

клетки, например нейроны, которые вообще не способны к делению и выполняют свои функции от рождения до смерти.

МИТОЗ. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ. ИНТЕРФАЗА. ПРОФАЗА. МЕТАФАЗА. АНАФАЗА. ТЕЛОФАЗА. РЕДУПЛИКАЦИЯ. ХРОМАТИДЫ. ЦЕНТРОМЕРА. ВЕРЕТЕНО ДЕЛЕНИЯ

Вопросы

1. В чём биологическое значение митоза?
2. Какие фазы включает в себя митоз?
3. Что такое редупликация ДНК?
4. Что происходит в интерфазу для подготовки деления клетки?
5. В какой фазе происходит деление цитоплазмы клетки?

Задания

Продолжительность интерфазы составляет 15—20 ч, а продолжительность всех фаз деления — не более 2 ч. Как вы думаете, чем это можно объяснить?

Краткое содержание главы

Клетка — элементарная единица жизни на Земле. Она обладает всеми признаками живого организма. Все организмы делятся на безъядерные, или прокариоты, и ядерные, или эукариоты.

Клетка покрыта наружной мембраной, внутреннее содержимое клетки называется цитоплазмой. В цитоплазме находится ядро, содержащее наследственный материал, и органоиды, выполняющие различные функции. Важнейшие органоиды: эндоплазматическая сеть, рибосомы, комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды, клеточный центр.

Совокупность всех реакций, протекающих в живой клетке, называется метаболизмом. Реакции биологического синтеза веществ в клетке — ассимиляция. Реакции распада с выделением энергии — диссимиляция. Ассимиляция и диссимиляция — это взаимосвязанные процессы.

АТФ — универсальное энергетическое вещество, обеспечивающее энергией все процессы в клетке. АТФ образуется в результате неполного, ферментативного расщепления или в результате полного, кислородного распада органических веществ до CO_2 и H_2O (клеточное дыхание).

По способу получения органических веществ все клетки делятся на автотрофов и гетеротрофов. Автотрофы способны самостоятельно синтезировать необходимые им вещества за счёт энергии Солнца (фототрофы) или за счёт энергии, выделяющейся при окислении неорганических веществ (хемотрофы).

Основной источник энергии для живых существ на Земле — Солнце. Энергия Солнца превращается в энергию АТФ в пластидах зелёных растений в результате фотосинтеза. В световую фазу фотосинтеза запасается энергия, расходуемая в темновую фазу на синтез глюкозы из CO_2 и H_2O . В световую фазу фотосинтеза происходит фотоллиз воды, в результате чего в атмосферу выделяется кислород.

Гетеротрофные организмы подразделяются на сапрофитов и паразитов. Сапрофиты питаются органическими веществами мёртвых организмов, а паразиты — органическими веществами живых организмов. Способ питания, включающий поедание, переваривание и всасывание переваренных веществ, называется голозийным питанием.

Важнейшим процессом ассимиляции является синтез белков. Информация о структуре любого белка заключена в триплетных сочетаниях нуклеотидов ДНК. Участок ДНК, в котором закодирована информация о структуре одного белка, называется геном. Транскрипция — синтез иРНК. В рибосомах, нанизывающихся на иРНК, про-

исходит синтез белка. Процесс перевода информации из последовательности нуклеотидов иРНК в последовательность аминокислот белка называется трансляцией. В каждой клетке многоклеточного организма содержится полный набор генов, однако клетка использует лишь часть генетической информации.

Основной способ деления клеток — митоз, состоящий из профазы, метафазы, анафазы и телофазы; промежуток между делениями клетки — интерфаза.

В клетках тела, как правило, диплоидный ($2n$) набор хромосом.



Глава 3

Организменный уровень

Жизнь на нашей планете представлена огромным многообразием одноклеточных и многоклеточных организмов.

В этой главе мы рассмотрим организм как саморазвивающуюся и воспроизводящую себя систему.

Из этой главы вы узнаете

- какими способами размножаются живые организмы;
- как развивается эмбрион у животных;
- что такое изменчивость;
- почему дети не всегда похожи на родителей;
- каковы законы наследственности и как ими пользуется человек в своей практической деятельности.

§ 25. Размножение организмов

1. Все ли живые существа способны к размножению?
2. Какой вид размножения появился первым?
3. У каких простейших появился половой процесс?
4. Какие растения называются двудомными?

Бесполое размножение. Как вы уже знаете, способность к размножению — важнейшее свойство живых организмов. Древнейшим способом размножения на Земле было *бесполое размножение*. При бесполом размножении одна или несколько клеток тела родительской особи делятся. При этом образуется одна или несколько дочерних особей, во всём схожих с родительской. Бесполое размножение у различных живых организмов может проходить по-разному.

У бактерий перед размножением единственная хромосома удваивается, клетка удлиняется, и между расходящимися к её полюсам хромосомами образуется перегородка — получаются две клетки (рис. 46).

Многие простейшие и одноклеточные водоросли делятся митозом, образуя две клетки из одной, например амёбы, некоторые инфузории, эвглена зелёная, хламидомонада.

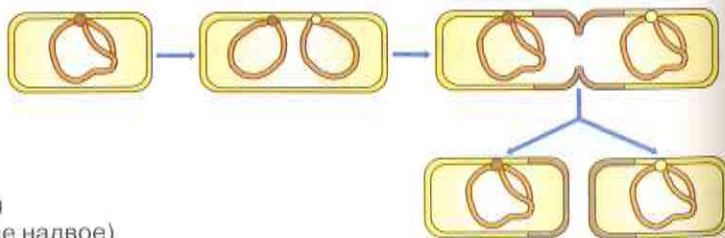


Рис. 46. Схема деления бактериальной клетки (простое деление надвое)

Другой способ бесполого размножения — *почкование*. Почкованием размножаются многие низшие грибы, например дрожжи (рис. 47), и даже многоклеточные животные, например пресноводная гидра (рис. 48). При почковании дрожжей на клетке образуется утолщение, постепенно превращающееся в полноценную дочернюю клетку дрожжей. На теле гидры несколько клеток начинают делиться, и постепенно на материнской особи вырастает маленькая гидра, у которой образуются рот со щупальцами и кишечная полость, связанная с кишечной полостью «матери». Если материнская особь поймает добычу, то часть питательных веществ попадает и в маленькую гидру, и, наоборот, дочерняя особь, охотясь, также «делится» пищей с материнской особью. Вскоре маленькая гидра отделяется от материнского организма и обычно располагается рядом с ней. Теперь «мать» и «дочь» будут конкурировать за пищу. Вот почему гидры размножаются почкованием только тогда, когда условия существования хорошие и пищи достаточно.

Некоторые животные могут размножаться *делением тела* на несколько частей, причём из каждой части вырастает полноценный организм, во всём сходный с родительской особью (плоские и кольчатые черви, иглокожие).

Большинство растений способны к бесполому размножению с помощью *спор* (не путайте эти споры со спорами бактерий!). Споры растений — это гаплоидные клетки,

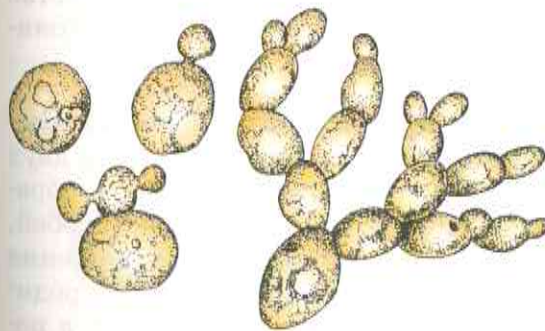


Рис. 47. Размножение дрожжей почкованием

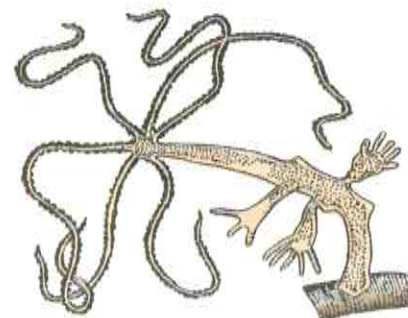


Рис. 48. Почкование гидры

покрытые специальной оболочкой, защищающей их от вредного воздействия окружающей среды: холода, засухи и т. п. Например, у папоротников споры образуются в специальных органах — спорангиях на нижней стороне листьев, а у мхов — в особых коробочках на верхушках женских растений.

И наконец, ещё один способ бесполого размножения — *вегетативное размножение*, особенно часто встречающееся у высших растений. При таком способе размножения целое растение развивается из какого-либо вегетативного органа или даже части органа растения. Так, например, растения могут размножаться стеблем или его частью и видоизменениями: отводками (смородина), черенками (тополь), усами (земляника), клубнями (картофель), корневищами (ирис), луковицами (лук, чеснок, тюльпан). Возможно также вегетативное размножение корнями (малина, слива) и корнеклубнями (георгин). В определённых условиях растение может размножаться и черенком листа (бегония) (рис. 49).

Бесполое размножение позволяет быстро увеличивать численность вида в благоприятных условиях. Но при таком способе размножения все потомки имеют абсолютно такой же генотип, как и родительская особь: ведь они развиваются из клеток тела этой особи. Следовательно, при бесполом размножении не происходит увеличения генетического разнообразия, которое может оказаться очень полезным при изменении условий существования вида. Вот по этой причине подавляющее большинство живых организмов на Земле периодически или постоянно размножается половым путём.

Половое размножение. При половом размножении каждое следующее поколение возникает в результате слияния двух специализированных клеток — *гамет*. Гаметы образуются в специальных органах родительских особей, мужской и женской. Сущность полового размножения заключается в слиянии генетической информации родителей, благодаря чему генетическое разнообразие в потомстве увеличивается, а значит, растёт и жизнеспособность по сравнению с родительской.



Рис. 49. Способы вегетативного размножения растений

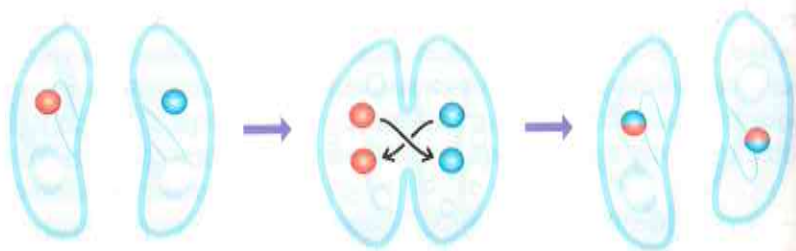


Рис. 50. Конъюгация у инфузорий

По-видимому, исторически более древние обоеполые животные — *гермафродиты*, такие как кишечнорастные, плоские и кольчатые черви, некоторые моллюски. Но в ходе эволюции стали преобладать раздельнополые виды. Иногда при половом процессе две особи просто обмениваются генетическим материалом. Число особей при этом не увеличивается, однако в результате каждая из них получает новый генетический материал. Так, например, происходит половой процесс у инфузорий (рис. 50).

Половые клетки — гаметы формируются у животных в половых железах: у самцов в *семенниках* образуются *сперматозоиды*, а у самок в *яичниках* — *яйцеклетки*.

Яйцеклетки неподвижны, обычно достигают крупных размеров и содержат запасы питательных веществ. Диа-

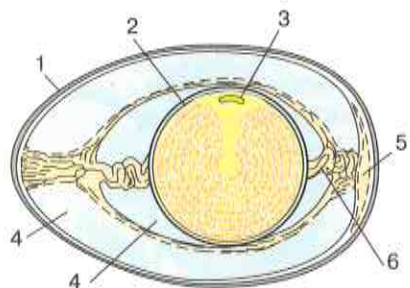


Рис. 51. Схема строения куриного яйца: 1 — скорлупа; 2 — желток; 3 — зародышевый диск; 4 — белковая оболочка; 5 — воздушная камера; 6 — халазы (белковые шнуры, удерживающие яйцеклетку в определённом положении)



Рис. 52. Строение сперматозоида млекопитающего

метр яйцеклетки млекопитающих около 0,1 мм; яйцеклетки рыб (икринки) содержат больше питательных веществ и значительно крупнее. Ещё крупнее яйцеклетки у птиц. Яйцеклетка курицы, богатая желтком, имеет диаметр около 3 см (рис. 51). А самая большая яйцеклетка у сельдевой акулы — её диаметр более 23 см!

Сперматозоиды очень малы и подвижны. У млекопитающих сперматозоид состоит из головки (её длина около 5—10 мкм), шейки и хвостика (их общая длина около 60 мкм) (рис. 52). В головке расположено ядро, содержащее гаплоидный набор хромосом. Цитоплазмы в головке очень мало. В шейке находится небольшое число митохондрий, вырабатывающих энергию для движения сперматозоида, и центриоль, обеспечивающая колебания жгутика, лежащего вдоль оси хвостика.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. ПОЧКОВАНИЕ. ДЕЛЕНИЕ ТЕЛА. СПОРЫ. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ. ГАМЕТЫ. ГЕРМАФРОДИТЫ. СЕМЕННИКИ. ЯИЧНИКИ. СПЕРМАТОЗОИДЫ. ЯЙЦЕКЛЕТКИ

Вопросы

1. Какие виды бесполого размножения вы можете назвать?
2. Почему гидры размножаются бесполом путём только в благоприятных условиях?
3. Перечислите способы вегетативного размножения у высших растений.
4. В чём недостаток бесполого размножения?
5. В чём преимущество полового размножения перед бесполом?
6. Каких животных называют гермафродитами?
7. Как устроены сперматозоид и яйцеклетка?

Задания

Сравните процессы бесполого и полового размножения. Объясните, что общего и в чём различия этих процессов. В чём заключается их биологическая сущность?

§ 26. Развитие половых клеток. Мейоз. Оплодотворение

1. Какой процесс называется оплодотворением?
2. Каким растениям присуще двойное оплодотворение?
3. Как происходит оплодотворение у млекопитающих?

Развитие половых клеток. Процесс образования половых клеток — сперматозоидов и яйцеклеток — называется *гаметогенезом*. В нём выделяют несколько стадий (рис. 53).

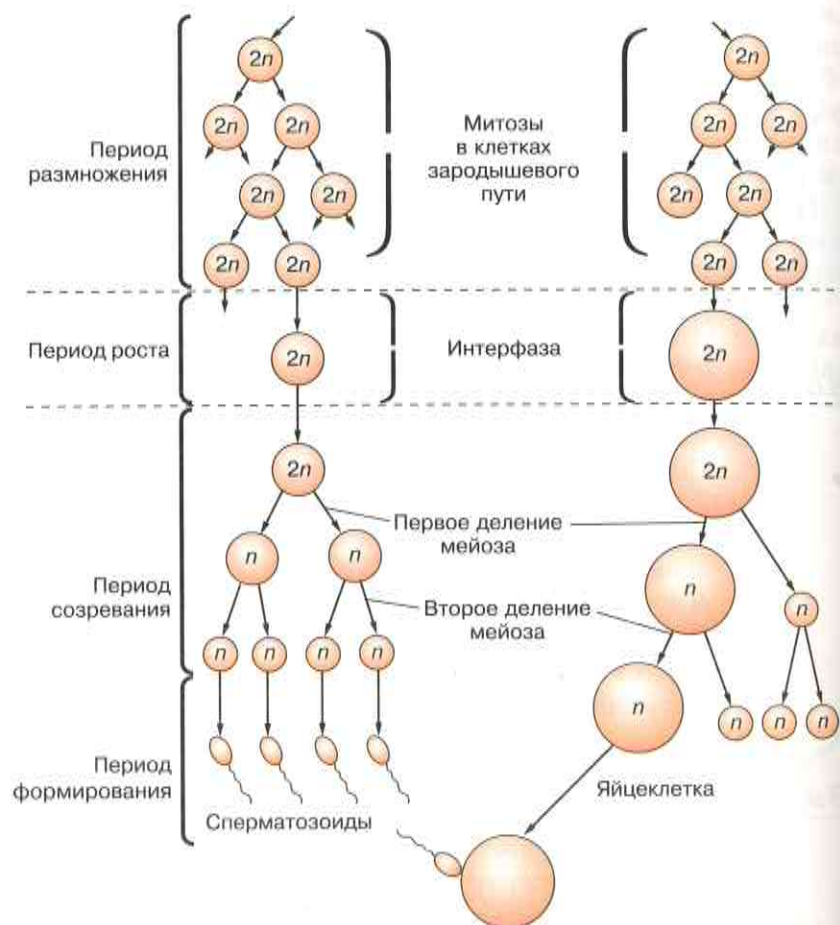


Рис. 53. Схема гаметогенеза

Первая стадия — *период размножения*. В это время первичные половые клетки делятся митозом и их количество увеличивается. У самцов млекопитающих (в том числе и у человека) этот процесс идёт с момента наступления половой зрелости до глубокой старости. А вот у самок млекопитающих, в том числе у женщин, первичные половые клетки делятся только в период внутриутробного развития плода и до наступления полового созревания сохраняются в покое.

