тогда географические расы могут быть ошибочно описаны как разные виды.

Задание 1. Заполните таблицу 16

Таблица 16.

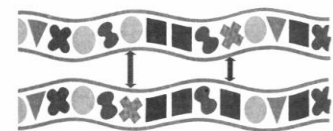
Критерии вида

Критерии	Какими общими признаками по этому критерию должны обладать особи, чтобы отнести их к одному виду	Пример (назвать два разных вида)	Исключение
1.Морфологический			
2.			

Задание 2. Почему нельзя, опираясь только на морфологический критерий, определить к какому виду относится организм?



Биохимический критерий



Последовательность аминокислот в гемоглобине человека и гориллы

Рис.31. Критерии вида

Задание 3. Изучите рис.8 и сравните хромосомы человека и шимпанзе. О чем говорит тот факт, что нуклеотидные последовательности ДНК человека и шимпанзе совпадают более чем на 90%?

Задание 4. Последовательность аминокислотных остатков в гемоглобине человека и шимпанзе полностью совпадают (141+141+146+146). В гемоглобине гориллы и человека два отличия. Между гемоглобином человека и лошади 43 отличия. Какой вывод можно сделать из данных фактов?

Задание 5. Приведите доказательства, что вид – закрытая генетическая система.

Задание 6. Сконструируйте схему – модель, поясняющую структуру вида, используя такие условные обозначения как: **особь, популяция, подвид, вид, ареал популяции, ареал распространения вида.**

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. Спб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 23. ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРЕДЕЛАХ ВИДА У РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Цель: изучить изменчивость в пределах вида

Изменчивость свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах). Изменчивость – один из важнейших факторов эволюции, обеспечивающей приспособленность популяций и видов к изменяющимся условиям существования.

Выживаемость – средняя для популяции вероятность сохранения особей каждого поколения за определенный промежуток времени, доля новорожденных особей в популяции, доживших до определенного возраста. В эволюционном учении используют дифференциальную оценку выживаемости разных генотипов в популяции в качестве характеристики естественного отбора. В этом смысле выживаемость – вероятность достижения определенным генотипом определенного возраста и его участие в размножении, т.е. в создании следующих поколений (репродуктивная ценность).

Выживаемость – важный показатель адаптивной ценности данного генотипа. В более широком смысле выживаемость – степень сохранения популяции или вида в историческом аспекте.

Выживание наиболее приспособленных – принцип дарвинизма, указывающий на то, что только наиболее приспособленные к условиям среды организмы обладают высокой выживаемостью и способностью к получению большого числа потомства.

Генотип – генетическая конституция организма, совокупность всех наследственных задатков данного организма, контролирующая развитие, строение и жизнедеятельность организма, т.е. совокупность всех признаков организма – фенотип.

Генотипическая изменчивость обусловлена возникновением новых генотипов и приводит, как правило, к изменению фенотипа. В основе генотипической изменчивости могут лежать мутации (мутационная изменчивость) или новые комбинации аллелей, образующиеся за счет закономерного поведения хромосом в мейозе и при оплодотворении (эукариоты) или за счет рекомбинации (комбинативная изменчивость).

Генетический груз – часть наследственной изменчивости популяции, которая определяет появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в процессе естественного отбора.

Мутационный груз – обусловлен повторным возникновением в популяции мутантных аллелей. Поскольку естественный отбор направлен против этих аллелей, их частота невелика и они поддерживаются в популяции благодаря мутационному давлению. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии полностью подавляются или же оказывают слабое повреждающее действие.

Сегрегационный груз – возникает в результате выщепления гетерозиготными родителями менее приспособленных гомозиготных потомков.

Субституционный груз – возникает при изменении адаптивной ценности особей и сохраняется в популяции, пока один аллель не заместит другой.

Каждая популяция несет в себе генетический груз, часть которого происходит за счет повторного мутирования, а другая часть – за счет эффекта сверхдоминирования. В обоих случаях гомозиготы имеют отрицательное проявление. Однако понятие вредности мутаций относительно, так как генетический груз одновременно может представлять собой генотипический резерв эволюции благодаря поддержанию генетического разнообразия и, следовательно, эволюционной пластичности популяций.

Задание 1. Любой вид в природе имеет определенное местообитание. Границы распространения определяют его ареал, где вид возник, определился, существовал или существует в настоящее время,

Устанавливая тесные взаимоотношения с абиотическими и биотическими факторами среды. Морфология организмов, ограниченность видового ареала, территория, на которой вид оказывается адаптивным, составляют основу географического критерия вида. Какими фактами можно доказать, что описываемые виды зайцев являются самостоятельными? Какие изменения претерпевает вид в пределах ареала? Как можно использовать географический и экологический критерии при определении зайцев в природе?

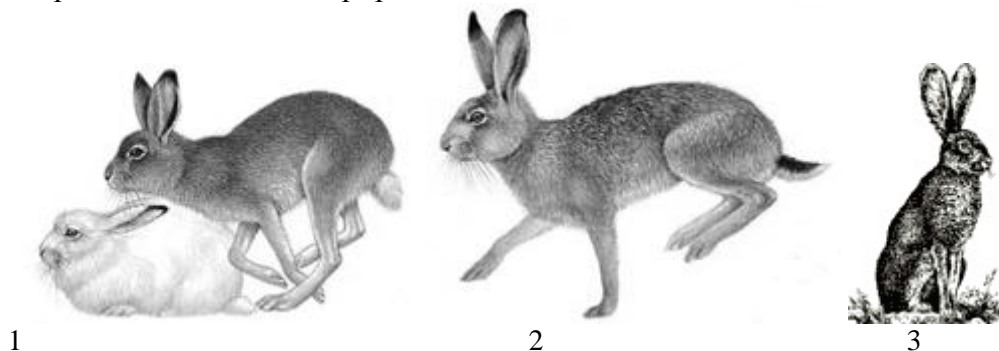


Рис.32. Виды зайцев (1 – беляк, 2 – русак, 3 – толай)

Задание 2. В зависимости от численности особей. Их подвижности, а также от распределения местообитаний в пределах ареала можно выделить три типа популяционных структур видов: вид – одна большая популяция; вид, состоящий из ряда популяций средней численности и обособленности; вид, состоящий из одной или нескольких малочисленных и малосвязанных друг с другом популяций.

К какому из указанных типов соответствуют популяционные структуры следующих видов: сосны пицундской (радиус репродуктивной активности менее километра) (рис. 33), соболя (радиус репродуктивной активности до 200 км) (рис. 34) и чирка-свистунка (радиус репродуктивной активности тысячи километров) (рис. 35).



