



Первую целостную эволюционную концепцию выдвинул Ж.-Б. Ламарк. Он описал пути эволюционного процесса (градацию и адаптацию), его результаты, указал на связь организмов с окружающей средой, но не смог правильно объяснить причины и движущие силы эволюции. Создателем эволюционной теории, которая стала фундаментом для развития современной биологии, является Ч. Дарвин. Согласно его учению предпосылкой эволюции является наследственная изменчивость, движущими силами — борьба за существование и естественный отбор, результатами — приспособленность организмов к условиям среды и многообразие видов. Результатом синтеза теории Дарвина с генетикой, экологией и другими науками стало создание в XX в. синтетической теории эволюции.



1. Охарактеризуйте основные идеи учения Ж.-Б. Ламарка. В чем, на ваш взгляд, заключается достоинство эволюционной концепции Ламарка и каковы ее недостатки?
2. Сформулируйте основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина.
3. Какую форму изменчивости Дарвин считал предпосылкой эволюции? Почему?
4. Что, согласно учению Дарвина, представляет собой борьба за существование? Естественный отбор? Докажите, что естественный отбор является следствием борьбы за существование. Почему Дарвин считал эти два фактора движущими силами эволюции?
5. Что такое дивергенция? Чем с позиций эволюционной теории Дарвина объясняется многообразие видов в природе?
6. Чем был обусловлен кризис классического дарвинизма в начале XX столетия? Почему теорию эволюции, разработанную в XX в., называют синтетической?
- 7\*. Попытайтесь объяснить факты наличия хобота у слона и отсутствия конечностей у змей с позиций учения: а) Ж.-Б. Ламарка; б) Ч. Дарвина.

## § 45. Основные положения синтетической теории эволюции. Популяция — элементарная единица эволюции. Предпосылки эволюции

*Основные положения синтетической теории эволюции (СТЭ)* можно представить следующим образом.

1. Вид представляет собой целостную *генетически закрытую* систему. Он состоит из **популяций** — *генетически открытых* систем, между которыми вследствие миграции особей происходит обмен генами.
2. *Элементарной единицей* эволюции является **популяция**.
3. *Элементарные эволюционные факторы* (**мутационная и комбинативная изменчивость, поток и дрейф генов, популяционные волны, изоляция**) — это *предпосылки* эволюции.

4. Главная *движущая сила* эволюции — **естественный отбор**, протекающий на основе **борьбы за существование**.

5. Под действием естественного отбора происходит формирование **адаптаций** и **образование видов**. Это основные *результаты* эволюции.

6. Видообразование осуществляется длительно и постепенно, через ряд *промежуточных форм* — рас и подвидов.

**Популяция — элементарная единица эволюции.** Из курса биологии 10-го класса вы знаете, что особи любого вида по ряду причин не распределяются в пределах ареала равномерно, а образуют более или менее обособленные друг от друга группы — популяции. С позиций СТЭ именно **популяция** представляет собой *элементарную единицу* эволюционного процесса. Эволюционные изменения обусловлены передачей наследственных признаков в ряду поколений. Поэтому *особь* не может рассматриваться как единица эволюции: она смертна и ее генотип в течение жизни сохраняется практически неизменным. Роль отдельного организма в эволюционном процессе заключается в передаче генов своему потомству, и если этого не происходит, особь не имеет значения для эволюции.

Эволюционные изменения возможны лишь в длительно существующих группах организмов, и наименьшей из таких групп является популяция. Каждая популяция занимает тот или иной участок ареала с определенными условиями среды и способна к существованию в течение продолжительного времени. Благодаря наследственной изменчивости особи в популяции различаются по генотипам, т. е. популяция является генетически разнородной структурой. Совокупность генотипов всех особей популяции называется ее **генофондом**. В популяции идет борьба за существование, действует естественный отбор. Вследствие этого в каждом поколении выживают и оставляют потомство преимущественно те особи, которые обладают наследственными изменениями, полезными в данных условиях окружающей среды. Эти условия непостоянны, с течением времени они изменяются. Вслед за ними под действием естественного отбора направленно изменяется генофонд популяции. Направленное изменение генофонда популяции в ряду поколений называют **элементарным эволюционным явлением**.

Разные популяции одного вида, даже существующие по соседству, занимают различные участки ареала. Следовательно, условия среды не могут быть для них совершенно одинаковыми. Поэтому каждая популяция обладает уникальным генофондом и эволюционирует в особом направлении, независимо от других популяций того же вида. Иными словами, любая популяция имеет свою собственную эволюционную судьбу. *Вид* же представляет собой совокупность популяций. Поэтому он не эволюционирует как единое целое и не может считаться элементарной единицей эволюции.