Вторая стадия — *период роста* будущих гамет. Будущие сперматозоиды увеличиваются незначительно, ведь они очень малы, а вот будущие яйцеклетки увеличиваются во много раз.

Третья стадия формирования гамет — *период созревания*, или *мейоз*.

Мейоз — это особый вид деления клеток, при котором число хромосом в дочерних клетках уменьшается в два раза. Это необходимо для сохранения постоянства числа хромосом в клетках организма при половом размножении. Поясим на примере. В каждой клетке тела человека диплоидный набор хромосом ($2n$) равен 46. Новый человеческий организм возникает в момент слияния яйцеклетки и сперматозоида. Для того чтобы в клетках будущего ребёнка также было по 46 хромосом, необходимо, чтобы в яйцеклетке и сперматозоиде было по гаплоидному набору хромосом ($1n$), т. е. по 23 хромосомы.

Мейоз представляет собой два последовательных деления: *мейоз I* (первое деление) и *мейоз II* (второе деление). Перед первым делением, как и перед митозом, происходит удвоение хромосом в результате редупликации ДНК. Каждое из этих делений состоит из тех же фаз, что и митоз: профаза, метафаза, анафаза, телофаза (рис. 54). В профазу первого деления (профаза I) спирализованные хромосомы находят «свою пару», т. е. *гомологичную хромосому*, и тесно с ней скручиваются. Этот процесс кратковременного соединения гомологичных хромосом получил название *конъюгации*. Во время конъюгации в гомологичных хромосомах могут происходить поперечные разрывы, и хромосомы обмениваются одинаковыми участками. Это явление получило название *перекрёст хро-*

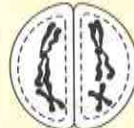
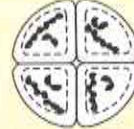
ХОД МЕЙОЗА		
ФАЗЫ		ПРОЦЕССЫ
Первое деление мейоза		
Профаза I		Конъюгация и кроссинговер гомологичных хромосом (одна из них материнская, другая — отцовская). Образование аппарата деления. $2n\ 4c$
Метафаза I		Расположение гомологичных хромосом по экватору
Анафаза I		Разделение пар хромосом (состоящих из двух хроматид) и перемещение их к полюсам
Телофаза I		Образование дочерних клеток. $1n\ 2c$ в каждой из 2-х клеток
Второе деление мейоза		
Профаза II Метафаза II Анафаза II		Возникшие в телофазе I дочерние клетки проходят митотическое деление. Центромеры делятся, хроматиды хромосом обеих дочерних клеток расходятся к их полюсам
Телофаза II		Образование четырёх гаплоидных ядер или клеток (образование спор у мхов и папоротников). $1n\ 1c$ в каждой из 4-х клеток

Рис. 54. Схема мейоза (n -хромосомы, c -хроматиды)

мосом или кроссинговер. После конъюгации гомологичные хромосомы расходятся и наступает метафаза I, во время которой в экваториальной плоскости располагаются друг напротив друга гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид. Затем во время анафазы I к полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы, состоящие из двух хроматид, а не

половинки хромосом — хроматиды, как во время митоза.

Затем следует короткая телофаза I, и сразу вслед за ней начинается мейоз II, т. е. второе деление мейоза, при котором делятся те две клетки, которые образовались при мейозе I. В метафазу II по экваторам этих двух клеток располагается вдвое меньше хромосом, чем в метафазу I. В анафазу II происходит расхождение к полюсам клеток дочерних хроматид, составлявших раньше единую хромосому. В результате мейоза из одной диплоидной клетки ($2n$) образуется четыре гаплоидные клетки ($1n$).

Итак, сущность мейоза состоит в том, что после одного удвоения хромосом происходят два последовательных деления клетки и каждая половая клетка получает только n хромосом. Кроме того, при перекрёсте во время конъюгации в гаметах возникают новые комбинации генов. У мужских особей все четыре гаплоидные клетки, образующиеся в результате мейоза, превращаются в сперматозоиды. При этом ядро будущего сперматозоида уменьшается, появляется жгутик, а митохондрии располагаются в шейке (*период формирования*).

А вот при созревании яйцеклетки мейоз идёт иначе: цитоплазма неравномерно распределяется между клетками, образующимися при мейозе. При этом только одна клетка из образовавшихся четырёх получается полноценной и жизнеспособной, а три остальные дочерние клетки превращаются в так называемые *направительные тельца*.

Сперматозоидов в семенниках самцов созревает во много раз больше, чем яйцеклеток в яичниках самок. Например, у мужчины в течение всей жизни образуется 10^{10} сперматозоидов, тогда как у женщины — только 300—400 яйцеклеток.

Оплодотворение. Процесс слияния женской и мужской гамет получил название *оплодотворения*. У водных животных — рыб, амфибий — происходит выброс гамет в воду, где и осуществляется так называемое *наружное оплодотворение*.

У наземных животных наружного оплодотворения быть не может, и сперматозоиды должны попасть непосредственно в организм самки, где и происходит *внутреннее оплодотворение*; при этом число сперматозоидов должно быть достаточно велико, так как далеко не все они достигают яйцеклетки.

В результате оплодотворения гаплоидные ядра сперматозоида и яйцеклетки сливаются и возникает одноклеточная стадия развития организма — *зигота*. При этом восстанавливается диплоидный набор, характерный для соматических клеток, и зигота, делаясь митозом, даёт начало всем тканям и органам.

Для покрытосеменных растений характерно так называемое *двойное оплодотворение*. Его преимущество — в образовании питательной ткани (*эндосперма*), ускоряющей созревание семени.

ГАМЕТОГЕНЕЗ. ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ. ПЕРИОД РОСТА. ПЕРИОД СОЗРЕВАНИЯ. МЕЙОЗ: МЕЙОЗ I И МЕЙОЗ II. КОНЬЮГАЦИЯ. КРОССИНГОВЕР. НАПРАВИТЕЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. ЗИГОТА. НАРУЖНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. ВНУТРЕННЕЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ. ДВОЙНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ. ЭНДОСПЕРМ

Вопросы

1. Какой процесс называется гаметогенезом?
2. Из каких стадий состоит мейоз?
3. Сколько клеток из одной образуется при мейозе? Сколько в них хромосом?
4. Почему наружное оплодотворение требует большого числа сперматозоидов?
5. Что такое зигота?
6. Почему на суше невозможно наружное оплодотворение?

Задания

Сравните митоз и мейоз. Объясните, что общего и в чём различия этих процессов. В чём заключается биологическая сущность мейоза?

§ 27. Индивидуальное развитие организмов. Биогенетический закон

1. Где развивается зародыш млекопитающих?
2. Что такое зигота?

При половом размножении начало всему организму даёт одна клетка — зигота, при бесполом размножении — одна или несколько клеток родительской особи. Но в любом случае, для того чтобы малое число клеток превратилось в полноценный организм, необходим целый ряд сложных, сменяющих друг друга превращений. Процесс индивидуального развития особи от момента её возникновения до конца жизни получил название *онтогенеза* (от греч. *ontos* — сущее и *genesis* — происхождение).

Онтогенез делят на два периода: эмбриональный (от греч. *embrion* — зародыш) и постэмбриональный. *Эмбриональный период* (*эмбриогенез*) длится с момента образования зиготы до рождения (например, у млекопитающих) или выхода из яйцевых оболочек (например, у птиц). *Постэмбриональный период* начинается с момента рождения и длится до конца жизни особи.

Эмбриональный период. У всех многоклеточных организмов стадии эмбрионального развития зародыша одни и те же, однако они могут протекать по-разному. Яйцеклетки одних животных содержат мало питательных веществ, и образовавшаяся зигота может развиваться свободно. У других животных яйцеклетка снабжена огромным, по сравнению с её размерами, запасом питательных веществ, и развитие зиготы происходит совсем по-другому. Примером таких животных являются птицы.

Весь организм развивается из одной клетки — зиготы, а клетки всех органов и тканей, несмотря на разнообразие строения, содержат одинаковый набор генов.

Постэмбриональный период. В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек наступает период постэмбрионального развития.

Постэмбриональное развитие может быть *прямым*, когда из яйца или организма матери появляется существо, сходное со взрослым (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие), и *непрямым*, когда образовавшаяся в эмбриональный период личинка устроена проще, чем взрослый организм, и отличается от него способами питания, движения и др. (кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, ракообразные, насекомые, земноводные).

Биогенетический закон. Сравнение зародышей разных видов животных показало, что развитие эмбрионов в пределах одного типа во многом сходно. Например, у всех хордовых на ранней стадии развития есть хорда, нервная трубка и кишечная трубка с жаберными щелями в ней.

Эмбрионы всех групп позвоночных на ранних стадиях внешне очень похожи (рис. 55). Этот факт позволил Карлу Бэру сформулировать *закон зародышевого сходства*: в пределах типа эмбрионы, начиная с самых ранних стадий, обнаруживают известное общее сходство. Однако при дальнейшем развитии каждый зародыш развивается своим путём и приобретает всё большее сходство с особями своего вида. Человек, например, начинает своё эмбриональное развитие с одной клетки — зиготы, т. е. как бы проходит стадию простейших, бластула аналогична колониальным животным, сходным с вольвоксом, гаструла — аналог двуслойных кишечнополостных. В первые недели эмбриогенеза у будущего человека есть хорда, жаберные щели и хвост, т. е. он напоминает древнейших хордовых, сходных по строению с нынешним ланцетником.

Этот и многие другие примеры показывают связь между индивидуальным развитием каждого организма и эволюцией вида, к которому этот организм относится.

Эта мысль была сформулирована в *биогенетическом законе* Ф. Мюллера и Э. Геккеля: индивидуальное развитие особи (*онтогенез*) до определённой степени повторяет историческое развитие вида (*филогенез*), к которому относится данная особь.

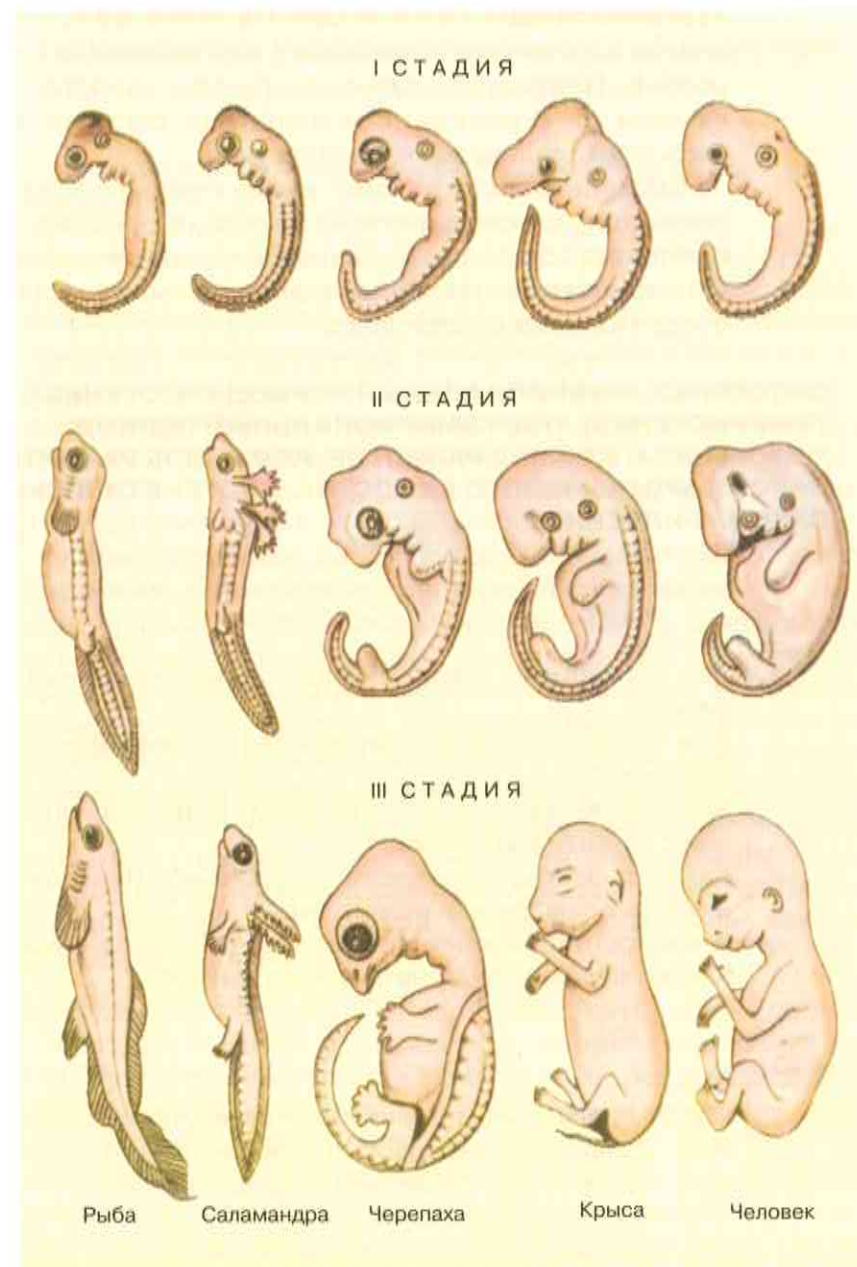


Рис. 55. Сходство эмбрионов некоторых животных на ранних стадиях развития

Уже известный вам биолог А. Н. Северцов внёс важные дополнения в этот закон. Он установил, что в эмбриогенезе повторяются признаки зародышей, а не взрослых особей. Например, жаберные щели у зародыша человека сходны по строению с жаберными щелями зародышей рыб, а не с жабрами взрослых рыб.

Биогенетический закон имеет очень важное значение, поскольку свидетельствует об общих предках животных, относящихся к различным систематическим группам. Он позволяет использовать данные эмбриологии для воссоздания хода филогенеза.

ОНТОГЕНЕЗ. ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА (ЭМБРИОГЕНЕЗ). ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА. ПРЯМОЕ РАЗВИТИЕ. НЕПРЯМОЕ РАЗВИТИЕ. ЗАКОН ЗАРОДЫШЕВОГО СХОДСТВА. БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН. ФИЛОГЕНЕЗ

Вопросы

1. Чем начинается и чем заканчивается эмбриональный период развития?
2. Чем начинается и чем заканчивается постэмбриональный период развития?
3. Какое развитие называется прямым? Приведите примеры животных с прямым развитием.
4. Какое развитие называется непрямым? Приведите примеры животных с непрямым развитием.
5. В чём состоит биогенетический закон Мюллера—Геккеля?
6. Каково значение биогенетического закона?

Задания

1. Используя знания, полученные при изучении раздела «Животные», приведите примеры постэмбрионального развития, связанного с переменой образа жизни, среды обитания.
2. В ранний период развития сердце человеческого зародыша состоит из одного предсердия и одного желудочка. Опираясь на положения биогенетического закона, прокомментируйте этот факт.