Рис. 33. Ареал сосны пицундской



Рис. 34. Ареал соболя



Рис.35. Ареал чирка

Задание 4. Клесты еловик и сосновик являются одним из немногочисленных примеров видов-двойников среди птиц. Обитая совместно на значительной территории, охватывающую Северную Европу и Скандинавский полуостров, эти виды не скрещиваются друг с другом. Морфологические различия между ними, незначительные и весьма ненадежные, выражаются в размерах клюва: у сосновика он несколько толще, чем у еловика. Познакомьтесь с иллюстрациями двух видов клестов и определите сосновика и еловика.

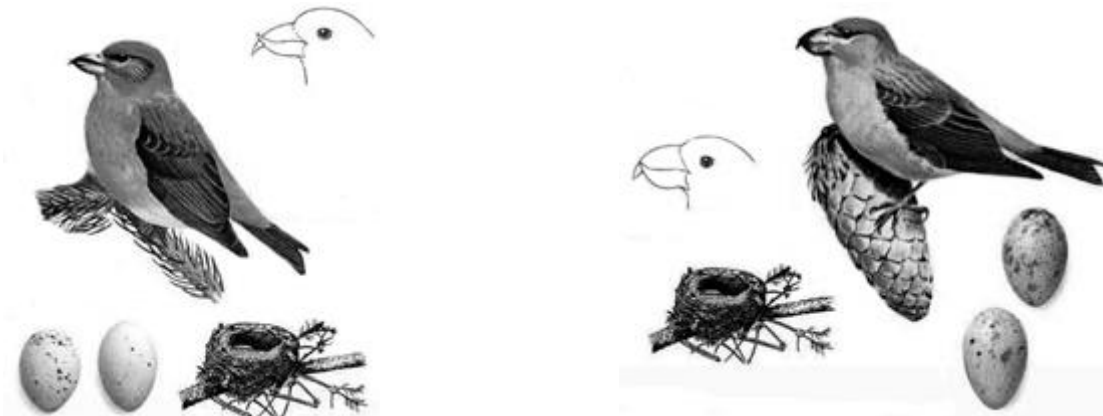


Рис. 36. Виды двойники клеста

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир, 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.

ТЕМА 24. ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ФИЛОГЕНЕЗА

Цель: изучить основные формы филогенеза

Филетическая эволюция – эволюция организмов, характеризующаяся постепенным прогрессирующим приспособлением особей последовательных поколений под действием движущего отбора. При филетической эволюции генофонд данного вида изменяется как целое, т.е. без дивергенции признаков. В результате филогенетической эволюции возникает единственная неветвящаяся филетическая линия в виде непрерывного ряда последовательных во времени групп (видов, популяций), каждая из которых является потомком предшествующей группы и предком последующей (Симпсон, 1944).

подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дает примеры именно филетической эволюции. Развитие предков лошадей по прямой линии: фенакодус – эогиппус – миогиппус – парагиппус – плиогиппус – современная лошадь – пример филетической эволюции.

В «чистом» виде (как эволюция без дивергенции) филетическая эволюция может характеризовать лишь сравнительно короткие периоды эволюционного процесса. Но она показывает, что процесс эволюции не может быть приостановлен. Даже когда говорится о длительном существовании в неизменном виде живых ископаемых имеется в виду лишь их относительная неизменность, большое сходство современных форм с теми, которые жили миллионы или сотни миллионов лет назад (но не их идентичность). Филогенез – филогения, историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп: царств, типов (отделов), классов, отрядов (порядков), семейств, родов, видов (Геккель, 1866). Раздел биологии, изучающий филогенез и его закономерности, – филогенетика. Исследование филогенеза и реконструкция его необходимы для развития общей теории эволюции и построения естественной системы организмов; выводы филогенетики важны также для исторической геологии и стратиграфии. Геккель предложил использовать для исследования филогенеза метод тройного параллелизма – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. В настоящее время в филогенетике используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, биогеографии, физиологии, паразитологии.

Филогенез большинства групп имеет характер адаптивной радиации. Графическое изображение филогенеза – родословное (или филогенетическое) древо. Основная движущая сила, определяющая адаптивный характер филогенетических преобразований организмов, – естественный отбор. Конкретные направления филогенеза ограничиваются исторически сложившимися особенностями генетической системы, морфогенеза и фенотипа каждой конкретной группы. Любые филогенетические преобразования происходят посредством перестройки онтогенезов особей, при этом приспособительную ценность могут иметь изменения любой стадии индивидуального развития. Таким образом, филогенез

Филогенетическая компенсация органов – приспособительная эволюция, в результате которой при ослаблении функции какого-либо органа происходит компенсаторная интенсификация другого органа, не гомологичного первому, но находящегося с ним в биологической координации.

У грызунов, роющих норы и ходы с помощью передних конечностей и резцов, развиты преимущественно либо одни роющие органы, либо другие. У слепыша и

слепушонки – слабое развитие передних лап компенсируется мощными резцами. У цокора и протеевой полевки отмечается обратное соотношение – когти передних конечностей резко гипертрофированы и компенсируют при рытье работу лишь немного увеличенных резцов.

При переходе к обитанию в пещерах у кузнечиков редуцируются глаза, но параллельно гипертрофируются усики, превышающие в несколько раз длину тела.

Птицы с помощью клюва неспособны эффективно измельчать твердую пищу, как это делали их предки с помощью зубов. Однако у некоторых пернатых, в частности у куриных, утрата зубов и их функции компенсируется развитием мышечного желудка, перетирающего пищу с помощью проглоченных ранее камешков.

Задание 1. Рассмотрите предложенный материал и рисунок 37, зарисуйте конечности насекомых, обозначив разным цветом их отделы, укажите функции этих отделов. Заполните таблицу 28.

Таблица 28.