*Элементарные эволюционные факторы — предпосылки эволюции.*

Как уже отмечалось, согласно СТЭ *предпосылками* эволюции являются так называемые *элементарные эволюционные факторы*. К ним относятся мутационная и комбинативная изменчивость, поток генов, популяционные волны, дрейф генов и изоляция. Эволюционная роль этих факторов неодинакова. Все факторы, за исключением изоляции, изменяют частоту встречаемости генов и генотипов в популяциях, обуславливают генотипическое разнообразие особей, поставляя тем самым материал для естественного отбора. Изоляция сама по себе не приводит к изменению генофонда популяций. Препятствуя свободному скрещиванию особей, она закрепляет генетические различия между изолированными популяциями или их частями. Тем самым изоляция способствует расхождению признаков (дивергенции) в пределах вида и последующему видообразованию.

Рассмотрим подробнее роль каждого элементарного эволюционного фактора. **Мутационная изменчивость** является основным поставщиком генетического разнообразия особей в популяциях. Вам известно, что генные мутации возникают у организмов гораздо чаще, чем хромосомные или геномные. Генные мутации представляют собой неиссякаемый источник новых форм аллельных генов. Как следствие, популяции насыщены самыми разнообразными мутантными генами. При этом *доминантные* мутации сразу же проявляются в фенотипе особей и, следовательно, попадают под действие естественного отбора. *Рецессивные* мутации, напротив, могут долгое время не проявляться в популяциях, пребывая в гетерозиготном состоянии. Образно говоря, популяция способна как губка впитывать рецессивные мутации, оставаясь в течение определенного времени фенотипически однородной. Только после накопления этих мутаций в значительном количестве в популяции появляются рецессивные гомозиготные особи, которые начинают подвергаться действию естественного отбора. Таким образом, рецессивные мутации служат *скрытым резервом наследственной изменчивости*.

Мутационная изменчивость носит ненаправленный характер, делая особи той или иной популяции неравнозначными в борьбе за существование. Так, мутация, которая повышает приспособленность организма к данным условиям среды, будет поддерживаться естественным отбором. В результате преимущественного выживания и размножения особей с такими полезными мутациями частота их встречаемости из поколения в поколение возрастает. Если же вновь возникшая мутация приводит к снижению жизнеспособности или плодовитости своих обладателей, ее частота в ряду поколений будет неуклонно снижаться вплоть до полного исчезновения этой мутации из популяции.

**Комбинативная изменчивость** выражается в появлении у живых организмов разнообразного потомства вследствие возникновения у каждой новой особи уникального сочетания родительских генов. Таким образом, комбинативная изменчивость, как и мутационная, служит важным источником генотипического и фенотипического разнообразия особей в популяциях, предоставляя обширный материал для действия естественного отбора. Что же касается *модификационной изменчивости*, то, проявляясь в ходе индивидуального развития живых организмов, она способствует их приспособлению к меняющимся условиям среды. Следовательно, данная форма изменчивости увеличивает шансы особей на выживание и размножение и тем самым вносит определенный вклад в эволюционный процесс. Однако модификационная изменчивость не изменяет генофонд популяций и не наследуется. Поэтому она не может рассматриваться как предпосылка эволюции.

Перенос генов, который осуществляется в результате миграции особей (перемещения семян, пыльцы и т. п.) из одной популяции в другую, называют **потоком генов**. Благодаря потоку генов происходит обновление генофонда популяций, изменение в них частот встречаемости тех или иных аллелей. Так, вселение в популяцию новых особей может обогатить генофонд этой популяции новыми генами. Кроме того, изменяется соотношение между аллелями, присутствовавшими в популяции ранее. Выселение особей из популяции также сопровождается изменением ее генофонда. Генетическое разнообразие популяции при этом снижается.

Как вам известно из курса биологии 10-го класса, численность популяций подвержена колебаниям. Под действием различных факторов количество особей в популяциях то возрастает, то, наоборот, уменьшается. Такие колебания численности, имеющие более или менее выраженный регулярный характер, называются **популяционными волнами** или **волнами жизни**. Их эволюционная роль заключается прежде всего в случайном и зачастую резком изменении частот встречаемости аллелей в популяциях.

В период снижения численности некоторые гены, а значит и генотипы, случайно и независимо от своей эволюционной ценности (степени полезности в данных условиях среды) могут полностью исчезнуть из генофонда популяции. Другие аллели таким же случайным образом сохраняются. Размножение особей, обладающих этими аллелями, может в дальнейшем привести к значительному увеличению их частоты в популяции. Например, весной численность популяций многих насекомых во много раз меньше, чем осенью (большинство особей погибает в зимний период). Случайное выживание и последующее размножение особей, имеющих редкие гены, могут повлечь за собой возрастание частот таких генов в популяции в тысячи раз.





Случайное ненаправленное (не зависящее от естественного отбора) изменение частот аллелей в генофонде популяций носит название **дрейф генов**. Причиной дрейфа генов могут быть стихийные бедствия (наводнения, пожары, оползни и т. п.) и любые другие случайные события, например отстрел охотниками части популяции какого-либо промыслового вида животных. Дрейф генов особенно сильно влияет на генофонд малочисленных популяций. В таких популяциях воздействие различных случайных факторов часто приводит к резкому увеличению частоты встречаемости одних генов и снижению других, вплоть до полного исчезновения из генофонда. Последствия действия дрейфа генов на популяции, особенно небольшие, непредсказуемы. Он может как повысить приспособленность особей к условиям окружающей среды, так и привести популяцию к гибели.