§ 28. Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем. Моногибридное скрещивание

1. У каких организмов только одна кольцевая хромосома?
2. Что такое гибрид?

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости живых организмов. *Наследственность* — это свойство всех живых организмов передавать свои признаки и свойства из поколения в поколение. *Изменчивость* — свойство всех живых организмов приобретать в процессе индивидуального развития новые признаки. Элементарные единицы наследственности — *гены* — представляют собой участки ДНК хромосом.

Закономерности, по которым признаки передаются из поколения в поколение, первым открыл великий чешский учёный Грегор Мендель (1822—1884). Грегор Мендель в 25 лет стал монахом, уже после этого он прослушал курс математики и естественных наук в Венском университете. Позднее, с 1868 г., он был настоятелем августинского монастыря в чешском городе Брно и одновременно преподавал в школе естественную историю и физику. В течение многих лет Мендель как ботаник-любитель проводил опыты в монастырском саду и в 1865 г. опубликовал работу «Опыты над растительными гибридами», в которой изложил основные законы наследственности.

Гибридологический метод. Основой замечательной работы Г. Менделя был так называемый *гибридологический метод*. Суть этого метода заключается в скрещивании (гибридизации) организмов, отличающихся друг от друга какими-либо признаками, и в последующем анализе характера наследования этих признаков у потомства. Гибридологический метод до сих пор лежит в основе исследований всех генетиков.

Ставя опыты, Мендель придерживался нескольких правил. Во-первых, работая с садовым горохом, он ис-

пользовал для скрещивания растения, которые относились к различным сортам. Так, например, у одного сорта горошины всегда были жёлтые, а у другого — всегда зелёные. Так как горох самоопыляемое растение, то в природных условиях эти сорта не смешиваются. Такие сорта называют *чистыми линиями*.

Во-вторых, чтобы получить больше материала для анализа законов наследственности, Мендель работал не с одной, а с несколькими родительскими парами гороха.

В-третьих, Мендель намеренно упростил задачу, наблюдая за наследованием не всех признаков гороха сразу, а только одной их пары. Для своих опытов он изначально выбрал цвет семян гороха — горошин. В тех случаях, когда родительские организмы различаются лишь по одному признаку (например, только по цвету семян или только по форме семян), скрещивание называют *моногобридным*.

В-четвёртых, имея математическое образование, Мендель применил для обработки данных количественные методы: он не просто замечал, каков цвет семян гороха у потомства, но и точно подсчитывал, сколько таких семян появилось.

Надо добавить, что Мендель очень удачно выбрал для опытов горох. Горох легко выращивать, в условиях Чехии он размножается несколько раз в год, сорта гороха отличаются друг от друга рядом хорошо заметных признаков, и, наконец, в природе горох самоопыляем, но в эксперименте это самоопыление легко предотвратить, и экспериментатор может опылять растение пыльцой с другого растения, т. е. перекрёстно.

Если пользоваться терминами, появившимися через много лет после работ Менделя, то можно сказать, что клетки растений гороха одного сорта содержат по два гена только жёлтой окраски, а гены растений другого сорта — по два гена только зелёной окраски. Гены, ответственные за развитие одного признака (например, цвета семян), получили название *аллельных генов*. Если организм содержит два одинаковых аллельных гена (например, оба гена зелёного цвета семян или, наоборот, оба гена желтизны семян), то такие организмы называют

гомозиготными. Если же аллельные гены различны (т. е. один из них определяет жёлтую, а другой — зелёную окраску семян), то такие организмы называют *гетерозиготными*. Чистые линии образованы гомозиготными растениями, поэтому при самоопылении они всегда воспроизводят один вариант проявления признака. В опытах Менделя это был один из двух возможных цветов семян гороха — или всегда жёлтый, или всегда зелёный.

(Не будем забывать, что в те годы, когда Мендель ставил свои эксперименты, о генах, хромосомах, митозе и мейозе не было известно ничего!)

Единообразие гибридов первого поколения. Искусственно скрещивая растения гороха с жёлтыми горошинами с растениями, имеющими зелёные горошины (т. е. проводя моногибридное скрещивание), Мендель убедился, что все семена потомков-гибридов будут жёлтого цвета. Такое же явление он наблюдал в опыте при скрещивании растений с гладкими и морщинистыми семенами — все гибридные растения имели гладкие семена. Проявляющийся у гибридов признак (желтизну семян или гладкость семян) Мендель назвал *доминантным*, а подавляемый признак (т. е. зелёный цвет семян или морщинистость семян) — *рецессивным*. Доминантный признак принято обозначать большой буквой (*A*, *B*, *C*), а рецессивный — маленькой (*a*, *b*, *c*).

На основании этих данных Мендель сформулировал *правило единообразия гибридов первого поколения*: при скрещивании двух гомозиготных организмов, отличающихся друг от друга одним признаком, все гибриды первого поколения будут иметь признак одного из родителей, и поколение по данному признаку будет единообразным.

Из семян, полученных в первом поколении, Мендель вырастил растения гороха и снова скрестил их между собой. У растений второго поколения большинство горошин были жёлтого цвета, но встречались и зелёные горошины. Всего от нескольких скрещиваемых пар растений Мендель получил 6022 жёлтых и 2001 зелёную горошину. Легко сосчитать, что $\frac{3}{4}$ гибридных семян имели жёл-

тую окраску и $1/4$ — зелёную. Явление, при котором скрещивание приводит к образованию потомства частично с доминантными, частично с рецессивными признаками, получило название **расщепления**.

Опыты с другими признаками подтвердили эти результаты, и Мендель сформулировал *правило расщепления: при скрещивании двух потомков (гибридов) первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление, и снова появляются особи с рецессивными признаками; эти особи составляют одну четвёртую часть от всего числа потомков второго поколения.*

Закон чистоты гамет. Для объяснения тех фактов, которые легли в основу правила единообразия гибридов первого поколения и правила расщепления, Г. Мендель предположил, что «элементов наследственности» (генов) в каждой соматической клетке по два. В клетках гибрида первого поколения, хотя они и имеют только жёлтые горошины, обязательно должны присутствовать оба «элемента» (и жёлтого, и зелёного цветов), иначе у гибридов второго поколения не может возникнуть горошин зелёного цвета. Связь между поколениями обеспечивается через половые клетки — гаметы. Значит, каждая гамета получает только один «элемент наследственности» (ген) из двух возможных — «жёлтый» или «зелёный». Эту гипотезу Менделя о том, что *при образовании гамет в каждую из них попадает только один из двух аллельных генов*, называют **законом чистоты гамет**.

Из опытов Г. Менделя по моногибридному скрещиванию, помимо закона чистоты гамет, следует также, что гены передаются из поколения в поколение не меняясь. Иначе невозможно объяснить тот факт, что в первом поколении после скрещивания гомозигот с жёлтыми и зелёными горошинами все семена были жёлтые, а во втором поколении снова появились зелёные горошины. Следовательно, ген зелёного цвета горошин не исчез и не превратился в ген жёлтого цвета горошин, а просто не проявился в первом поколении, подавленный доминантным геном желтизны.

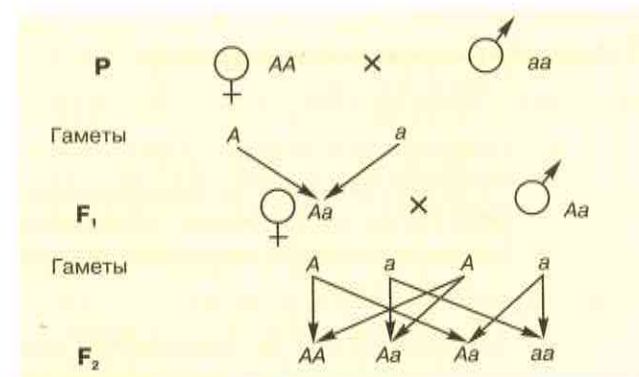


Рис. 56. Схема наследования признаков при моногибридном скрещивании

Цитологические основы закономерностей наследования при моногибридном скрещивании. Изобразим моногибридное скрещивание в виде схемы. Символ ♀ обозначает женскую особь, символ ♂ — мужскую, × — скрещивание, P — родительское поколение, F₁ — первое поколение потомков, F₂ — второе поколение потомков, A — ген, отвечающий за доминантный жёлтый цвет, a — ген, отвечающий за рецессивный зелёный цвет семян гороха (рис. 56).

Из рисунка видно, что в каждой гамете родительских особей будет по одному гену (вспомните мейоз): в одном случае A, в другом — a. Таким образом, в первом поколении все соматические клетки будут гетерозиготными — Aa. В свою очередь, гибриды первого поколения с равной вероятностью могут образовывать гаметы A или a. Случайные комбинации этих гамет при половом процессе могут дать следующие варианты: AA, Aa, aA, aa. Первые три растения, содержащие ген A, по правилу доминирования будут иметь жёлтые горошины, а четвертое — рецессивная гомозигота aa — будет иметь зелёные горошины.

ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД. ЧИСТЫЕ ЛИНИИ. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. АЛЛЕЛЬНЫЕ ГЕНЫ. ГОМОЗИГОТНЫЕ И ГЕТЕРОЗИГОТНЫЕ ОРГАНИЗМЫ. ДОМИНАНТНЫЕ И РЕЦЕССИВНЫЕ ПРИЗНАКИ. РАСЩЕПЛЕНИЕ. ЗАКОН ЧИСТОТЫ ГАМЕТ

Задания

1. Объясните, в чём суть правила единообразия гибридов первого поколения. Проиллюстрируйте свой ответ схемой.
2. Сформулируйте правило расщепления. Нарисуйте схему скрещивания гибридов первого поколения.
3. Сформулируйте закон чистоты гамет.

§ 29. Неполное доминирование. Генотип и фенотип. Анализирующее скрещивание

1. Много ли генов в одной хромосоме?
2. Сколько хромосом в ядре клетки человека?

Не всегда признаки можно чётко разделить на доминантные и рецессивные. В этих случаях доминантный ген не до конца подавляет рецессивный ген из аллельной пары. При этом будут возникать промежуточные признаки, и признак у гомозиготных особей будет не таким, как у гетерозиготных. Это явление получило название *неполного доминирования*. Поясним его на примере.

При скрещивании растений ночной красавицы, имеющих пурпурные цветки (AA), с растением, имеющим белые цветки (aa), все растения первого поколения будут иметь промежуточную розовую окраску (рис. 57). Это не противоречит правилу единообразия гибридов первого поколения Г. Менделя: ведь действительно, в первом поколении все цветки розовые. При скрещивании двух особей ночной красавицы из первого поколения во втором поколении происходит расщепление, но не в соотношении 3 : 1, а в соотношении 1 : 2 : 1, т. е. один цветок белый (aa), два розовых (Aa) и один пурпурный (AA).

До сих пор мы рассматривали случай наследования одного признака, определяемого одним геном. Но любой организм имеет огромное количество признаков, причём это не только внешние, видимые особенности, но и признаки биохимические (строение молекул, активность фер-

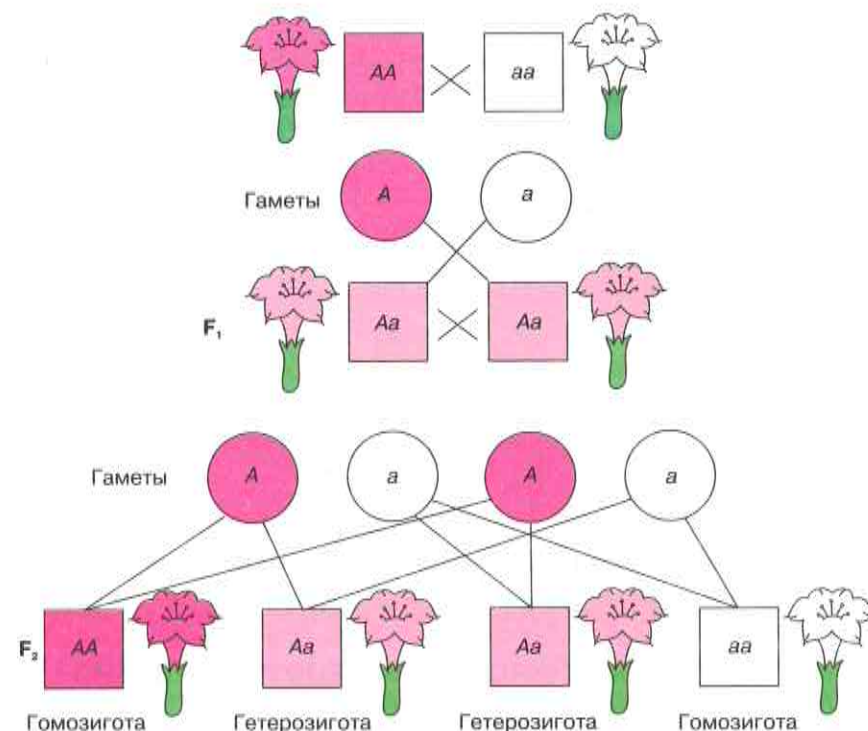


Рис. 57. Схема наследования признаков при неполном доминировании

ментов, концентрация веществ в тканях крови и т. п.), анатомические (размеры и форма органов) и т. п. Любой признак, каким бы простым он ни казался, зависит от многочисленных физиологических и биохимических процессов, каждый из которых, в свою очередь, зависит от деятельности белков-ферментов.

Совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма называют *фенотипом*.

Совокупность всех генов какого-либо организма называют *генотипом*.

Фенотипические признаки, определяемые теми или иными генами, в различных условиях существования развиваются по-разному.

По фенотипу не всегда можно понять, какие гены содержит данная особь. Например, у растения гороха, имеющего жёлтые семена, генотип может быть и AA, и Aa.

А вот рецессивный признак проявляется только у гомозиготных растений с генотипом aa . Иными словами, мы всегда знаем, каков генотип у особи с рецессивным признаком.

Для установления генотипа особей, которые не различаются по фенотипу, используют так называемое *анализирующее скрещивание*. При этом особь, генотип которой нужно установить, скрещивают с особью, гомозиготной по рецессивному гену, т. е. с aa . Например, для того чтобы выяснить, какие из растений гороха с жёлтыми семенами содержат генотип AA , а какие Aa , их следует скрестить с растениями, имеющими зелёные горошины (aa). Если исследуемое растение имеет генотип AA , то всё полученное потомство будет иметь жёлтые семена.

Если же исследуемый организм гетерозиготен, т. е. Aa , то в потомстве при анализирующем скрещивании будут наблюдаться растения и с жёлтыми, и с зелёными горошинами в соотношении 1 : 1.

НЕПОЛНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ. ФЕНОТИП. ГЕНОТИП. АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ

✱ **Выполните практическую работу.**

Решение задач на наследование признаков при неполном доминировании

1. Проанализируйте представленную в учебнике схему наследования признаков при неполном доминировании.
2. Решите задачи на наследование признаков при неполном доминировании.

1. У человека серповидно-клеточная анемия наследуется как неполностью доминантный признак: у рецессивных гомозигот развивается сильная анемия, которая обычно заканчивается смертельным исходом, а у гетерозигот анемия проявляется в лёгкой форме. Малярийный плазмодий не может усваивать аномальный гемоглобин, в связи с этим люди, имеющие ген серповидно-клеточной анемии, не болеют малярией. В семье у обоих супругов лёгкая форма анемии. 1) Сколько типов гамет продуцирует каждый супруг? 2) Сколько разных фенотипов может быть среди

детей этой пары? 3) Какова вероятность рождения в семье ребёнка с тяжёлой формой анемии (в %)? 4) Какова вероятность рождения ребёнка, устойчивого к малярии (в %)? 5) Какова вероятность рождения в семье ребёнка, неустойчивого к малярии (в %)?