Гомология конечностей насекомых

Насекомое	Тип конечности (какая пара, функция)	Модифицированный отдел конечности
Жужелица блестящая		
Пчела медоносная		
Кузнечик зеленый		
Медведка обыкновенная		
Вошь лобковая		
Плавунец окаймленный		
Богомол настоящий		

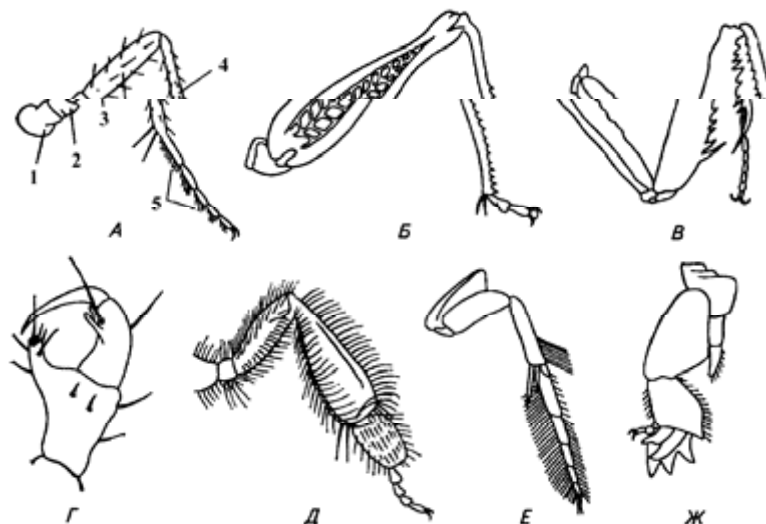


Рис. 37. Конечности насекомых

А – ходильная; Б – прыгательная; В – хватательная; Г – прицепная; Д – собирательная; Е – плавательная; Ж – копательная (1 - тазик, 2 - вертлуг, 3 - бедро, 4 - голень, 5 - лапка)

Задание 2. Рассмотрите рисунок 38, 39, 40. Определите, на каком рисунке отражена какая из форм филогенеза?



Рис. 38. Внешнее сходство трех видов ластоногих морского котика (1), моржа (2) и тюленя (3), обусловленное как общностью происхождения, так и приспособлением к одинаковой среде обитания

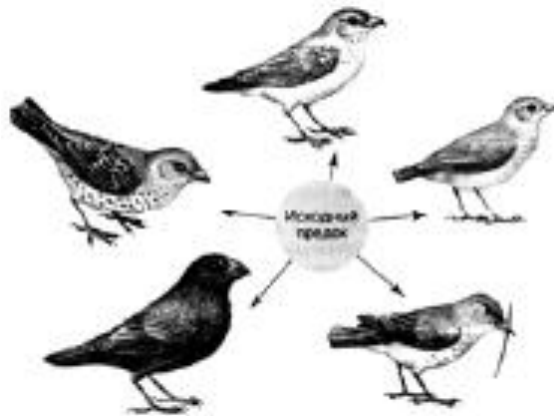


Рис. 39. Дарвиновы вьюрки возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям вьюрков от одного или немногих предковых видов на Галапагосских островах



Рис.40. Приспособления для парения в воздухе представителей позвоночных животных (рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих)

Задание 2. Конвергенция по форме тела у млекопитающих: независимое возникновение биологического типа прыгуна открытых пространств в разных филогенетических группах (рис. 41). Определите, какое из направлений эволюции иллюстрирует данная форма филогенеза?

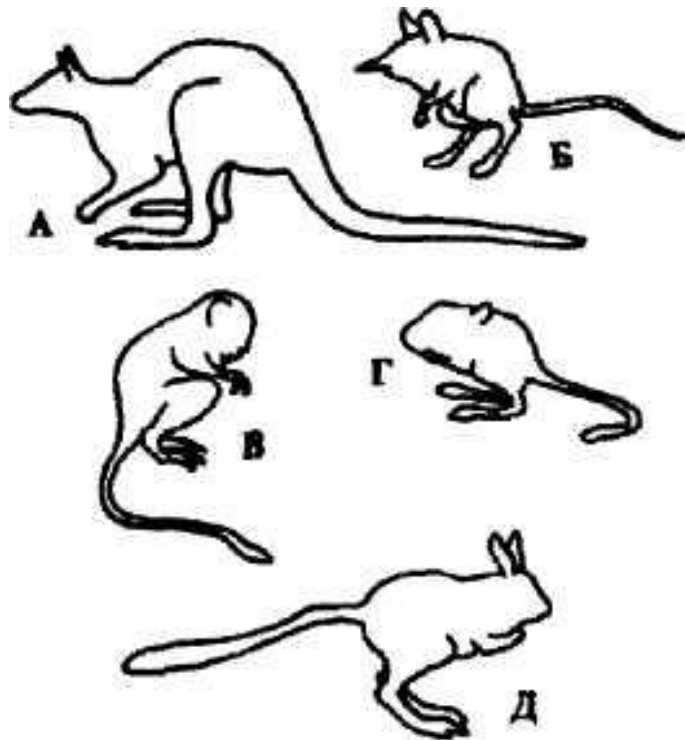


Рис. 41. Конвергенция по форме тела у млекопитающих
А – кенгуру; *Б* – насекомоядный прыг унчик; *В* – полуобезьяна долгопят; *Г* – грызун тушканчик; *Д* – каффарский долгоног

Задание 3. Конвергентное сходство наблюдается и у групп организмов, очень далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении. У планирующих животных в процессе филогенеза появились различные выросты, помогающие при полете (рис. 40). Как называются органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение?

Задание 4. Параллельное развитие можно проследить на вымерших южноамериканских копытных – литоптернах. На рисунке 42 представлен лошадеподобный тоатерий. Предки его имели трехпалые конечности: тредозон (1). У протеротерия (2) средний палец уже удлинен, а у тоатерия (3) и передняя и задняя конечности однопалые, как у лошади (4). Однако, когда в Южной Америке лесостепи сменились пампасами с жесткой степной растительностью, тоатерий вымерли. В чем причина гибели данной группы американских копытных?



Рис. 42. Параллельное развитие южноамериканских копытных

Задание 5. Очень разнообразно строение личинок различных комаров и многих других насекомых при сравнительно большом сходстве взрослых организмов (рис. 43). Какую форму филогенеза может иллюстрировать данное разнообразие?

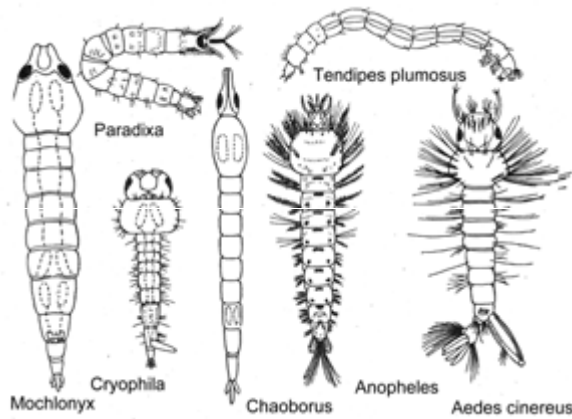


Рис. 43. Личинки комаров

Задание 6. Саблезубость возникла в стволе кошачьих (Felidae) по крайней мере четырежды в двух независимых стволах. Рассмотрите рисунок 43 Какую форму филогенеза иллюстрирует данный пример?