**Изоляция** — фактор, который затрудняет или делает невозможным свободное скрещивание особей, тем самым препятствуя обмену генами между популяциями или их частями. Различают географическую и биологическую изоляцию (рис. 107).

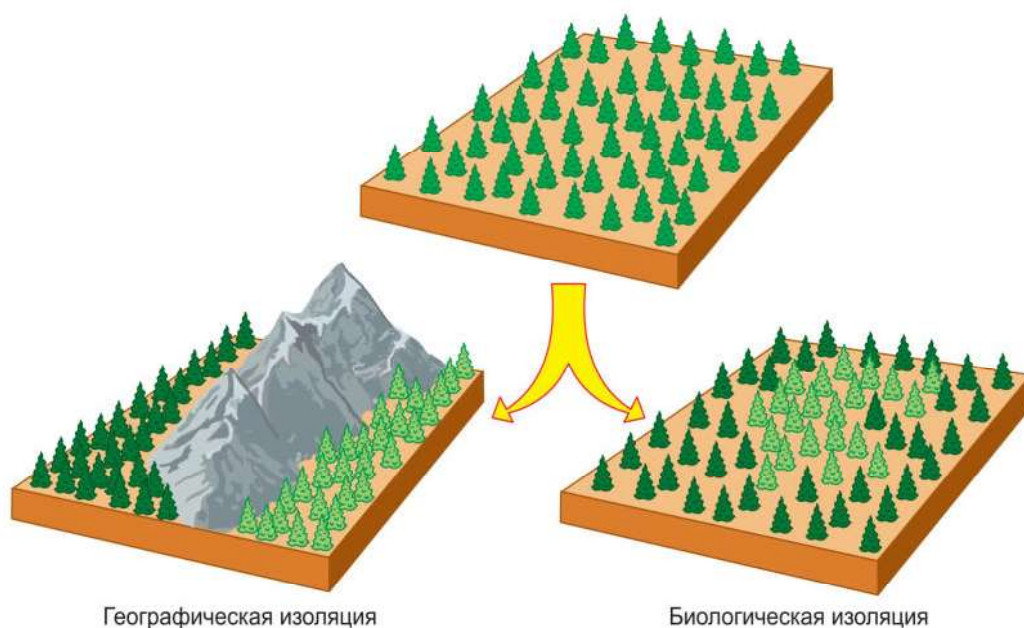


Рис. 107. Схема действия географической и биологической изоляции



*Географическая изоляция* обусловлена наличием каких-либо пространственных барьеров (горных хребтов, пустынь, проливов, рек и т. д.), препятствующих встрече особей того или иного вида. Возникновение таких преград может быть вызвано абиотическими факторами (горообразование, действие ледника и др.), деятельностью человека (например, создание водохранилища) или связано с миграциями особей на большие расстояния и расширением ареала вида.

*Биологическая изоляция* не препятствует встрече особей. При этой форме изоляции особи не скрещиваются (либо скрещиваются, но не дают полноценное потомство) из-за существования между ними определенных различий. В зависимости от природы таких различий выделяют несколько видов биологической изоляции: этологическую, экологическую, морфофизиологическую, генетическую.

При *этологической изоляции*, которая может наблюдаться только у животных, особи не скрещиваются из-за различий в поведении, прежде всего — в брачных ритуалах. *Экологическая изоляция* может быть обусловлена тем, что особи одного вида, живущие на общей территории, предпочитают заселять различные ее участки постоянно или мигрировать в разные местообитания только на период размножения. Например, мухи пестрокрылки, обитающие на яблоне, не скрещиваются с особями своего вида, предпочитающими жить и питаться на вишне. Другой причиной экологической изоляции может быть несовпадение сроков размножения. Так, некоторые виды лососевых рыб нерестятся не каждый год, а раз в два года. Поэтому рыбы, которые размножаются в четные годы, не могут скрещиваться с представителями своего вида, приходящими в те же самые нерестилища по нечетным годам. *Морфофизиологическая изоляция* связана с существенными отличиями в размерах тела особей или несоответствиями в строении и функционировании их половых органов. *Генетическая изоляция* обусловлена различиями в структуре или количестве хромосом. Результатом этого может быть несовместимость гамет (особи спариваются, но оплодотворение не происходит), гибель эмбрионов, появление бесплодного потомства либо потомства с пониженной жизнеспособностью.

Как уже отмечалось, популяции того или иного вида приспосабливаются к условиям окружающей среды независимо друг от друга. В каждой из них под действием естественного отбора возникает свое особое направление эволюционного процесса. Изоляция препятствует обмену генами между популяциями или их частями, что способствует закреплению генетических различий между ними. Таким образом, изоляция создает условия для дивергенции (см. рис. 107) и, как следствие этого, для *видообразования*.