2. От скрещивания сортов земляники с красными и белыми ягодами получились гибриды с розовыми ягодами, а во втором поколении (F_2) оказалось примерно 1000 растений с белыми ягодами, 2000 — с розовыми и 1000 — с красными. 1) Сколько типов гамет образует гибрид F_1 ? 2) Сколько разных генотипов среди гибридов F_2 с розовыми ягодами? 3) Сколько разных фенотипов получится от возвратного скрещивания гибрида F_1 с белоплодным сортом? 4) Сколько разных генотипов получится от скрещивания гибрида с F_1 белоплодным сортом? 5) Сколько разных фенотипов получится от скрещивания гибрида F_1 с красноплодным сортом?

Вопросы

1. Какое расщепление по фенотипу происходит во втором поколении при неполном доминировании?
2. Что такое фенотип?
3. Всегда ли по фенотипу можно определить генотип?
4. Исходно зная генотип, можно ли предсказать фенотип?
5. Зная фенотип, можно ли угадать генотип?

§ 30. Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков

1. Могут ли два организма одного вида различаться только по одному признаку?
2. Что такое генотип и фенотип?

Все организмы одного вида обычно отличаются друг от друга по многим признакам.

Если две особи отличаются друг от друга по двум признакам, то скрещивание между ними называется *дигиб-*

ридным, если по трём — тригибридным и т. д. Скрещивание особей, различающихся по многим признакам, называется полигибридным.

Установив закономерности наследования одного признака, Г. Мендель исследовал характер расщепления при скрещивании двух чистых линий гороха, различающихся по двум признакам: цвету семян (жёлтые или зелёные) и форме семян (гладкие или морщинистые). При таком скрещивании признаки определяются различными парами генов: одна аллель отвечает за цвет семян, другая — за форму. Жёлтая окраска горошин (A) доминирует над зелёной (a), а гладкая форма (B) над морщинистой (b).

В первом поколении (F_1) все особи, как и должно быть по правилу единообразия гибридов первого поколения, имели жёлтые гладкие горошины. Для того чтобы понять, каким образом будут комбинироваться при скрещивании двух гибридов первого поколения все возможные виды гамет, американским генетиком Пеннетом была предложена так называемая *решётка Пеннета*, позволяющая наглядно представить все виды комбинаций генов в гаметах и результаты их слияния. Так как при дигибридном скрещивании образуются четыре вида гамет: AB , Ab , aB и ab , то количество видов зигот, которые могут возникнуть при случайном слиянии этих гамет, равно 4×4 , т. е. 16. Именно столько клеток в решётке Пеннета (рис. 58). Из рисунка видно, что при этом скрещивании возникают следующие 9 видов генотипов: $AABB$, $AABb$, $AaBB$, $AaBb$, $AAbb$, $Aabb$, $aaBB$, $aaBb$ и $aabb$, так как в 16 сочетаниях есть повторения. Эти 9 генотипов проявляются в виде четырёх фенотипов: жёлтые гладкие, жёлтые морщинистые, зелёные гладкие и зелёные морщинистые. Численное соотношение этих фенотипических вариантов таково:

9жг : 3жм : 3зг : 1зм.

Если же полученные Г. Менделем результаты рассмотреть отдельно по каждому из признаков (цвету и форме), то по каждому из них будет сохраняться соотношение 3 : 1, характерное для моногибридного скрещивания. Отсюда Г. Мендель заключил, что при дигибридном скрещивании гены и признаки, за которые эти гены отвечают, сочета-

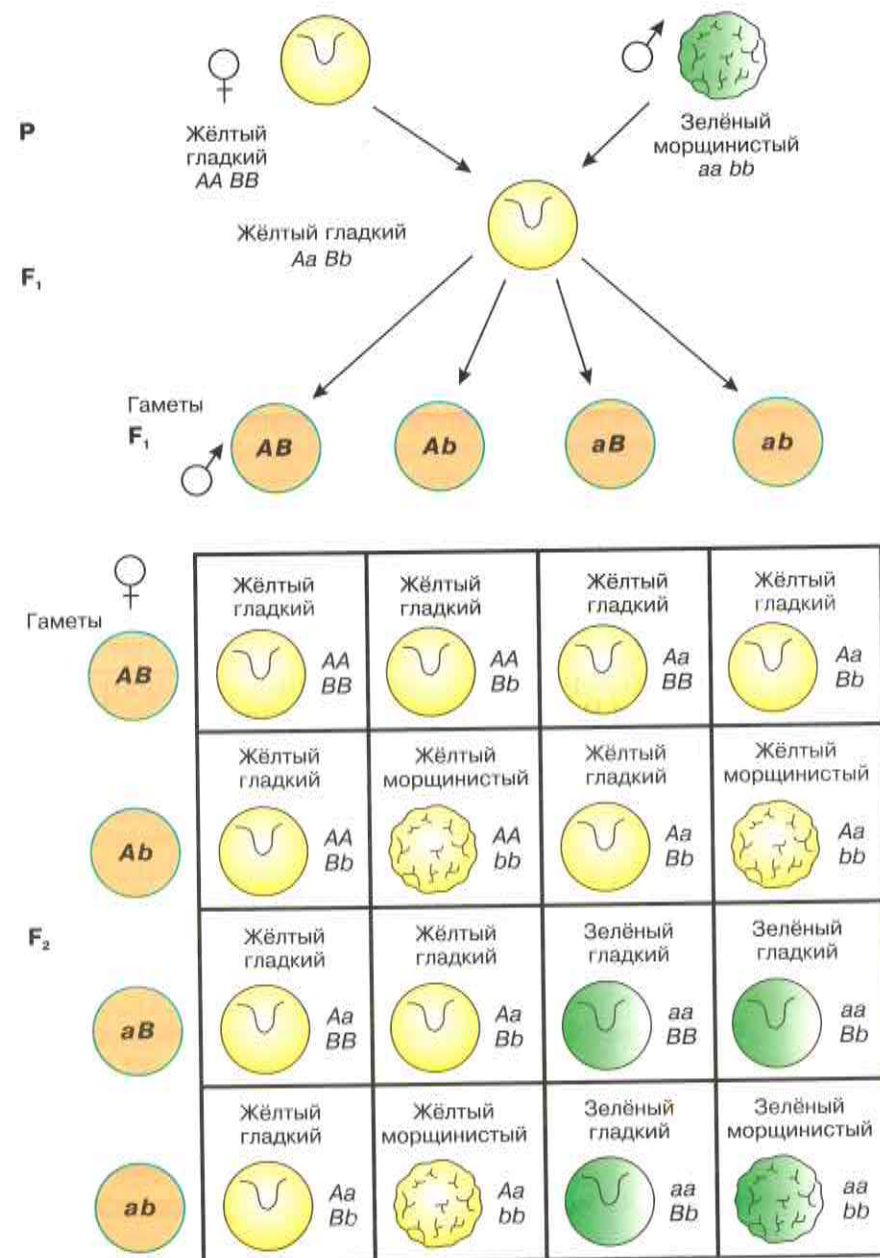


Рис. 58. Схема наследования признаков при дигибридном скрещивании

ются и наследуются независимо друг от друга. Этот вывод получил название *закона независимого наследования признаков*, справедливого для тех случаев, когда гены рассматриваемых признаков лежат в разных хромосомах.

ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. РЕШЁТКА ПЕННЕТА. ЗАКОН НЕЗАВИСИМОГО НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ

 **Выполните практическую работу.**

Решение задач на дигибридное скрещивание

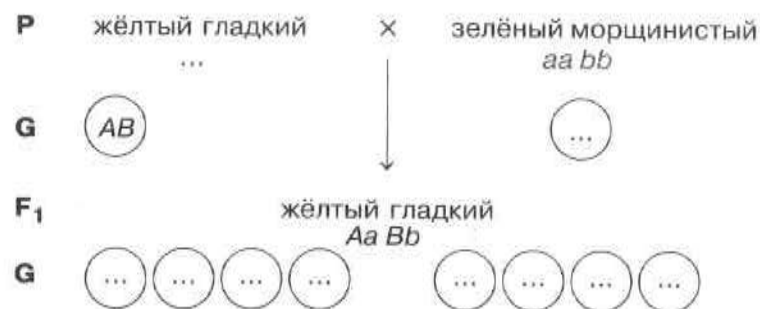
1. Перенесите (перерисуйте) в тетрадь представленный ниже алгоритм решения генетической задачи. Проанализируйте представленную в учебнике схему наследования признаков при дигибридном скрещивании и заполните пропуски в алгоритме.

Алгоритм решения задачи на дигибридное скрещивание

1. Запишем объект исследования и обозначение генов.

Объект	Ген	Признак
Горох	...	Жёлтая окраска семян
	<i>a</i>	...
	<i>B</i>	Гладкая форма семян
	...	...

2. Определим генотипы родителей, типы гамет и запишем схему скрещивания.



3. Составим решётку Пеннета F_3 :

AaBb	$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{4} Ab$	$\frac{1}{4} aB$	$\frac{1}{4} ab$
$\frac{1}{4} AB$	$\frac{1}{16}$ жёлтый гладкий AABB	...	...	...
...	...	...	...	...
...	...	...	...	...
...	...	...	...	...

2. На основании анализа полученных результатов ответьте на вопросы.

- 1) Сколько типов гамет образует родительское растение с жёлтыми гладкими семенами; с зелёными морщинистыми семенами?

- 2) Какова вероятность появления в результате первого скрещивания растений F₁ с жёлтыми семенами; с зелёными семенами?

- 3) Какова вероятность появления в результате скрещивания растений F_1 с жёлтыми гладкими семенами; с жёлтыми морщинистыми; зелёными гладкими; зелёными морщинистыми?

- 4) Сколько разных генотипов может быть среди гибридов первого поколения?

- 5) Сколько разных фенотипов может быть среди гибридов первого поколения?

- 6) Сколько типов гамет образует растение F_1 с жёлтыми гладкими семенами?

- 7) Какова вероятность появления в результате самоопыления растений F_2 с жёлтыми семенами; с зелёными семенами?

8) Какова вероятность появления в результате скрещивания растений F_2 с жёлтыми гладкими семенами; с жёлтыми морщинистыми; с зелёными гладкими; с зелёными морщинистыми?

9) Сколько разных генотипов может быть среди гибридов второго поколения?

10) Сколько разных фенотипов может быть среди гибридов второго поколения?

3. Решите задачи на дигибридное скрещивание.

1. У человека праворукость доминирует над леворукостью, а карий цвет глаз — над голубым. В брак вступают кареглазый мужчина правша, мать которого была голубоглазой левшой, и голубоглазая женщина правша, отец которой был левшой. 1) Сколько разных фенотипов может быть у их детей? 2) Сколько разных генотипов может быть среди их детей? 3) Какова вероятность того, что у этой пары родится ребёнок левша (выразить в %)?

2. Чёрная окраска шерсти и висячее ухо у собак доминируют над коричневой окраской и стоячим ухом. Скрещивались чистопородные чёрные собаки с висячими ушами с собаками, имеющими коричневую окраску шерсти и стоячие уши. Гибриды скрещивались между собой. 1) Какая часть щенков F_2 фенотипически должна быть похожа на гибрид F_1 ? 2) Какая часть гибридов F_2 должна быть полностью гомозиготна? 3) Какая часть щенков F_2 должна быть с генотипом, подобным генотипу гибридов F_1 ?

3. Чёрная окраска у кошек доминирует над палевой, а короткая шерсть — над длинной. Скрещивались чистопородные персидские кошки (чёрные длинношёрстные) с сиамскими (палевые короткошёрстные). Полученные гибриды скрещивались между собой. Какова вероятность получения в F_2 : а) чистопородного сиамского котёнка; б) котёнка, фенотипически похожего на персидского; в) длинношёрстного палевого котёнка (выразить в частях)?

Вопросы

1. Как вы думаете, часто ли в природе встречается моногибридное скрещивание?
2. Сколько видов гамет образуется у гибридов первого поколения при дигибридном скрещивании?

§ 31. Генетика пола.

Сцепленное с полом наследование

1. Приведите примеры обоеполых животных.

2. Какие хромосомы называют половыми?

Подавляющее большинство животных представлено особями двух видов — мужского и женского, причём расщепление по признаку пола происходит в соотношении 1 : 1. Такое расщепление у потомства наблюдается в тех случаях, когда скрещиваются гетерозиготная (Aa) и гомозиготная (aa) родительские особи.

Г. Мендель предположил, что один из полов гетерозиготен, а второй — гомозиготен по гену, который определяет пол организма.

Это предположение было подтверждено в начале XX в., когда Т. Моргану и его сотрудникам удалось установить, что самцы и самки различаются по набору хромосом. Все хромосомы, кроме одной пары, у мужских и женских организмов одинаковы и называются *аутосомами*. Но в одной паре хромосомы у самцов и самок различны. Эти хромосомы получили название *половых*. Например, у самок дрозофилы в каждой клетке три пары аутосом и одна пара одинаковых половых, так называемых X-хромосом, а у самцов — те же три пары аутосом и две разные половые хромосомы — X и Y (рис. 59). При формирова-

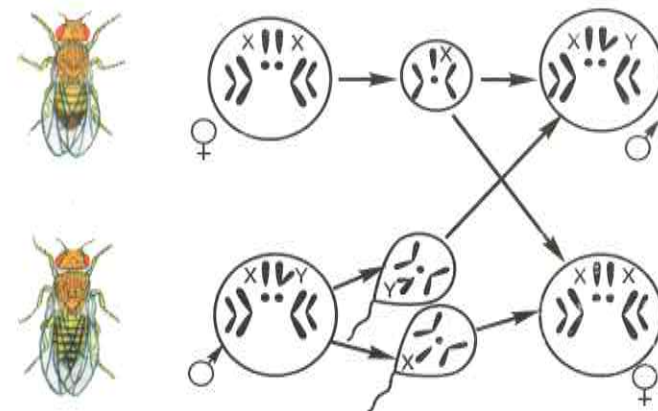


Рис. 59. Схема расщепления по признаку пола

нии гамет во время мейоза у самок будет образовываться один вид гамет: 3 аутосомы + X половая хромосома. У самцов же будут в одинаковом количестве образовываться два вида гамет: 3 аутосомы + X половая хромосома или 3 аутосомы + Y половая хромосома.

Если при оплодотворении с яйцеклеткой сольётся сперматозоид с X-хромосомой, из зиготы разовьётся самка, а если с Y-хромосомой — то самец. Таким образом, пол будущей особи определяется во время оплодотворения и зависит от того, какой набор половых хромосом сформируется в этот момент.

Так как самки дрозофилы способны производить только один вид гамет (с X половой хромосомой), их называют *гомогаметным полом*. Самцы дрозофил производят два вида гамет (с X или Y половыми хромосомами), и их называют *гетерогаметным полом*. У многих млекопитающих (и у человека в том числе), червей, ракообразных, многих земноводных, рыб и большинства насекомых женский пол также является гомогаметным (XX), а мужской — гетерогаметным (XY). У женщин в каждой клетке 22 пары аутосом и две X половые хромосомы, а у мужчин те же 22 пары аутосом, а также X и Y половые хромосомы. Однако у многих видов хромосомное определение пола выглядит иначе. У птиц, рептилий и некоторых рыб гомогаметны самцы (XX), а гетерогаметны самки (XY). У некоторых насекомых (пчёлы, кузнечики) самки гомогаметны (XX), а у самцов в хромосомном наборе есть только одна половая хромосома (X0).

Наследование признаков, сцепленных с полом. В половых хромосомах расположено множество различных генов, и далеко не все из них определяют признаки, имеющие отношение к полу. Если гены, ответственные за какой-то признак, расположены в аутосомах, то наследование осуществляется независимо от того, кто является носителем гена — отец или мать, ведь аутосомы у самца и самки одинаковы. Расположение гена в половой хромосоме называют *сцеплением гена с полом*, а сам ген — сцепленным с полом.