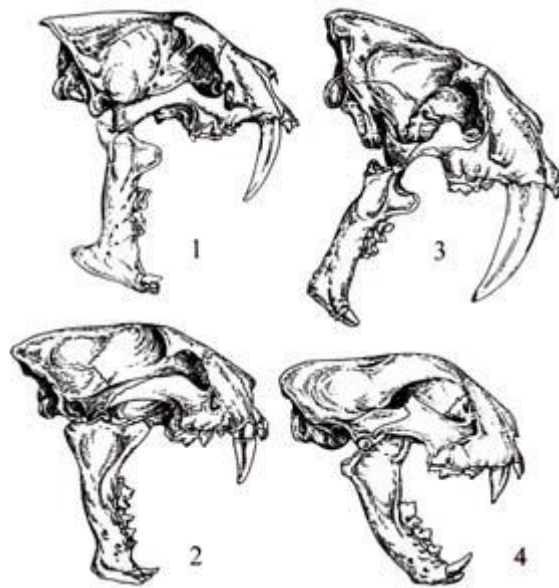


Рис. 43. Развитие саблезубости у крупных кошек
 1 – махайрод (*Hoplophoneus*), олигоцен; 2 – лжесаблезубая настоящая кошка (*Dinictis*), существовавшая в то же время; 3 – возникший в подсемействе махайродовых через 20–30 млн. лет *Smilodon*; 4 – плейстоценовый саблезубый тигр (*Pseudaelurus*) из семейства настоящих кошек

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Бродский, А.К. Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. Галковская, Г.А. Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. Гиляров, А.М. Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. Дажо, Р. Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. Дрё, Ф. Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. Кашкаров, Д.Н. Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. Лархер, В. Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. Наумов, Н.П. Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. Нинбург, Е.А. Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. Новиков, Г.А. Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
1. Одум, Ю. Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.

ТЕМА 25. ВОЗНИКНОВЕНИЕ АДАПТАЦИЙ

Цель: изучить процесс возникновения адаптаций

Адаптация – совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей данного вида, обеспечивающая возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды.

Для возникновения адаптации необходимо наличие элементарного эволюционного материала – наследственной изменчивости – и элементарных эволюционных факторов – прежде всего естественного отбора. Появление в популяции нового удачного фенотипа или особей – носителей удачных мутаций – еще нельзя рассматривать как адаптацию. Появление селективно ценного генотипа является элементарным адаптационным явлением. Об адаптации можно говорить лишь после возникновения специализированного признака у популяции (вида) к элементам среды. Достигается это при «подхвате» естественным отбором элементарного адаптационного явления и стойком изменении генотипического состава популяции. В этом случае конкретные полезные уклонения отдельных особей превращаются в норму для популяции в целом.

Эволюционные изменения – будь то образование новых популяций и видов, появление или редукция органов, усложнение или упрощение организации – по существу лишь разные стороны развития адаптаций. Этим определяется место и значение проблемы адаптаций в эволюционном учении. Целесообразность органической природы складывается в результате исторического развития в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и преходяща.

Адаптивная зона – совокупность адаптивных возможностей, характеризующих группу организмов (определенные типы адаптаций, основные способы использования ресурсов внешней среды, общие черты образа жизни, характерные для таксона в целом). Сменой адаптивной зоны объясняют микроэволюционные преобразования.

Задание 1. Сравните основные классы позвоночных животных и докажите, что рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие произошли путем арогенеза, на основе последовательного усложнения морфофизиологических преобразований и повышения общего уровня организации. Заполните таблицу 29.

Таблица 29

Ароморфозы позвоночных животных

Классы позвоночных животных	Ароморфоз			
	Строение сердца	Строение органов дыхания	Развитие головного мозга	Покровы тела
Рыбы				
Амфибии				
Рептилии				
Птицы				
Млекопитающие				

Задание 2. Рассмотрите предложенных животных, установите изменения приспособительного характера, способствовавшие более широкому расселению (использованию экологических ниш). Заполните таблицу 30.

Таблица 30

Аллогенные изменения птиц

Представители	Строение клюва	Строение ног	Пища
Голубь			
Утка			
Кулик			
Ястреб			
Куропатка			
Ворона			

Задание 3. Могут ли эндопаразитические черви, развивающиеся путем катаморфоза, быть примером биологического прогресса? Почему некоторые древние животные, пройдя путь катаморфоза, дожили до наших дней?

Задание 4. Можно гипоморфоз считать экологической специализацией?

Задание 5. Гиперморфоз – переразвитие, гигантизм распространен во многих группах животного и растительного царств. Объясните, почему гиперморфоз считается крайним случаем специализации органа или всего организма, резко сужающим его экологическую нишу?

Приведите примеры гиперморфоза.

Задание 6. Является ли процесс возвращения млекопитающих в водную среду ароморфозом?

Задание 7. После возникновения ароморфозов и особенно при выходе животных в новую среду обитания начинается формирование приспособлений отдельных популяций к условиям существования путем идиоадаптаций. Так, класс птиц в процессе расселения по суше дал огромное разнообразие форм, хотя основные черты строения у них одинаковые (рис. 44). Назовите аллогенные изменения в классе птиц.



Рис. 44. Приспособительные типы лап у птиц

1 – обхватывающая лапа американской славки; 2 – схватывающая лапа филина; 3 – лазающая лапа дятла, 4 – ходильная и разгребаящая лапа куропатки; 5 – приспособленная к ходьбе по болоту лапа цапли; 6 – приспособленная к плаванию лапа шилохвостки

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

1. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
2. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатов. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
3. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
4. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
5. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
6. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
7. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
8. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
9. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
10. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
11. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
12. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
13. *Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б.* Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. - Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.

ТЕМА 26. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Цель: изучить основные направления эволюции

Ароморфоз – эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфофизиологическому прогрессу. Организм получает в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные какой-либо строго определенной средой, и поэтому приобретает возможность выйти за пределы этой среды и освоить новую. Усовершенствование легких у птиц и у млекопитающих, полное разделение артериальной и венозной крови в сердце птиц и млекопитающих, развитие теплокровности.

Возникновение млекопитающих сопровождалось рядом крупных ароморфозов: прогрессивное развитие легких и кровеносной системы, возникновение волосного покрова – общий подъем жизнедеятельности с приобретением постоянной высокой температуры тела, усовершенствование нервной системы и развитие органов чувств.

В результате ароморфозов организмы получают качественно новые возможности для освоения ресурсов внешней среды. Эти возможности реализуются в процессе развития алломорфозов (идиоадаптаций) и других более узких приспособлений, на базе которых могут формироваться новые ароморфозы. Развитие ароморфозов и алломорфозов обусловлено одними и теми же эволюционными механизмами, они отличаются лишь по своему значению для организма в целом.