Например, у человека в X-хромосоме расположен доминантный ген (H), определяющий нормальное свёртывание

крови. Рецессивный вариант этого гена (h) приводит к снижению свёртываемости крови, называемому гемофилией. Y-хромосома не имеет аллельной к этому гену пары, и признак (несвёртывание крови) проявляется у мужчин даже несмотря на то, что ген h рецессивен.

Таким же образом наследуется дальтонизм — неспособность различать красный и зелёный цвета.

АУТОСОМЫ. ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ. ГОМОГАМЕТНЫЙ И ГЕТЕРОГАМЕТНЫЙ ПОЛ. СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНА С ПОЛОМ

 **Выполните практическую работу.**

Решение задач на наследование признаков, сцепленных с полом

1. Перенесите в тетрадь представленный ниже алгоритм решения генетической задачи. Прочитайте условие задачи на наследование признаков, сцепленных с полом, и заполните пропуски в алгоритме.

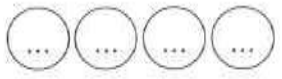
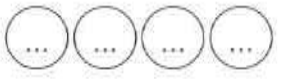
У человека ген, вызывающий гемофилию, рецессивен и находится в X-хромосоме, а альбинизм обусловлен аутосомным рецессивным геном. У родителей, нормальных по этим признакам, родился сын альбинос и гемофилик. Какова вероятность того, что у их следующего сына проявятся эти два аномальных признака? Какова вероятность рождения здоровых дочерей?

Алгоритм решения задачи на наследование признаков, сцепленных с полом

1. Запишем объект исследования и обозначение генов.

Объект	Ген	Признак
Человек	...	Нормальная пигментация
	a	...
	...	...
	X ^h	Гемофилия

2. По условию задачи генотип сына aaX^bY . Следовательно, по первому признаку родители должны быть гетерозиготными, так как сын получает свою X-хромосому от матери, значит, она гетерозиготна и по второму признаку. Запишем схему скрещивания (брака) и составим решётку Пеннета.

P	AaX^BX^b	$\times$	AaX^BY	
G				
F₁				
AaX^BY	AaX^BX^b			
...	...	...	...	...
...	...	...	...	...
...	...	...	...	...
...	...	...	...	...
...	...	...	...	$\frac{1}{16} aaX^bY$

3. Запишем ответ. Вероятность проявления признаков альбиноса и гемофилика (генотип _____) у следующего сына _____; вероятность рождения здоровых дочерей (генотип _____).
2. Решите задачи на наследование признаков, сцепленных с полом.
1. У человека отсутствие потовых желёз зависит от рецессивного сцепленного с полом гена. В семье отец и сын имеют эту аномалию, а мать здорова. 1) Какова вероятность, что сын унаследует вышеуказанный признак от отца? 2) Какова вероятность рождения в этой семье дочери с отсутствием потовых желёз (в %)?
2. У кошек гены рыжего и чёрного цвета аллельны и локализованы в X-хромосоме. Они передаются независимо, в связи с чем гетерозиготы имеют пёструю (трёхцветную) окраску. 1) Какое ко-

личество разных фенотипов можно получить при скрещивании трёхшёрстной кошки с чёрным котом? 2) Какова вероятность появления трёхцветного кота (в %)?

Вопросы

1. Сколько половых хромосом в соматических клетках человека; кошки; верблюда?
2. Какое количество половых хромосом содержится в яйцеклетке; в сперматозоиде?
3. От чего зависит пол ребёнка у человека — от хромосом яйцеклетки или хромосом сперматозоидов?
4. Сколько аутосом у дрозофилы; у человека?
5. Какие признаки называются сцепленными с полом?

§ 32. Закономерности изменчивости: модификационная изменчивость. Норма реакции

1. Что называется наследственностью?
2. Что такое изменчивость?

Одним из свойств живых организмов является их *изменчивость*. Если вегетативным путём (например, размножая черенками стебли) получить несколько кустов смородины из одного куста, то, естественно, генотип всех новых кустов будет одинаковым. Однако фенотипы этих кустов могут сильно отличаться друг от друга — по размерам и количеству ветвей, листьев, урожайности и т. д. Эти различия по целому ряду признаков у растений с одинаковым генотипом связаны с тем, что проявление действия отдельных генов и всего генотипа организма зависит от условий внешней среды. Например, освещённость для одного из этих кустов оказалась большей, чем для других. Или почва под одним из них лучше удобрена, или один из кустов получает больше влаги и т. д. Та-



Сосны в лесу



Одиноко растущая сосна



Белка летом



Белка зимой

Рис. 60. Модификационная изменчивость

кие изменения организма, которые не затрагивают его генов и потому не передаются из поколения в поколение, называются *модификациями*, а эта изменчивость — *модификационной*.

Чаще всего модификациям подвержены количественные признаки: рост, вес, плодовитость и т. п. (рис. 60).

Для различных признаков и свойств организмов характерна большая или меньшая зависимость от условий внешней среды. Например, у человека цвет радужки и группа крови определяются только генами, и условия жизни на эти признаки влиять никак не могут. А вот рост, вес, физическая сила и выносливость сильно зависят от внешних условий, например от количества и качества питания, физической нагрузки и др. Пределы модификационной изменчивости какого-либо признака называют *нормой реакции*. Изменчивость признака иногда бывает очень большой, но она никогда не может выходить за пределы нормы реакции. Например, человек может пробежать 100 м за 11 с, 10 с, 9 с, а вот за 5 с не сможет никогда. У одних признаков норма реакции очень широка (например, настриг шерсти с овец, вес быков, молочность коров), а другие признаки характеризуются узкой нормой реакции (например, окраска шерсти у кроликов).

Из сказанного следует очень важный вывод. Наследуется не сам признак, а способность проявлять этот признак в определённых условиях, или можно сказать, что наследуется норма реакции организма на внешние условия.

Итак, можно перечислить следующие основные характеристики модификационной изменчивости.

1. Модификационные изменения не передаются из поколения в поколение.
2. Модификационные изменения проявляются у многих особей вида и зависят от действия на них условий среды.
3. Модификационные изменения возможны только в пределах нормы реакции, т. е. в конечном счёте они определяются генотипом.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. МОДИФИКАЦИИ. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ. НОРМА РЕАКЦИИ

★ Выполните лабораторную работу.

Выявление изменчивости организмов

Цель работы: выявить проявления модификационной изменчивости у организмов.

Ход работы

1. Рассмотрите предложенные вам объекты.
2. Изучите внешний вид (фенотип) каждого объекта (отметьте различия в размерах, форме, окраске и т. д.).
3. Результаты внесите в таблицу.

Объекты	Отмеченные различия

4. Сделайте вывод.

Вопросы

1. Какие типы изменчивости присущи организмам?
2. Какая изменчивость называется модификационной? Приведите примеры.
3. Какие признаки организма подвержены модификациям, а какие нет?
4. Что такое норма реакции?
5. Каковы основные причины модификационной изменчивости организмов?
6. Каковы основные характеристики модификационной изменчивости?

Задания

Подумайте, какой организм лучше приспособлен к условиям существования — с широкой или узкой нормой реакции. Своё предположение подтвердите конкретными примерами.

§ 33. Закономерности изменчивости: мутационная изменчивость

1. Наследуются ли модификации?
2. Что такое генотип и фенотип?

Мутационная изменчивость. Итак, модификационные изменения не наследуются. Основная причина возникновения новых признаков и свойств у живых организмов — это проявление мутаций — *мутационная изменчивость*. Мутации — это изменения генотипа, происходящие под влиянием факторов внешней или внутренней среды (рис. 61).

Мутации. Впервые термин «мутация» был предложен в 1901 г. голландским учёным Гуго де Фризом, описавшим самопроизвольные мутации у растений. Мутации появляются редко, но приводят к внезапным скачкообразным изменениям признаков, которые передаются из поколения в поколение.

Мутации могут затрагивать генотип в различной степени, и поэтому их делят на генные, хромосомные и геномные.

Генные, или точечные, мутации встречаются наиболее часто. Они возникают при замене одного или нескольких нуклеотидов в пределах одного гена на другие. В результате в деятельности гена происходят изменения, синтезируется белок с изменённой последовательностью аминокислот и, следовательно, с изменёнными свойствами, а в ито-

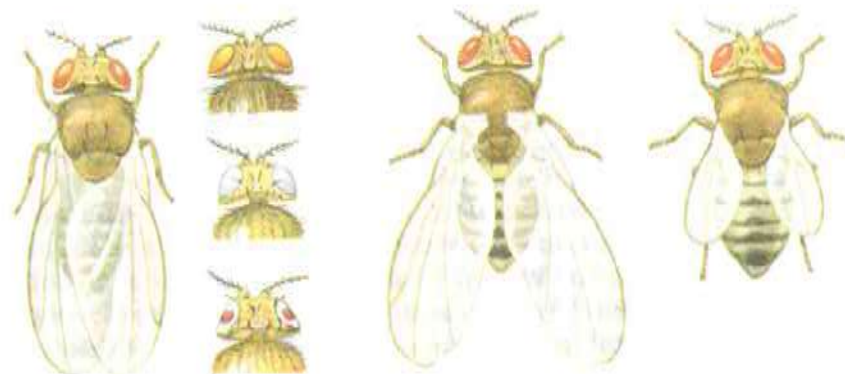


Рис. 61. Мутации у плодовой мушки-дрозофилы

ге какой-то признак организма будет изменён или утрачен. Например, благодаря генным мутациям бактерии могут приобрести устойчивость к антибиотикам или другим лекарствам, изменить форму тела, цвет колоний и т. д.

Хромосомными мутациями называются значительные изменения в структуре хромосом, затрагивающие несколько генов. Например, может возникать так называемая *утрата*, когда отрывается концевая часть хромосомы и происходит потеря части генов. Такая хромосомная мутация в 21-й хромосоме у человека приводит к развитию острого лейкоза — белокровия, приводящего к смерти. Иногда из хромосомы «выстригается» и разрушается средняя её часть. Такая хромосомная мутация называется *делеция*. Последствия делеции могут быть различными: от смерти или тяжёлого наследственного заболевания (если потеряна та часть хромосомы, которая содержала важные гены) до отсутствия каких-либо нарушений (если утеряна та часть ДНК, в которой нет генов, определяющих свойства организма).

Ещё один вид хромосомных мутаций — удвоение какого-нибудь её участка. При этом часть генов будет встречаться в хромосоме несколько раз. Например, у дрозофилы в одной из хромосом нашли восьмикратно повторяющийся ген. Такой вид мутаций — *дупликация* — менее опасен для организма, чем утрата или делеция.

При *инверсии* хромосома разрывается в двух местах, и получившийся фрагмент, повернувшись на 180° , снова встраивается в место разрыва. Например, в участке хромосомы содержатся гены А—Б—В—Г—Д—Е—Ж. Между Б и В, Д и Е произошли разрывы, фрагмент ВГД перевернулся и встроился в разрыв. В результате участок хромосомы будет иметь структуру А—Б—Д—Г—В—Е—Ж. Наконец, возможен перенос участка одной хромосомы к другой, ей негомологичной.

При *геномной мутации* меняется количество хромосом. Чаще всего такие мутации возникают, если при образовании гамет в мейозе хромосомы какой-либо пары расходятся и обе попадают в одну гамету, а в другой гамете одной хромосомы не будет хватать. Как наличие лишней хромосомы, так и отсутствие её чаще всего приводит к неблагоприятным изменениям в фенотипе. Например,

при нерасхождении хромосом у женщин могут образовываться яйцеклетки, содержащие две 21-е хромосомы. Если такая яйцеклетка будет оплодотворена, то на свет появится ребёнок с *синдромом Дауна*. Эти дети имеют очень характерную внешность, патологию внутренних органов, тяжёлые умственные расстройства. К сожалению, дети с синдромом Дауна рождаются довольно часто.

Частным случаем геномных мутаций является *полиплоидия*, т. е. кратное увеличение числа хромосом в клетках в результате нарушения их расхождения в митозе или мейозе. Соматические клетки таких организмов содержат $3n$, $4n$, $8n$ и т. п. хромосом в зависимости от того, сколько хромосом было в гаметах, образовавших этот организм. Полиплоидия часто встречается у бактерий и растений, но очень редко — у животных. Многие виды культурных растений — *полиплоиды* (рис. 62). Так, полиплоидны три четверти всех культивируемых человеком злаков. Если гаплоидный набор хромосом (n) для пшеницы равен 7, то основной сорт, разводимый в наших условиях, — мягкая пшеница — имеет по 42 хромосомы, т. е. $6n$. Полиплоидами являются окультуренная свёкла, гречиха и т. п. Как правило, растения-полиплоиды имеют повышенные жизнеспособность, размеры, плодовитость и т. п. В настоящее время разработаны специальные методы получения полиплоидов. Например, растительный яд из безвременника осеннего — колхицин — способен разрушать веретено деления при образовании гамет, в результате чего получаются гаметы, содержащие по $2n$ хромосом. При слиянии таких гамет в зиготе окажется $4n$ хромосом.

Подавляющее число мутаций неблагоприятны или даже смертельны для организма, так как они разрушают отрегулированный на протяжении миллионов лет естественного отбора целостный генотип.

Причины мутаций. Способностью к мутированию обладают все живые организмы. У каждой конкретной мутации есть какая-то причина, хотя в большинстве случаев мы её не знаем. Однако общее количество мутаций можно резко увеличить, используя различные способы воздействия на организм. Факторы, вызывающие мутации, получили название *мутагенных*.

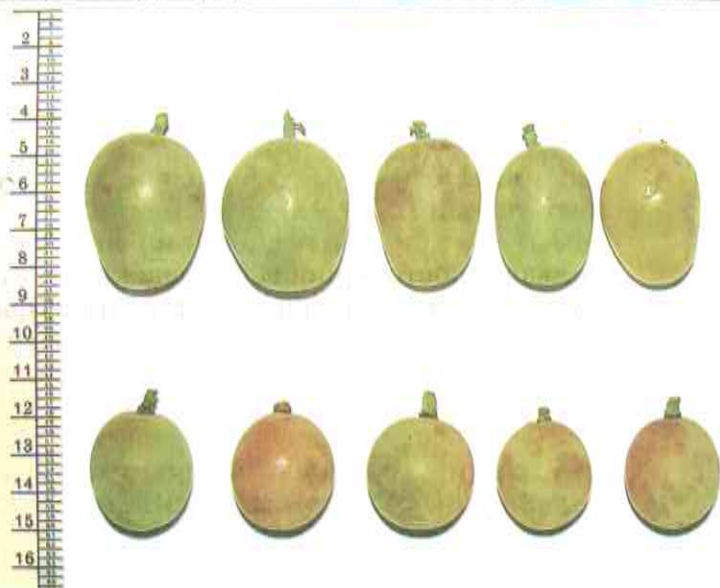


Рис. 62. Проявление полиплоидии у винограда

Во-первых, сильнейшим мутагенным действием обладает ионизирующее излучение. Радиация увеличивает число мутаций в сотни раз.

Во-вторых, мутации вызывают *мутагенные вещества*, которые действуют, например, на ДНК, разрывая цепочку нуклеотидов. Есть вещества, действующие и на другие молекулы, но также дающие мутации. Выше уже

упоминался *колхицин*, приводящий к одному из видов мутаций — полиплоидии.

В-третьих, к мутациям приводят и различные физические воздействия, например повышение температуры окружающей среды.

Из сказанного становится ясным, как важно, чтобы в жизни нас окружало как можно меньше факторов, вызывающих мутации. И уж совсем неразумно губить своих будущих детей, употребляя сильные мутагены. Например, токсикоманы для кратковременной потери чувства реальности принимают вещества, наносящие непоправимый ущерб множеству клеток организма, в том числе и тем первичным половым клеткам, из которых затем должны развиваться яйцеклетки или сперматозоиды.

Таким образом, мутационная изменчивость имеет следующие основные характеристики.

1. Мутационные изменения возникают внезапно, и в результате у организма появляются новые свойства.

2. Мутации наследуются и передаются из поколения в поколение.

3. Мутации не имеют направленного характера, т. е. нельзя с достоверностью предсказать, какой именно ген мутирует под действием мутагенного фактора.

4. Мутации могут быть полезными, нейтральными или вредными для организма, доминантными или рецессивными.

ГЕННЫЕ, ХРОМОСОМНЫЕ И ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ. УТРАТА. ДЕЛЕЦИЯ. ДУПЛИКАЦИЯ. ИНВЕРСИЯ. СИНДРОМ ДАУНА. ПОЛИПЛОИДИЯ. КОЛХИЦИН. МУТАГЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА

Вопросы

1. В чём основные различия между модификациями и мутациями?
2. Какие виды мутаций вы знаете?
3. Чем можно искусственно увеличить число мутаций?
4. Какие мутации встречаются чаще — полезные или вредные?

Задания

Подумайте, в чём может заключаться практическое значение исследования причин мутаций. Обсудите эту проблему в классе.

§ 34. Основные методы селекции растений, животных и микроорганизмов

1. Для чего ведутся селекционные работы?
2. Приведите примеры пород животных, выведенных человеком.
3. Приведите примеры сортов растений, полученных человеком.

Селекция — наука о методах создания новых сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с нужными человеку признаками. Теоретические основы селекции закладывает современная генетика. Селекция — одна из важнейших областей практического использования закономерностей, исследуемых генетиками. В результате селекционной работы «разрабатываются» но-

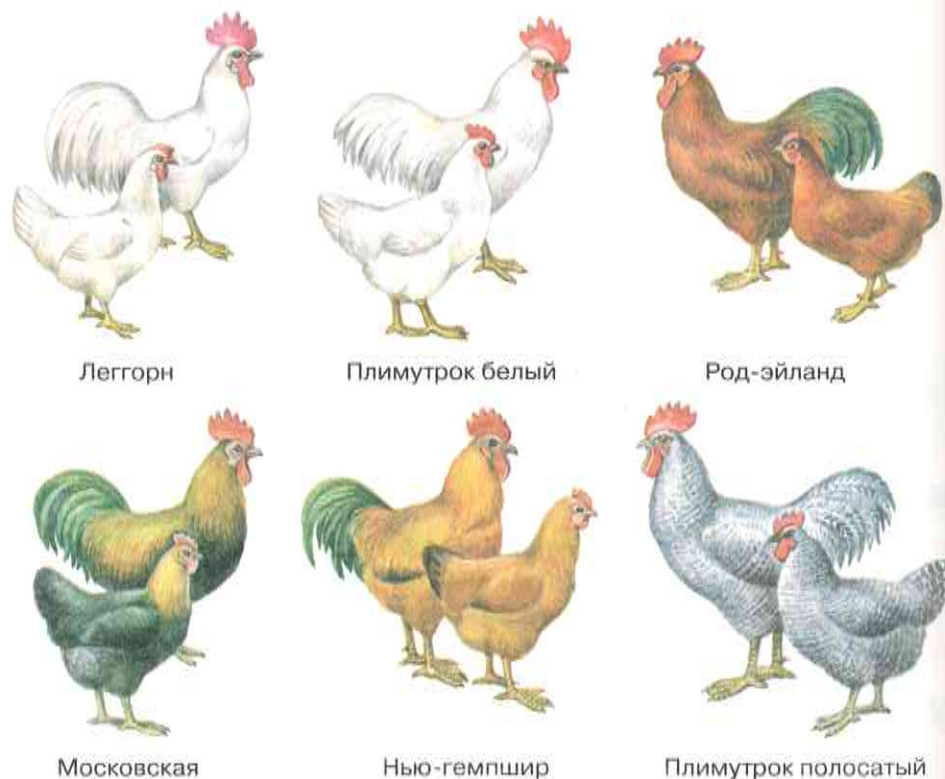


Рис. 63. Породы домашних кур

вые формы бактерий, растений, грибов, животных, обладающие наследственно закреплёнными особенностями, резко отличающимися их от исходных диких видов. Очень часто у культурных растений и домашних животных отдельные признаки усилены настолько, что их жизнь в природных условиях, т. е. без постоянной помощи человека, делается невозможной. Так, например, не смогут выжить без человека декоративные породы собак и голубей, породы домашних свиней и кур, большинство сортов растений, употребляемых нами в пищу, и т. д. Но зато количество пищи, которое дают человеку искусственно разводимые животные и растения, во много раз больше, чем могли бы дать их дикие предки (рис. 63).

Пионером разработки научных основ селекционной работы в нашей стране был *Н. И. Вавилов* (рис. 64) и его ученики. Н. И. Вавилов считал, что в основе селекции лежит правильный выбор для работы исходных особей, их генетическое разнообразие и влияние окружающей среды на проявление наследственных признаков при гибридизации этих особей.

Основными методами селекции любых организмов являются гибридизация и отбор. *Гибридизация* — это процесс скрещивания родительских особей и получение от них гибридов. В результате отбора среди этих гибридов находят особи с интересующими человека признаками.

В зависимости от способа размножения вида отбор может быть массовым или индивидуальным.

При *массовом отборе* из потомства берут растения или животных с нужными признаками и снова скрещивают их между собой, получая гибриды второго поколения. Среди них опять производят массовый отбор особей



Рис. 64. Николай Иванович Вавилов (1887—1943)

с нужными признаками и т. д. Массовый отбор обычно применяют для перекрёстноопыляемых растений и для животных. Так, например, были получены новые сорта ржи.

При *индивидуальном отборе* выбирают отдельную особь с интересующим человека признаком и получают от неё потомство. Такой метод, естественно, не может применяться при селекции животных, которые размножаются половым путём. Чаще всего методом индивидуального отбора создаются новые сорта самоопыляющихся растений, когда в размножении участвует только одна особь пшеницы, овса, ячменя. Потомство одной самоопыляющейся особи представляет собой *чистую линию*, которая благодаря самоопылению будет состоять из гомозиготных организмов. Если какое-то растение хорошо размножается вегетативным путём (черенком, отводком, прививками), то гетерозиготные особи можно сохранять очень долго. При половом размножении сортов, отличающихся высокой степенью гетерозиготности, ценные свойства сорта не сохраняются, и происходит их расщепление.

Так как у большинства сельскохозяйственных животных потомства бывает мало, то иногда для повышения его гомозиготности приходится производить *близкородственное скрещивание*, например скрещивать быка и корову, приходящихся друг другу братом и сестрой. Такое скрещивание в какой-то степени сходно с самоопылением у растений. При близкородственном скрещивании часто появляется потомство с усиленным признаком, по которому вёлся отбор, но при этом другие признаки могут резко ухудшиться. Например, может быть снижен иммунитет к заболеваниям и т. п. Такие неблагоприятные последствия близкородственного скрещивания называют *депрессией*. Депрессия у потомства возможна и в тех случаях, когда самоопыляют перекрёстноопыляемое растение.

При скрещивании между собой разных сортов растений или пород животных одного вида первое гибридное поколение отличается крупными размерами, повышенной устойчивостью. Это явление получило название *гетерозиса* (оно имеет место и при межвидовой гибридиза-



Рис. 65. Гетерозис. Бройлерный цыплёнок (А), обычный цыплёнок (Б)

ции. К сожалению, при скрещивании гетерозисных растений или животных между собой следующие поколения такими выдающимися качествами не обладают, т. е. гетерозис быстро затухает (рис. 65).

Ещё одним важным методом селекции является получение межвидовых гибридов, сочетающих в себе ценные свойства родительских видов. *Межвидовая гибридизация* затрудняется тем, что такие гибриды не могут размножаться половым путём. Ведь во время мейоза хромосомы должны сойтись гомологичными парами и конъюгировать между собой. А у особей, даже близких, но всё-таки разных видов и число хромосом, и их форма отличаются друг от друга, и нормальная конъюгация невозможна. Один из способов преодолеть бесплодие межвидовых гибридов разработал замечательный отечественный генетик Г. Д. Карпеченко, работая с гибридом редьки и капусты. И у редьки, и у капусты гаплоидный набор равен 9 хромосомам. Гибрид имел 18 хромосом в каждой клетке (по 9 от капусты и от редьки) и был бесплодным, поскольку «капустные» и «редечные» хромосомы между собой конъюгировать в мейозе не могли. Тогда Г. Д. Карпеченко сумел получить полиплоид гибрида, который содержал в своих клетках по 36 хромосом: 18 «капустных» и 18 «редечных». Теперь в мейозе 9 «капустных» хромосом стали конъюгировать с 9 гомологичными «капустными» хромосомами, а 9 «редечных» — с 9 «редечными».

В каждой гамете получалось по гаплоидному набору «редечных» и «капустных» хромосом ($9 + 9 = 18$), а при оплодотворении возникал межвидовой полиплоидный гибрид с 36 хромосомами в клетках. Таким образом, Г. Д. Карпеченко преодолел бесплодие межвидовых гибридов у растений.

Межвидовую гибридизацию применяют и в животноводстве. Например, с древности люди используют мула. Мул — гибрид кобылицы с ослом. Мулы бесплодны, но очень сильны, выносливы, долго живут, обладают спокойным нравом. При помощи межвидовой гибридизации получен также гибрид пшеницы и ржи, названный тритикале. Тритикале даёт много зерна и кормовой зелёной массы.

Многие культурные растения полиплоидны, т. е. их хромосомный набор увеличен кратно n и в клетках содержатся $3n$, $4n$ хромосом и т. д. Полиплоидные растения легче переносят засуху и колебания температуры, отличаются крупными размерами. Так, большинство растений, способных выжить в северных широтах или в высокогорье, являются полиплоидами. Однако у животных полиплоидия невозможна.

Важным способом получения новых сортов является *искусственный мутагенез*, когда, подвергая растения действию проникающего излучения и химических веществ, вызывающих мутации, пытаются получить организмы с новыми полезными свойствами. Таким путём были получены новые высокоурожайные сорта ячменя и пшеницы. Кроме того, при помощи искусственного мутагенеза выведены новые штаммы бактерий и разновидности грибов, выделяющие витамины, пищевые аминокислоты, антибиотики и т. п.

С каждым годом бактерии и одноклеточные эукариоты всё больше и больше применяются в различных отраслях промышленности. Многие процессы производства пищевых продуктов, витаминов, лекарств основаны на деятельности микроорганизмов и грибов. Процессы получения необходимых человеку веществ с помощью живых клеток называют *биотехнологией*. Бактерии применяют для производства витаминов группы В, пищевых

и кормовых белков, аминокислот, которых недостаёт в пище. Плесневые грибы выделяют несколько видов веществ, убивающих микробы. Общее название таких веществ — *антибиотики*. Микробы помогают выделять при переработке руды ценные металлы — золото, серебро, медь. Многие бактерии и грибы используются в сельском хозяйстве для борьбы с различными вредителями. Например, бактерия так называемого гнилокровия применяется для борьбы с вредителем леса — непарным шелкопрядом.

Для получения новых штаммов микроорганизмов применяют различные мутагены. Бактерии очень быстро размножаются бесполом путём, и задача учёных состоит в том, чтобы отбирать микроорганизмы с полезными для человека свойствами.

СЕЛЕКЦИЯ. ГИБРИДИЗАЦИЯ. МАССОВЫЙ ОТБОР. ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ОТБОР. ЧИСТЫЕ ЛИНИИ. БЛИЗКОРОДСТВЕННОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. ГЕТЕРОЗИС. МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ. ИСКУССТВЕННЫЙ МУТАГЕНЕЗ. БИОТЕХНОЛОГИЯ. АНТИБИОТИКИ

Вопросы

1. Почему теоретической основой селекции является генетика?
2. Перечислите методы селекционной работы.
3. Чем массовый отбор отличается от индивидуального?
4. Что такое гетерозис?

Задания

Подготовьтесь к уроку-семинару «Селекция на службе человека».

Темы сообщений

1. «Селекция — наука о методах создания новых сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов. Методы селекционной науки».
2. «Генетика — теоретическая основа селекции».
3. «Вклад и достижения отечественных учёных (Н. И. Вавилова, Г. Д. Карпеченко, И. В. Мичурина и др.) в развитии селекции».

Вопросы для обсуждения на семинаре

1. Почему выведение новых и улучшение существующих пород и сортов — важное государственное дело, имеющее большое экономическое и народнохозяйственное значение?
2. Почему считают, что именно селекция должна стать наиболее эффективным средством обеспечения устойчивых урожаев и высокой продуктивности сельскохозяйственных растений и животных?
3. Почему исходный материал местного происхождения представляет большую ценность для селекционной работы?
4. Каково значение районирования сельскохозяйственных культур в условиях нашей страны?

Краткое содержание главы

Единица жизни — клетка. Встречаются как одноклеточные, так и многоклеточные живые организмы.

Любой организм — одноклеточный или многоклеточный — представляет собой сложную, самостоятельную, саморегулирующуюся живую систему. Он обменивается веществом и энергией с окружающей средой, способен к размножению. Многоклеточность дала живым организмам ряд преимуществ, главное из которых — дополнительная возможность выжить в неблагоприятных условиях. Если разрушить наружную мембрану амёбы, животное неминуемо погибнет, а вот разрушение одной или даже многих клеток у гидры не приведёт к её гибели. Многоклеточный организм можно сравнить с подводной лодкой, разделённой на многие отсеки. У каждого отсека есть свои особенности, но разрушение одного отсека не приведёт к гибели подводного корабля.

У каждой клетки в организме есть свои задачи: одни клетки отвечают за движение организма, другие — за размножение, третьи — за оборону от врагов и захват пищи и т. д. Конечно, большое количество клеток многоклеточного организма справится с трудностями лучше, чем одна-единственная клетка бактерии или простейшего.

Все живые организмы размножаются. Размножение может быть бесполом и половым. Формы бесполого размножения: почкование, деление тела, образование спор, вегетативное размножение.

Половые клетки называются гаметам. Гаметы формируются в половых железах: сперматозоиды в семенниках, а яйцеклетки — в яичниках. Гаметы, образующиеся в результате мейоза, содержат гаплоидный (n) набор хромосом.

Оплодотворённая клетка — зигота. Оплодотворение может быть наружным (вне организма) и внутренним (в организме самки).

У покрытосеменных растений двойное оплодотворение.

Индивидуальное развитие организма называется онтогенезом.

Закон зародышевого сходства: в пределах типа эмбрионы обнаруживают известное сходство.

Биогенетический закон: индивидуальное развитие особи (онтогенез) до определённой степени повторяет историческое развитие (филогенез) вида, к которому относится эта особь.

Генетика — это наука, изучающая наследственность и изменчивость живых организмов. Наследственность — это свойство всех живых организмов передавать свои признаки и свойства из поколения в поколение. Изменчивость — это свойство всех живых организмов приобретать в процессе развития новые признаки по сравнению с другими особями вида.

Элементарная единица наследственности — ген — является частью молекулы ДНК. Гены, ответственные за один и тот же признак, называются аллельными. Место расположения гена в хромосоме называется локусом. Если в клетках содержатся два одинаковых гена какого-либо признака, этот организм гомозиготен по этому признаку, а если гены разные, — гетерозиготен.

Совокупность всех генов организма — генотип. Совокупность всех признаков — фенотип. Тот из двух аллельных генов, который проявляется в фенотипе у гетерози-

гот, называется доминантным, а не проявляющийся — рецессивным.

Г. Мендель, используя гибридологический метод, установил основные законы наследственности: правило единообразия гибридов первого поколения, правило расщепления, закон чистоты гамет, правило независимого наследования признаков.

Если доминантный ген не до конца подавляет рецессивный, наблюдается неполное доминирование. Для установления генотипа особей, не различающихся по фенотипу, их скрещивают с рецессивной гомозиготной особью — это анализирующее скрещивание.

Половые хромосомы — это те хромосомы, которые различаются у самцов и самок.