Вымирание – поголовное исчезновение (без оставления потомства) любой систематической единицы живого в результате природных процессов или пантропического воздействия; явление, противоположное массовому размножению. Подсчеты палеонтологов показывают, что виды, существующие в настоящее время, составляют лишь ничтожную часть (около 2-5 %) из общего числа видов, образовавшихся на Земле в ходе эволюции: подавляющая часть существовавших видов вымерла. Следовательно, вымирание – столь же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов. Следует помнить, что вымирание видов не обязательно ведет к бесследному исчезновению всей группы. В процессе филетической эволюции старый вид не исчезает, а превращается в другой, сохраняя не только принципиальное сходство с исходным видом, но и являясь носителем большей части генетической информации филума.

Вымирание как естественный этап, способный завершить эволюцию части филогенетического древа, определяется теми же эволюционными факторами, что и обычная эволюция. Но при вымирании все факторы эволюции как бы действуют с обратным знаком. Например, давления мутационного процесса не всегда достаточно, чтобы дать материала для перестройки генотипа и всего генофонда в соответствии с новыми условиями; давление изоляции, возможно, оказывается чересчур сильным и превышает допустимые в данных условиях пределы (нарушается единство развивающейся группы); высокое давление естественного отбора может вести к размножению все меньшего числа особей.

Если суммировать все многочисленные предположения о конкретных причинах вымирания животных и растений, то можно сказать, что они сводятся к трем теориям: 1) Вымирание таксономической группы происходит в результате поражения ее в борьбе против физических факторов среды. В Исландии в суровую зиму 1829 г. вымерзли все исландские лягушки, которые так и не смогли восстановиться.

2) Вымирание таксономической группы происходит в результате поражения ее в межвидовой борьбе за существование. В Европе серая крыса (*Rattus norvegicus*) вытесняет черную крысу (*R. Raitus*), американская норка (*Mustela vison*) – европейскую норку (*M. lutreola*), рыжий таракан-прусак (*Blatella germanica*) – большого черного таракана (*Blatta orientalis*), восточный большой рак (*Astacus fluviatilis*) – европейского рака (*A. leptodactylus*). Конечным результатом этих процессов будет полное вымирание вытесняемых видов.

3) Вымирание происходит в результате «старения» видов, которое сопровождается потерей способности давать вариации, а тем самым приспособливаться к изменяющимся условиям среды, обусловленного уменьшением их генотипического разнообразия и снижением конкурентоспособности.

Задание 1. Когда данный тип организации овладеет новой экологической зоной, начинается приспособление к специфическим биотомам этой зоны. Сохраняя свои основные черты, исходный тип специализируется в различных направлениях. Происходит *адаптивная радиация*, причиной которой является «центробежная сила» отбора. Изменения, вызываемые в среде развитием некоторых групп организмов, также создают новые возможности для внедрения представителей других типов. Например, заселение суши высшими растениями обеспечило кормовую базу для наземных животных, а появление наземных позвоночных в свою очередь открыло новые возможности для паразитов. Развитие влияющих друг на друга обособленных линий называется *коэволюцией*; примером могут служить цветковые растения и насекомые опылители.

Изучите схему на рис. 45. Приведите примеры адаптивной радиации и коэволюции.

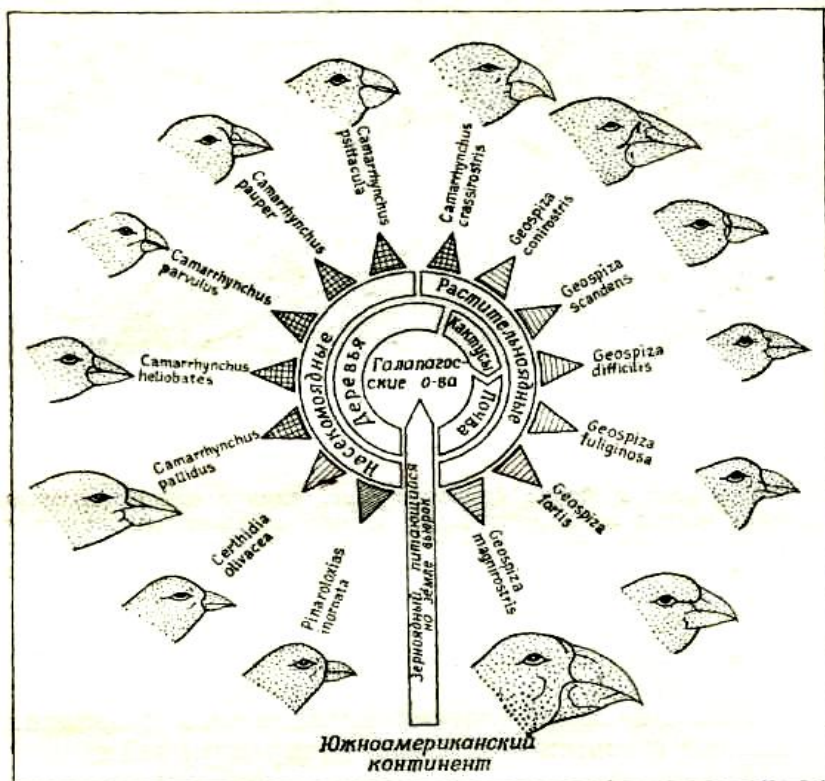


Рис. 45. Адаптивная радиация: дарвиновы вьюрки на Галапагосских островах

Задание 2. В ходе эволюции растет многообразие комбинаций, отражающих приспособления к частным условиям существования (*идиоадаптации*, или *алломорфозы*), которые интегрируются и ведут к новым, обычно сложным (*ароморфозы*) или, реже, к более упрощенным (*катаморфозы*) системным уровням. Явление катаморфоза или, иначе, *морфо-физиологического регресса* и вторичного упрощения не противоречит принципу *биологического прогресса*: это выражение высокой специализации и соблюдения принципа экономии. В чем принципиальное отличие биологического регресса от морфофизиологического регресса. Что такое теломорфоз и гиперморфоз? Заполните (поставьте «+») таблицу 31.

Таблица 31

Ароморфозы, алломорфозы и катаморфозы у растений и животных

Признаки (процессы)	Ароморфоз	Алломорфоз	Катаморфоз
Появление фотосинтеза			
Редукция органов передвижения, хорды у взрослых асцидий			
Редукция второй пары крыльев у двукрылых			
Гомойотермия у птиц и млекопитающих			
Появление и совершенствование крыльев у насекомых			
Колюще-сосущий ротовой аппарат у комаров			
Развитие проводящей сосудистой системы			
Редукция глаз у пещерных обитателей			
Разграничение венозного и артериального потоков крови у птиц и млекопитающих			
Иглы у ежей и дикобразов			
Утрата органов чувств, пищеварительной системы, упрощенное строение нервной системы у ленточных червей			
Отсутствие хлорофилла у заразиховых растений			
Верхний рот у араваны			
Преобразование корней в гаустории у паразитических растений			
Покровительственная окраска у животных			
Формирование поведения, основанного на использовании информации, переданной генетически от родителей и приобретенной в ходе индивидуальной жизни			
Отсутствие дифференцированных систем органов у рачка саккулины			
Разнообразие формы листовой пластинки			
Образование пыльцевой трубки у высших растений			
Кастовость у муравьев, пчел, термитов			
Стрекательные клетки у медуз			
Отсутствие кишечника, ротового и анального отверстий у погонофор			
Возникновение мембраны у примитивных коацерватов			
Спячка у гетеротермных млекопитающих			
Клыки у хищных млекопитающих			

Задание 3. Исходный пункт адаптивной радиации – это случайно оказавшиеся в наличии варианты, которые закономерно приспосабливаются к соответствующей среде. При этом могут возникать значительные сходства и явления конвергенции, которые, реализуясь в крупном масштабе, приводят к аналогичным фаунам (жизненные формы сумчатых в Австралии и плацентарных млекопитающих на остальных континентах), а в малом масштабе – к замещению (сумчатая летяга – летучие мыши; куница в европейской тайге – соболь в азиатской тайге). Виды, занимающие одинаковые экологические ниши в географически удаленных, изолированных друг от друга местообитаниях, называются *викариантами*. Приведите примеры викарирующих видов.

Задание 4. Сравните основные классы позвоночных животных и докажите, что рыбы, рептилии, птицы и млекопитающие произошли путем *арогенеза*, на основе последовательного усложнения морфофизиологических признаков и повышения общего уровня организации. Заполните таблицу 32.

Таблица 32

Ароморфозы позвоночных животных

Классы позвоночных	Строение сердца	Строение органов дыхания	Развитие головного мозга	Покровы тела
Рыбы				
Амфибии				
Рептилии				
Птицы				
Млекопитающие				

Задание 5. Сравните две составляющие эволюционного процесса и заполните таблицу 33.

Таблица 33

Микроэволюция и макроэволюция

Признаки для сравнения	Микроэволюция	Макроэволюция
Предпосылки (факторы) эволюции		
Движущая сила эволюции		
Результат действия этой движущей силы в ряду поколений		
В пределах каких групп организмов происходит?		
Возникновение какой новой группы особей является началом этого процесса?		
Результат эволюции (какая новая группа возникает?)		
Доступна ли человеку для непосредственного наблюдения?		

Задание 6. Для каждого крупного таксона в идеале можно установить скорость эволюционных изменений. Исходными точками для суждения об абсолютной скорости эволюции обычно называют: 1) хронология появления новых особенностей в

палеонтологической летописи; 2) изменение скорости замены нуклеотидов или аминокислот, 3) прямые наблюдения над внутривидовыми изменениями. В общем, группы, сохранившие примитивные признаки и низший уровень организации, старше других, т.е. средняя скорость их эволюции меньше. Неизменные условия среды (например, в море), малая подвижность организма, отсутствие географических и климатических различий способствуют спокойному и ровному ходу эволюции у групп, которые давно прошли фазу своего быстрого развития. Напротив, эволюция часто сильно ускоряется в случае подвижности организма и при изменении образа жизни. Для хордовых – самого молодого типа животных – принимают возраст около 500 млн. лет, для классов этого типа – 460, для отрядов – около 200 млн. лет. В эволюционной линии лошади за 45 млн. лет сменилось 8 родов (возраст рода около 5,6 млн. лет). Дайте характеристику трех форм эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

Дополнительная

6. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
7. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
8. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. - Л.: Наука, 1944. - 316 с.
9. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. - М.: Мир, 1978. - 412 с.
10. *Наумов, Н.П.* Экология животных / Наумов, Н.П. - М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
11. *Нинбург, Е.А.* Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. - М.: ТНИ КМК, 2005. - 138 с.
12. *Новиков, Г.А.* Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
13. *Одум, Ю.* Основы экологии / Одум, Ю. - М.: Мир, 1975.
14. *Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г.* Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
15. *Пианка, Э.* Эволюционная экология / Пианка, Э. - М.: Мир., 1981. - 399 с.
16. *Пономарева, И.Н.* Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. - Л.: Наука, 1975. - 161 с.
17. *Реймерс, Н.Ф.* Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.

ТЕМА 27. КОНЦЕПЦИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Цель: изучить концепции происхождения человека

Среди позвоночных гомойотермные млекопитающие, с тех пор как они отделились около 200 млн. лет назад от рептилий, заняли практически все биотопы. Человекоподобные приматы (*гоминоиды*) восходят к низшим приматам. Древнейшие находки приматов имеют возраст 70 млн. лет. Важный представитель человекоподобных приматов – *Propliopithecus haeckeli* (возраст около 30 млн. лет). В нем примечательно прогрессивное развитие моляров (коренных зубов), сближающее его с дриопитеком, и его возможная роль как «связующего звена» между понгидами (человекообразными обезьянами) и *гоминидами*. В течение длительной фазы предшественников человека (почти 20 млн. лет) действовали исключительно эволюционные факторы генетической изменчивости и отбора. Главные представители этой фазы относятся к группе *раманитека*, находки которой датируются от 14 до 7 млн. лет назад.

Задание 1. Сходство высших человекообразных обезьян с человеком проявляется и во внешнем облике, и в размерах тела, и в способе передвижения, и в строении различных систем органов. Сравните строение человека (I) и шимпанзе (II) (рис. 46), заполните таблицу 34.