Изменения организма, не затрагивающие генотипа и не передающиеся из поколения в поколение, — модификационная изменчивость. Пределы модификационной изменчивости — норма реакции. Наследуется не сам признак, а способность проявить этот признак в определённых условиях.

Изменения генотипа — мутации. Мутации бывают генные, хромосомные, геномные. Причины мутаций кроются во внешней среде и могут быть вызваны облучением, химическими и физическими воздействиями.

Селекция — наука о методах создания новых сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов. Теоретической основой селекции является генетика. Основы научных методов селекции в нашей стране заложил Н. И. Вавилов. Основные методы селекционной работы — гибридизация и отбор.



Глава

4

Популяционно-видовой уровень

С этой главы мы начинаем изучать особенности существования жизни на уровнях, которые могут быть названы *надорганизменными*.

Начнём с популяционно-видового уровня, который организуется тогда, когда совокупность организмов одного и того же вида на длительный срок объединяется общим местообитанием.

В этой системе осуществляются элементарные эволюционные изменения, возникающие, прежде всего, в ответ на воздействие внешних факторов окружающей среды.

Из этой главы вы узнаете

- что такое биологический вид и каковы его критерии;
- что называют популяцией;
- почему важно изучать демографические характеристики популяций и что это такое;
- каковы главные движущие силы эволюции;
- как полезные изменения закрепляются в популяции под действием естественного отбора;
- как работают механизмы видообразования;
- что такое макро- и микроэволюция.

§ 35. Популяционно-видовой уровень: общая характеристика

1. Что изучает наука систематика?
2. Какие систематические категории вам известны? Приведите примеры из курсов зоологии и ботаники.

Понятие о виде. Мир живых существ состоит из огромного количества различных форм, каждая из которых приспособилась к жизни при определённых условиях окружающей среды.

Люди давно обратили внимание на различия между окружающими их животными и растениями и пытались их систематизировать. В древние времена при классификации организмов использовались не биологические принципы, основанные на возможности проследить естественные связи между организмами, а совершенно другие подходы. Животных, например, делили на полезных, вредных и безразличных для человека. Растения — на дающих плоды, волокно или древесину. На сегодняшний день, как вам уже известно, элементарной единицей систематики является вид.

Видом называют группу особей, характеризующихся общностью происхождения, с общими морфофизиологическими, биохимическими и поведенческими признаками, способных к взаимному скрещиванию, дающих в ряду поколений плодовитое потомство, закономерно распространённых в пределах определённого ареала и сходно изменяющихся под влиянием факторов.

Критерии вида. В XVIII в. английский натуралист Джон Рей был первым, кто попытался определить *критерии вида* —

признаки, по которым можно судить о принадлежности организма к данному виду. Все индивидуумы, принадлежащие данному виду, считал Рей, могут свободно скрещиваться в природе и продуцировать потомство, относящееся к тому же самому виду. Даже если среди потомства в одном выводке появляются два отчётливо различных организма, они всё равно будут принадлежать к одному виду. Все собаки, например, несмотря на то что разные породы внешне очень различаются, составляют один вид (рис. 66).



Боксёр



Пекинес



Колли



Чу-чу

Рис. 66. Породы собак

Беликий шведский натуралист Карл Линней, создатель научной систематики, определял виды как целостные группы организмов, отличные от других жизненных форм по признакам строения. Иными словами, наличие черт строения, которые делают некоторую группу организмов похожими друг на друга и одновременно отличными от всех других групп, и есть критерий для причисления их к данному виду.

Признаки строения, которые использовал Линней для выделения видов, дают нам пример *морфологического критерия*. В его основе лежит сходство внешнего и внутреннего строения организмов. В основе *физиологического критерия* лежит сходство всех процессов жизнедеятельности, и прежде всего сходство размножения, что определяет возможность получения потомства при скрещивании.

Биохимический критерий отражает характерный химический состав организма и обмен веществ.

Ни морфологическое, ни физиологическое, ни биохимическое сходство, однако, не могут служить достаточно надежными критериями вида. Так, например, со временем было установлено, что внешне неразличимые группы организмов могут принадлежать к разным видам. Ученые обнаружили так называемые *виды-двойники*, различающиеся лишь наборами хромосом. Виды-двойники встречаются среди самых разных организмов: рыб, насекомых, млекопитающих, растений.

Не всегда срабатывает и физиологический критерий; установлено немало разных видов, которые могут скрещиваться в природе, производя плодовые гибриды. Это случается, например, при спаривании собак с волками. Плодовитыми могут быть гибриды некоторых видов птиц (канарейки, зяблики), а также растений (тополя, ивы).

Особи одного вида могут значительно различаться по биохимическим показателям. В то же время у особей разных видов синтез белков и нуклеиновых кислот происходит одинаково.

Поэтому помимо названных критериев при определении видовой принадлежности используются и другие. *Генетический критерий* — характерный для каждого вида набор хромосом, их размеры, форма, состав ДНК. *Экологический критерий* — место вида в природных со-

обществах организмов, его специализация, наборы условий внешней среды, необходимых для существования вида. *Географический критерий* — область распространения вида в природе, т. е. *ареал*. *Исторический критерий* — общность предков, единая история возникновения и развития вида.

Не существует одного абсолютного критерия вида. Только в совокупности они определяют вид. В природе целостность вида поддерживается благодаря *репродуктивной изоляции*, которая препятствует смешению видов при половом размножении. Такая изоляция обеспечивается множеством механизмов, например различиями ареалов, разными сроками или местами размножения, особенностями поведения в брачный период и многими другими.

Популяционная структура вида. Благополучное существование различных видов животных и растений требует подходящих условий обитания. При перемещении особей из одной местности ареала в другую эти условия могут значительно меняться. Причём некоторые из них меняются плавно (как, например, температура при продвижении с юга на север), другие остаются без изменений (например, содержание диоксида углерода в воздухе), а третьи меняются скачкообразно (как это, например, происходит с изменениями состава и структуры почв). Всё это приводит к тому, что подходящие для того или иного вида условия формируются в пространстве как бы в виде отдельных «островков». Виды заселяют эти подходящие им «островки», а потому распространены не равномерно, а отдельными группами. В этом состоит своеобразие биологических видов — они существуют в форме популяций.

Популяция — это группа организмов одного вида, обладающих способностью свободно скрещиваться и неограниченно долго поддерживать своё существование в данном районе ареала. Понятие «популяция» в определённом смысле близко с понятием «племя», известным вам из курса истории.

Популяции одного вида могут быть отделены друг от друга чёткими границами. Например, границы между популяциями водных организмов проходят по береговым линиям водоёмов. У многих видов, обитающих в назем-

но-воздушной среде, границы между популяциями обычно размыты. Известно, например, что границы территорий, занимаемых популяциями многих грызунов (леммингов, полёвок и др.), зависят от численности этих животных. Они как бы пульсируют, расширяясь при возрастании численности зверьков и сокращаясь при её снижении. Семена растений могут переноситься на большие расстояния животными, ветром и т. д. Кроме того, разные популяции одного и того же вида птиц контактируют на местах зимовок или во время миграций.

Свойства популяций. Условия жизни в разных районах ареала вида могут несколько различаться. Под влиянием этого в отдельных популяциях могут возникать и накапливаться свойства, отличающие их друг от друга. Это может проявляться в небольших различиях в строении организмов, их экологических, физиологических и других свойствах. Иными словами, популяции, как и отдельные организмы, обладают изменчивостью. Как и среди организмов, среди популяций невозможно найти две полностью тождественные. Изменчивость популяций повышает внутреннее разнообразие вида, его устойчивость к локальным (местным) изменениям условий жизни, позволяет ему проникать и закрепляться в новых местах обитания. Можно сказать, что существование в форме популяции обогащает вид, обеспечивает его целостность и сохранение основных видовых свойств.

Популяции способны сохранять устойчивость своей структуры во времени и пространстве. Стайку рыб или воробьёв нельзя назвать популяцией: такие группы могут легко распадаться под влиянием внешних факторов или смешиваться с другими. Популяции не живут изолированно. Они взаимодействуют с популяциями других видов, образуя вместе с ними *биотические сообщества* — целостные системы ещё более высокого уровня организации.

ВИД. КРИТЕРИИ ВИДА: МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ, ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ, ИСТОРИЧЕСКИЙ. АРЕАЛ. ПОПУЛЯЦИЯ. БИОТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА

★ Выполните лабораторную работу.

Изучение морфологического критерия вида

Цель работы: определить, можно ли только по морфологическим признакам судить о принадлежности организма к определённому виду.

Ход работы

1. Рассмотрите предложенные вам объекты.
2. Сделайте их морфологическое описание.

Объекты	Морфологическое описание

3. Сделайте вывод.

Вопросы

1. Какова основная цель классификации организмов?
2. Что такое вид и критерии вида?
3. Какие критерии вида вам известны?
4. Какова роль репродуктивной изоляции в поддержании целостности вида? Приведите примеры.
5. Что такое популяция?
6. Почему биологические виды существуют в природе в форме популяций?

Задания

1. Составьте список известных вам видов растений и/или животных. Попробуйте сгруппировать их по степени морфологического сходства.
2. Объясните, почему нельзя выделить один универсальный критерий вида.
3. Изучив основной текст параграфа и ознакомившись с дополнительным текстом, объясните, почему нельзя однозначно ответить на вопрос о количестве видов, живущих на нашей планете.

Дополнительные сведения

Сколько видов на Земле. Со времён Карла Линнея, разработавшего систему классификации организмов, в мире было описано 1,5 млн видов. Это существенно больше, чем ожидал сам Линней в XVIII в. Не все из живущих на Земле видов описаны и систематизированы. Для такого вывода имеется несколько веских аргументов.

Около 1 млн видов (т. е. две трети от общего числа) обитают в зоне умеренного климата. Опыт показывает, что при более детальном изучении многих групп организмов удастся обнаружить много новых видов. Поэтому можно считать, что их реальное число больше того, что уже открыто, в полтора раза. Другими словами, потенциально в зоне умеренного климата обитает не 1, а 1,5 млн видов. Известно также, что в тропических областях видовое разнообразие выше, чем в умеренных, по крайней мере вдвое. Это означает, что не менее 3 млн видов живут в тропиках, но многие до сих пор не открыты и не описаны. Таким образом, в действительности Землю населяет в три раза больше видов, чем зарегистрировано на сегодняшний день: их никак не меньше 4—5 млн.

К сожалению, в наше время виды исчезают быстрее, нежели их успевают обнаружить и описать. Это происходит в результате разрушения мест обитания, особенно в тропиках, где из-за высокого обилия виды узкоспециализированы, т. е. приспособлены к жизни при строго определённых условиях внешней среды. Незначительные изменения хотя бы одного из этих условий (температуры, влажности, освещённости), связанные, например, с вырубками деревьев, строительством дорог, могут привести к полному исчезновению тех или иных видов растений и животных. Потеря вида имеет огромное значение. Каждый из них неповторим и вносит свой уникальный вклад в формирование условий на Земле, которые, в свою очередь, влияют и на наше собственное существование как биологического вида.

§ 36. Экологические факторы и условия среды

1. Почему группы организмов одного вида, например заросли лютика, крапивы, осоки и др., встречаются не повсеместно, а лишь на определённых участках? Какие это участки?
2. Что изучает наука экология?

Понятие об экологических факторах. Существование каждого биологического вида в форме популяций связано, прежде всего, с неоднородностью условий окружающей среды на всей площади его ареала. Любые внешние условия, оказывающие прямое или опосредованное влияние на популяции, называют *экологическими факторами*. Они очень многообразны как по своей природе, так и по характеру воздействия. Условно совокупность всех экологических факторов подразделяют на три большие группы — абиотические, биотические и антропогенные.

Абиотические факторы — это факторы неживой природы, прежде всего климатические — солнечный свет, температура и влажность. К этой же группе факторов относят *вторичные климатические (местные) факторы* — рельеф, свойства почвы, солёность, воздушные и морские течения, ветер, радиацию и т. п., косвенно влияющие на организмы.

Биотические факторы — это всевозможные формы влияния живых организмов друг на друга. При этом организмы могут принадлежать к одной и той же или к разным популяциям. В качестве примера можно привести такие взаимоотношения, как опыление насекомыми цветковых растений, поедание одних организмов другими, конкуренцию между организмами за те или иные виды жизненно важных ресурсов (пищу, пространство, свет и т. д.), паразитизм и многое другое.

Антропогенные факторы — это те формы деятельности человека, которые, воздействуя на окружающую среду, изменяют условия обитания живых организмов или непосредственно влияют на отдельные виды растений и животных. Одним из наиболее важных антропогенных факторов является загрязнение. Диоксид серы, летящий из труб заводов и электростанций, соединения металлов (меди, цинка, свинца), сбрасываемые возле рудников или содержащиеся в выхлопных газах автомашин, остатки нефтепродуктов, оказывающиеся в водоёмах после промывки танков нефтеналивных судов, — вот лишь некоторые из загрязняющих веществ, ограничивающих распространение организмов, особенно растений.

Многие загрязняющие вещества действуют как яды, приводя к вымиранию целых видов растений или животных. Другие могут передаваться по цепям питания, накапливаться в телах организмов, вызывать генные мутации, значение которых можно будет оценить лишь в будущем.

Условия среды. Условиями среды, или *экологическими условиями*, называют изменяющиеся во времени и пространстве абиотические факторы среды, на которые организмы реагируют по-разному в зависимости от их силы. К наиболее важным абиотическим факторам, определяющим условия существования организмов в популяциях практически во всех средах жизни, относятся *температура, влажность и свет*.

Влияние экологических условий на организмы. Любой вид организмов способен жить только в пределах определённого интервала температур, внутри которого температурные условия наиболее благоприятны для его существования, а его жизненные функции осуществляются наиболее активно. По мере приближения к границам температурного интервала скорость жизненных процессов замедляется, а за его пределами они и вовсе прекращаются — организм погибает. Пределы температурной выносливости у разных организмов различны. Некоторые виды способны выносить значительные колебания температуры. Например, лишайники и многие бактерии могут жить при самой различной температуре. Среди животных наибольший диапазон температур выдерживают теплокровные. Тигр, например, одинаково хорошо переносит как сибирский холод, так и жару тропических областей Индии или Малайского архипелага. В наземно-воздушной и даже в водной среде температура не остаётся постоянной и может сильно варьировать в зависимости от сезона года или времени суток. В тропиках суточные колебания температуры могут быть выражены сильнее, чем сезонные. И наоборот, в умеренных областях температура значительно различается в разные времена года.

Вода — составная часть каждого живого организма, она необходима для его нормального функционирования.

На протяжении большей части своей истории живая природа была представлена исключительно водными организмами. Завоевав сушу, они тем не менее не утратили зависимости от воды. Растения извлекают нужную им воду из почвы при помощи корней. Лишайники могут улавливать водяной пар из воздуха. Все сухопутные животные для компенсации неизбежной потери воды за счёт испарения или выделения нуждаются в её периодическом поступлении. Многие из них пьют воду, другие, например амфибии, некоторые насекомые и клещи, всасывают её через покровы тела в жидком или парообразном состоянии. Есть животные, способные получать воду довольно сложным путём — в процессе окисления жиров. Это, например, верблюд и некоторые виды насекомых — рисовый и амбарный долгоносик, платяная моль, питающиеся жиром. У животных, как и у растений, имеется множество приспособлений для экономии воды.

Свет солнца служит практически единственным источником энергии для живой природы. Непосредственного влияния на животных, по сравнению с температурой или влажностью, свет почти не оказывает. Он служит лишь сигналом к перестройке протекающих в организме процессов, что позволяет им наилучшим образом отвечать на происходящие изменения внешних условий. У многих животных условия освещённости вызывают положительную или отрицательную реакцию на свет. Некоторые насекомые (ночные бабочки) слетаются на свет, другие (тараканы) избегают его. Наибольшее экологическое значение имеет смена дня и ночи. Многие животные ведут исключительно дневной образ жизни (большинство птиц), другие — исключительно ночной (многие мелкие грызуны, летучие мыши и др.). Мелкие рачки, парящие в толще воды, держатся ночью в поверхностных водах, а днём опускаются на глубину, избегая слишком яркого света.