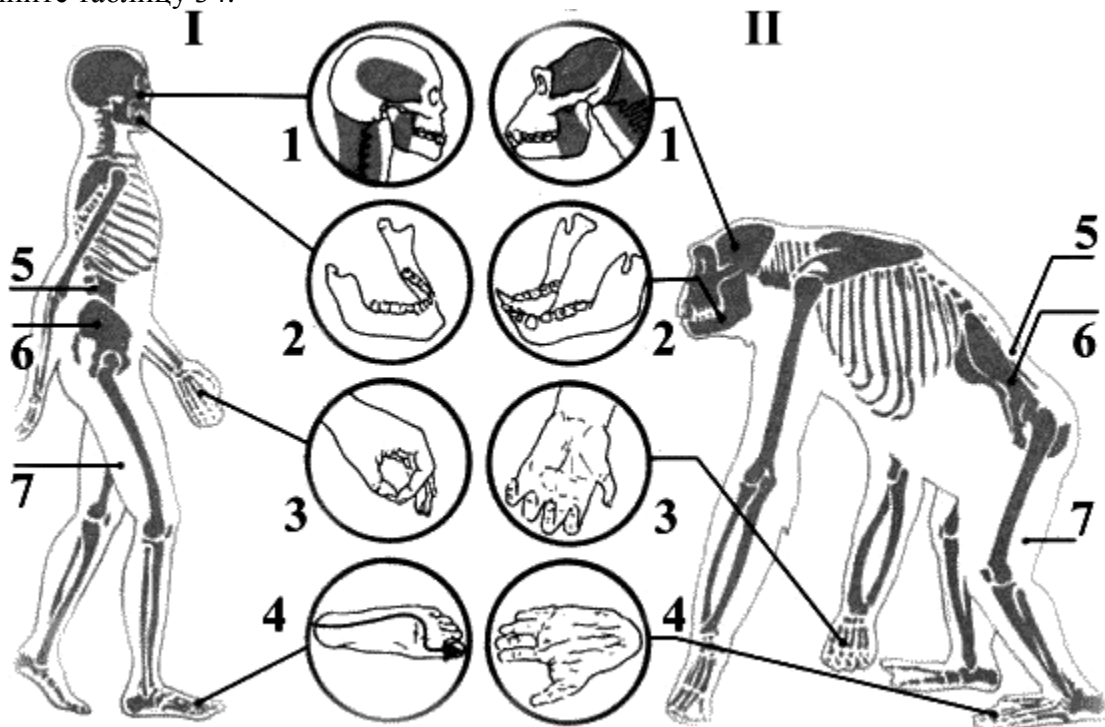


Рис. 46. Особенности анатомии человека (I) и шимпанзе (II)

Таблица 32.

Особенности анатомии человека и шимпанзе

Особенности анатомии	Человек	Шимпанзе
1. Череп (соотношение лицевой и мозговой части) и шейный отдел позвоночника		
2. Нижняя челюсть (размер челюсти, зубов, высота коронки коренных зубов, форма зубной дуги)		
3. Верхние конечности и пальцы рук		
4. Поясничный отдел позвоночника		
5. Пояс нижних конечностей (форма таза)		
6. Нижние конечности (соотношение длины ног и рук)		
7. Стопа (форма стопы, большой палец ноги)		

Задание 2. Иногда у человека появляются атавизмы – признаки, свойственные его предкам (рис. 47). Используя знания генетики, объясните причины появления у человека атавизмов. О чем они свидетельствуют?



Рис. 47. Атавизмы человека

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К.. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. - 152 с.
2. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология. Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. - М.: Мир, 2009. В 2-х т. Т.1. - 667 с., Т. 2. - 477 с.
3. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. - Минск: Лексис, 2010. - 196 с.
4. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. - М.: Изд-во МГУ, 2010. - 184 с.
5. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. - М.: Прогресс, 2005. - 415 с.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Алпатъев, А.М.* О принципиальных основах охраны природы Земли // Вопросы охраны природы и рационального использования природных ресурсов / Алпатъев, А.М. – Л., 1998. – 254 с.
2. *Астраханцев, Г.П., Менишуткин, В.В., Петрова, Н.А.* Моделирование экосистем больших стратифицированных озер / Астраханцев, Г.П., Меншуткин, В.В., Петрова, Н.А. – М.: Наука, 2003. – 363 с.
3. *Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К.* Экология: Особи, популяции и сообщества / Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. – М.: Мир, 2009, в 2-х томах.
4. *Биология: жизнь, гены, клетка, онтогенез, человек.* Т. 1, М., 2001. – 300 с.
5. *Бобылев, С. Н., Гирусов, Э. В., Перелет, Р. А.* Экономика устойчивого развития. Учебное пособие / Бобылев, С. Н., Гирусов, Э. В., Перелет, Р. А. – Изд-во ступени, Москва, 2004, 303 с., isbn 5-94713-046-7
6. *Большой энциклопедический словарь.* Биология. М., 1998. – 600 с.
7. *Бродский, А.К.* Краткий курс общей экологии / Бродский, А.К. – СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2008. – 152 с.
8. *Вернадский, В.И.* Биосфера / Вернадский, В.И. // Избр. Соч. Т. V. М., 1960. – 432 с.
9. *Вернадский, В.И.* Биосфера и ноосфера // Б-ка трудов акад. В.И. Вернадского. Живое вещество и биосфера / Вернадский, В.И. – М., 1994. – 400 с.
10. *Вернадский, В.И.* Несколько слов о ноосфере //Тр. Биогеохим. Лаборатории / Вернадский, В.И. – Т. 16. М., 1980. – 367 с.
11. *Вернадский, В.И.* Размышления натуралиста. Кн. 2. Научная мысль как планетное явление / Вернадский, В.И. – М., 1977. – 348 с.
12. *Видяпин, В.И., Журавлева, Г.П.* Экономическая теория (политэкономия) / Видяпин, В.И., Журавлева, Г.П. – М.: ИНФРА, 1999. – 286 с.
13. *Галковская, Г.А.* Основы популяционной экологии / Галковская, Г.А. – Минск: Лексис, 2010. – 196 с.
14. *Гвишиани, Д. М.* Мосты в будущее / Гвишиани, Д. М. – Институт системного анализа, УРСС, Москва, 2004. – 199 с.
15. *Гиляров, А.М.* Популяционная экология / Гиляров, А.М. – М.: Изд-во МГУ, 2010. – 184 с.
16. *Дажо, Р.* Основы экологии / Дажо, Р. – М.: Прогресс, 2009. – 415 с.
17. *Данилов-Данильян, В.И., Горшков, В.Г., Арский, Ю.М., Лосев, К.С.* Окружающая среда между прошлым и будущим: Мир и Россия / Данилов-Данильян, В.И., Горшков, В.Г., Арский, Ю.М., Лосев, К.С. // Экое Информ. 1994, № 5-6.
18. *Дедю, И.И.* Экологический энциклопедический словарь / Дедю, И.И. – Кишинев. 1990. – 364 с.
19. *Джиллер, П.* Структура сообществ и экологическая ниша / Джиллер, П. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
20. *Дрё, Ф.* Экология / Дрё, Ф. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. – 165 с.
21. *Заренков, Н. А.* Лекции по теории систематики / Заренков, Н. А. – М., 2006. – 192 с.
22. *Зубаков, В.А.* XXI век. Сценарии будущего: анализ последствий глобального экологического кризиса / Зубаков, В.А. – СПб, 1995. – 208 с.
23. *Кашкаров, Д.Н.* Экология животных / Кашкаров, Д.Н. – Л.: Наука, 1944. – 316 с.
24. *Киселёв, В.Н.* Основы экологии: Учебное пособие – МН.: 2008. – 400 с.
25. *Крылатых, Э.Н., Строкова, О.Г.* Аграрные аспекты вступления стран СНГ в ВТО / Крылатых, Э.Н., Строкова, О.Г. – Москва, 2002 г .
26. *Лапо, А.В.* Следы былых биосфер / Лапо, А.В. – М., 1987. – 205 с.
27. *Лархер, В.* Экология растений / Лархер, В. – М.: Мир, 1978. – 412 с.

28. Маталкин, А. И. Биологическая систематика / Маталкин, А. И. – М., 2008. – 241 с.
29. Миркин, Б. М., Наумова, Л.Г. Устойчивое развитие. Учебное пособие / Миркин, Б. М., Наумова, Л.Г. – Уфа: РИЦ Баш ГУ, 2009, - 148 с.
30. Наумов, Н.П. Экология животных / Наумов, Н.П. – М.: «Высшая школа», 1963. – 618 с.
31. Нинбург, Е.А. Введение в общую экологию (подходы и методы) / Нинбург, Е.А. – М.: ТНИ КМК, 2005. – 138 с.
32. Новиков, Г.А. Основы общей экологии и охраны природы / Новиков, Г.А. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. – 352 с.
33. *О некоторых вопросах поддержания качества воды и ее самоочищения* // Водные ресурсы. 2005. Т. 32. № 3. С. 337-347.
34. Одум, Ю. Основы экологии / Одум, Ю. – М.: Мир, 1975. – 542 с.
35. Одум, Ю. Экология / Одум, Ю. – М.: Мир, 1986, в 2-х томах.
36. Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. Следы в природе / Ошмарин, П.Г., Пикунов, Д.Г. – М.: Наука, 1990. – 294 с.
37. Перелет, Р. Экологическая дипломатия / Перелет, Р. *Международная жизнь*, 10, 1988 <http://www.xserver.ru/user/ekobp/>
38. Перелет, Р. А. Выявление показателей устойчивого развития // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов / Перелет, Р. А. – Винити —1995. — № 6
39. Петров, К.М. Общая экология / Петров, К.М. – Изд «Химия», СПб, 2000. – 376 с..
40. Пианка, Э. Эволюционная экология / Пианка, Э. – М.: Мир., 1981. – 399 с.
41. Пономарева, И.Н. Эволюционная экология / Пономарева, И.Н. – Л.: Наука, 1975. – 161 с.
42. Радкевич, В.А., Экология: Учебник. – 3-е изд., переработано и дополнено / Радкевич, В.А. – Мн.: Высшая Школа, 2007. – 354 с.
43. Реймерс, Н.Ф. Основные биологические термины и понятия / Реймерс, Н.Ф. – М.: Просвещение, 1988. – 319 с.
44. Розенберг Г.С. Волжский бассейн на пути к устойчивому развитию / Розенберг Г.С. – Тольятти. 2009. – 477 с.
45. Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии / Розенберг, Г.С., Мозговой, Д.П., Гелашвили, Д.Б. – Самара: СНЦ РАН, 1999. – 396 с.
46. Сердюцкая, Л.Ф. Системный анализ и математическое моделирование экологических процессов в водных экосистемах / Сердюцкая, Л.Ф. – М.: Либроком, 2009. – 144 с.
47. Серова, Е.В. К вопросу о продовольственной безопасности России / Серова, Е.В.
48. Скворон, С. Развитие теории эволюции / Скворон, С. – М., 1965.- 162 с.
49. *Техногенное загрязнение речных экосистем.* – М.: Научный мир, 2002. – 140 с.
50. *Указ президента РФ от 1 апреля 1996 г. N 440 «О концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию».*
51. *Устойчивое экологобезопасное развитие: курс лекций/* под ред. А. Д. Урсула. — М.: издательство РАРС, 2001. – 169 С.
52. Чернова, Н.М., Былова, А. М., Экология: Учебное пособие для студентов биологических специальностей пед. Институтов / Чернова, Н.М., Былова, А. М. – 2-е издание, переработанное – М.: Просвещение, 1988.- 321 с.
53. Шилов, И.А. Экология / Шилов, И.А. - М., Высшая школа. 1997. – 400 с.
54. *Экономика.* Учебник / Под ред. А.И. Архипова. – М.: Проспект, 1998. – 750 с.
55. *Экосистемы малой реки в изменяющихся условиях среды.* – М.: КМК, 2007. – 384 с.
56. Яблоков, А. В., Юсуфов, А. Г. Эволюционное учение / Яблоков, А. В., Юсуфов, А. Г. - М., 1998. – 249 с.
57. *Яблоков А.В. и др. Охрана живой природы: проблемы и перспективы /* Яблоков А.В. и др. Под ред. Н.Ф. Реймерса. Москва, 1983. – 190 С.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	3
Тема 1. Возникновение и развитие эволюционных идей.....	4
Тема 2. Доказательства эволюции.....	8
Тема 3. Эволюция, как объективный процесс.....	12
Тема 4. Общие сведения о геохронологии Земли.....	16
Тема 5. Системность жизни на земле.....	23
Тема 6. Основные этапы эволюции растений и животных.....	25
Тема 7. Научная биография Чарльза Дарвина (просмотр видео фильма).....	36
Тема 8. Синтетическая теория эволюции.....	39
Тема 9. Эволюционная теория Чарльза Дарвина.....	42
Тема 10. Критерии и структура вида.....	44
Тема 11. Естественный отбор – движущий и направляющий фактор эволюции.....	49
Тема 12. Эволюция человека.....	52
Тема 13. Концепция гаметного резервуара.....	57
Тема 14. Статистика популяций.....	61
Тема 15. Закон Харди-Вайнберга.....	68
Тема 16. Генетико-автоматические процессы в популяциях.....	71
Тема 17. Популяционные волны. Изоляция.....	74
Тема 18. Механизмы видообразования.....	78
Тема 19. Изоляция.....	81
Тема 20. Мутационный процесс.....	85
Тема 21. Понятие вида и его структура.....	90
Тема 22. Биологическая концепция вида.....	93
Тема 23. Изменчивость в пределах вида у растений и животных.....	96
Тема 24. Основные формы филогенеза.....	99
Тема 25. Возникновение адаптаций.....	105
Тема 26. Основные направления эволюции.....	108
Тема 27. Концепция происхождения и эволюции человека на современном этапе..	113
Библиографический список.....	115
Содержание.....	121