Вторичные климатические факторы — ветер, атмосферное давление, высота над уровнем моря и др. — также имеют важное значение в конкретном месте (местности) обитания организмов каждого вида. Например, ветер

обладает следующим косвенным действием: усиливая испарение, он обезвоживает организм; сильный ветер способствует также охлаждению. Это оказывается важным в холодных местах, на высокогорьях или в полярных областях.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ: АБИОТИЧЕСКИЕ, БИОТИЧЕСКИЕ, АНТРОПОГЕННЫЕ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ: ТЕМПЕРАТУРА, ВЛАЖНОСТЬ, СВЕТ. ВТОРИЧНЫЕ КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Вопросы

1. Что такое экологические факторы?
2. Какова классификация экологических факторов?
3. Что понимают под условиями среды или экологическими условиями?

Задания

1. Охарактеризуйте особенности влияния экологических условий на различные виды организмов.
2. Изучив основной текст параграфа и ознакомившись с дополнительным текстом, сделайте вывод о практическом значении изучения популяций. Приведите примеры. Какие свойства могут характеризовать популяцию как группу организмов?

Дополнительные сведения

Демографические показатели. Популяция может расти, подразделяться на более мелкие подгруппы, т. е. изменяться под влиянием изменений экологических факторов. Все эти изменения могут быть охарактеризованы показателями (свойствами), которые нельзя применить к отдельным организмам, а только к популяции в целом — *демографическими показателями*. Среди них: *обилие* (общее число особей), *рождаемость* (скорость прироста численности), *смертность* (скорость сокращения численности в результате гибели особей), *возрастной состав* (соотношение численности разновозрастных особей). Эти показатели важно знать для пони-

мания законов, управляющих жизнью популяций, прогнозирования происходящих в них постоянных изменений.

Изучение демографических показателей имеет большое практическое значение. Так, при заготовках древесины очень важно знать скорость восстановления леса, чтобы правильно планировать интенсивность рубок. Некоторые популяции животных используются для получения ценного пищевого или пушного сырья, изучение других важно с медико-санитарной точки зрения (например, популяции мелких грызунов — носителей возбудителя опасного для человека заболевания). Во всех этих случаях нас интересует, прежде всего, возможность прогнозировать эти изменения и регулировать их. Крайне необходимо для этого знать причины и скорость популяционных изменений, а также уметь измерять различные параметры этих природных объектов.

§ 37. Происхождение видов. Развитие эволюционных представлений

1. Что вам известно о происхождении растений и животных?
2. Что такое эволюция? Какие доказательства её существования вам известны?

Происхождение видов. В настоящее время биологической наукой накоплено огромное количество фактов, позволяющих утверждать, что всё разнообразие видов на нашей планете является результатом *эволюции* (от лат. *evolutio* — развёртывание) — непрерывного и необратимого процесса исторического развития природы. В современной биологии эволюция рассматривается как сила, ведущая к образованию новых форм организмов, как процесс, благодаря которому доклеточные формы жизни, возникшие более 3 млрд лет назад, дали начало исключительно сложным многоклеточным организмам нашего времени. Все организмы связаны между собой по происхождению, поскольку эволюционировали от общих предков.

Развитие эволюционных представлений. Ещё философы древности отмечали, что среди живых существ можно оты-



Рис. 67. Жан Батист Ламарк (1744—1829)

скасть представителей как очень простых, примитивных, так и очень сложных форм. Традиционно это объясняли деятельностью Творца, создавшего «цепь бытия», т. е. всё возможное разнообразие живого. При этом изучение организмов, их свойств, взаимоотношений между ними многие учёные рассматривали как способ лучшего понимания Бога. Даже основоположник систематики *Карл Линней* твёрдо верил, что все свойства живого — результат Божественного замысла.

В первой половине XVIII в. учёные описали много новых видов животных и растений. К этому же времени были получены первые палеонтологические данные о вымерших видах. Изучение иско-

паемых остатков растений и животных обнаружило как бы поступательное движение от простого к сложному, от примитивных ко всё более организованным формам жизни. Это явление требовало объяснения.

Одним из первых, кто попытался разработать теорию эволюции, был *Жан Батист Ламарк* (рис. 67). Согласно его идее, все биологические виды, включая человека, произошли от других видов. Ламарк понимал эволюцию как процесс прогрессивных изменений от одной формы к другой, от простого к сложному. Однако он ошибочно выводил факторы эволюции из будто бы присущего всему живому стремления к совершенствованию.

Эволюционная теория Ламарка основывалась на наследовании организмами вновь приобретённых свойств. Он полагал, что определённые органы или системы органов у животных и растений по мере упражнения должны совершенствоваться, а затем закрепляться в следующих поколениях (рис. 68).

В начале XIX в. произошёл интенсивный рост промышленности стран Западной Европы, который дал мощный импульс для бурного развития науки и техники. Обширные материалы заморских экспедиций обога-

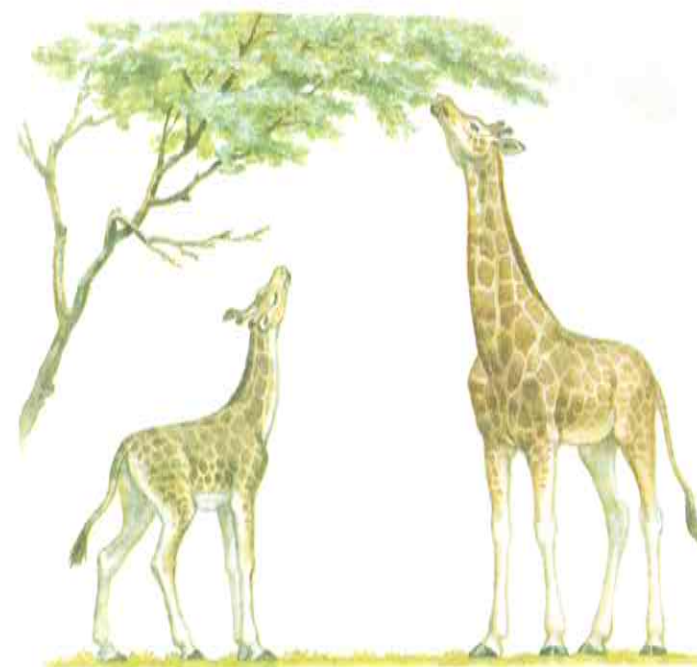


Рис. 68. Упражнение органов (по Ламарку)

щали представления о разнообразии живых существ, а описания систематических групп организмов приводили к мысли о возможности их родства. Об этом же свидетельствовало поразительное сходство зародышей хордовых, обнаруженное при изучении процессов индивидуального развития животных. Для научного объяснения поступающих сведений нужен был гениальный ум, способный обобщить огромный материал, связать разрозненные факты стройной системой рассуждений. Таким учёным оказался *Чарлз Дарвин* — великий английский биолог, заложивший основы современной теории эволюции биологических видов (рис. 69).

Основные положения теории Ч. Дарвина. Заслуга Дарвина состоит в том, что он раскрыл главные движущие силы эволюции, объяснив изменение организмов исключительно действием законов природы без вмешательства сверхъестественных сил. В основу своего объяснения эволюцион-

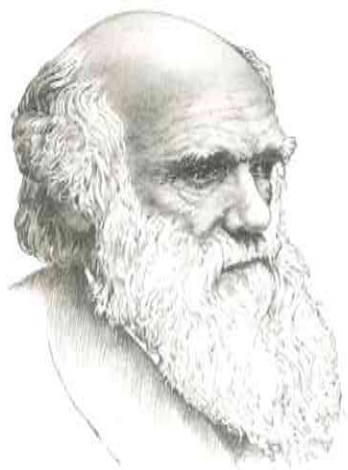


Рис. 69. Чарлз Дарвин
(1809—1882)

ных процессов Ч. Дарвин положил понятия *изменчивость организмов, борьба за существование и естественный отбор*.

Теорию Дарвина можно сформулировать в виде следующих принципиальных положений.

1. Все организмы, населяющие нашу планету, изменчивы. Невозможно найти двух полностью тождественных кроликов, волков, ящериц или иных принадлежащих к одному виду животных или растений.

2. В природе рождается особей каждого вида больше, чем позволяют прокормить ресурсы среды. Это ведёт к борьбе за существование между ними.

В результате выживают особи, обладающие наиболее выгодными в данных условиях среды признаками, т. е. происходит естественный отбор.

3. Сохранённые естественным отбором особи оставляют потомство, передавая свои признаки по наследству. Это обеспечивает существование того или иного вида на протяжении длительного времени.

4. Так как условия среды в разных участках ареала могут различаться, то и приспособления формируются разные, т. е. идёт расхождение признаков организмов, ведущее к появлению новых видов — видообразованию.

Хотя многие критиковали и критикуют в настоящее время теорию Дарвина, его идеи столь убедительно обоснованны, что большинство учёных принимают их и по сей день. В XX столетии эволюционное учение Ч. Дарвина было развито и конкретизировано благодаря созданию хромосомной теории наследственности, развитию молекулярно-генетических исследований. Включение достижений этих и других биологических дисциплин в дарвиновскую концепцию привело к созданию современной *синтетической эволюционной теории*, в основе которой лежат представления о том, что все процес-

сы, ведущие к изменениям вида, начинаются на уровне отдельных популяций вида. Именно популяции играют важнейшую роль в эволюционных преобразованиях вида.

ЭВОЛЮЦИЯ. ТЕОРИЯ ДАРВИНА. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ, БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ, ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Вопросы

1. Что понимают под эволюцией природы в современной биологии?
2. Что является фундаментальным следствием признания существования эволюции?
3. Как Ж. Б. Ламарк объяснял многообразие видов и приспособленность организмов к конкретным условиям среды?
4. В чём заключаются основные положения учения Ч. Дарвина?
5. Почему учение Дарвина не потеряло своей актуальности в настоящее время?

Задания

1. Изучив основной текст параграфа и ознакомившись с дополнительным текстом (см. ниже), сделайте вывод о том, каковы были взгляды большинства учёных-биологов в отношении происхождения видов и их многообразия на Земле до публикации Ч. Дарвином своих фундаментальных работ.
2. Подготовьте сообщения/мультимедиапрезентации о Ч. Дарвине как учёном-исследователе и основоположнике учения об эволюции органического мира.
Для работы используйте <http://charles-darwin.narod.ru>

Дополнительные сведения

Жизненный путь Ч. Дарвина. С детства Дарвин увлекался сбором коллекций, химическими опытами, наблюдениями за животными. Студентом он изучал научную литературу, овладел методикой полевых исследований. Дарвин окончил Кембриджский университет

в возрасте 22 лет. Сразу по окончании курса в качестве натуралиста он отправился в пятилетнее плавание к берегам Южной Америки на корабле «Бигль». Ч. Дарвин был глубоко верующим человеком, который не сомневался ни в существовании Творца, ни в его ответственности за всё происходящее на Земле. Он верил, что Бог выражает себя через естественно-научные законы, которые могут быть изучены и познаны. Как исследователь, Дарвин много наблюдал и анализировал увиденное. Уже будучи профессором университета в Кембридже, после 30 лет кропотливой научной работы он написал и опубликовал в 1859 г. одну из наиболее замечательных и фундаментальных книг за всю историю человечества — «Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь». Книга вызвала сенсацию. Изложенные в ней идеи сыграли выдающуюся роль в развитии науки. Позже Дарвином были опубликованы ещё две работы: «Изменение домашних животных и культурных растений», «Происхождение человека и половой отбор».

§ 38. Популяция как элементарная единица эволюции

1. Что понимают под изменчивостью организмов? Какие её виды вам известны?
2. Что такое генотип и фенотип?
3. Что такое гены? Какие гены называют аллельными?
4. Что такое мутации? Какие виды мутаций вам известны?

Популяционная генетика. Ключом дарвиновского объяснения движущих сил эволюции является идея, что некоторые особи вида в силу проявления изменчивости располагают полезными свойствами (признаками), которые увеличивают их шансы выжить и оставить плодовитое потомство. Если это так, то генетические свойства таких организмов должны закрепляться в популяции в генотипах потомков организмов, которые ими располагают. Такие генетические изменения делают популяцию более приспособленной к конкретным условиям обитания. Например, в холодных климатических условиях в популяциях

должна возрастать доля генотипов, содержащих аллели, способствующие повышению теплоизоляции организмов. В иных случаях выживание организмов может определяться генами, кодирующими окраску животного (когда важное значение для выживания особей приобретает фактор маскировки), или синтез определённых видов ферментов, или характер поведения и т. д.

Факторы генетической изменчивости популяций были загадкой для Дарвина и его современников. Долгое время учёные не знали механизмов, с помощью которых полезные признаки могут сохраняться в популяции и передаваться от одной генерации к другой. Не было известно, почему доминантные аллели не вытесняют из популяции рецессивные, особенно редкие. Почему в некоторых странах, например, много людей с голубыми глазами (т. е. особей, гомозиготных по рецессивной аллели) и их количество не уменьшается со временем? На эти и другие вопросы долгое время не могла ответить и генетика, которая первоначально изучала лишь проявления действий индивидуальных генов.

Провал между генетикой и эволюционными исследованиями удалось преодолеть лишь к 20-м гг. XX в., когда появилась *популяционная генетика* и стала формироваться теория, объясняющая, как аллели ведут себя в популяции, в чём состоят механизмы, изменяющие соотношение аллелей в пределах популяции, и как протекают в популяции эволюционные изменения.

Генофонд популяций. Для объяснения закономерностей наследственности и изменчивости у отдельно взятых особей вида генетики используют понятия «генотип» и «фенотип». В популяционной генетике важнейшим показателем изменчивости популяции в целом является *генофонд*, под которым понимают совокупность всех генотипов, представленных в популяции. Изучение состава генофонда популяции позволяет сделать вывод о происходящих в ней эволюционных изменениях.

Изменчивость генофонда. Генофонд популяции постоянно изменяется под влиянием разных экологических факторов. Во-первых, это связано с мутационной изменчи-

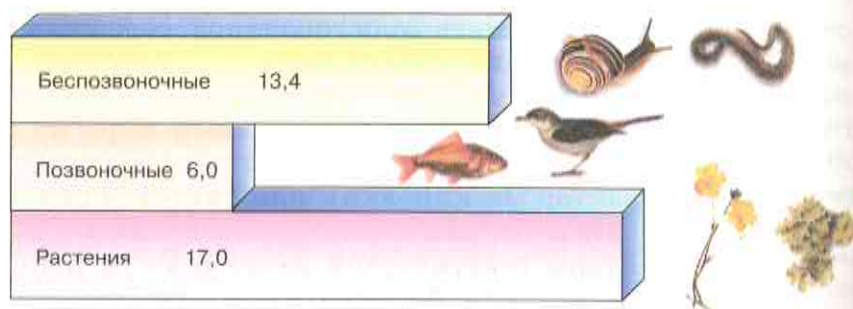


Рис. 70. Изменчивость генофонда популяций различных групп организмов. Цифры обозначают процент гетерозигот

востью самих генотипов, образующих генофонд. Во-вторых, генофонд может направленно изменяться под действием отбора. У разных групп организмов изменчивость генофонда различна, но в целом она достаточно высока (рис. 70).

Как вам уже известно, основная причина возникновения у организмов новых признаков и свойств — это проявление мутаций. Причём, как установил в 1926 г. наш соотечественник *С. С. Четвериков* (рис. 71), подавляющее большинство возникающих мутаций рецессивно и не проявляется фенотипически. Это объясняется тем, что из двух аллельных генов, имеющих у гетерозиготной особи, один бывает обычно доминантным, а другой рецессивным, а в гетерозиготном состоянии проявляется только доминантный аллель. Если, например, у человека имеется доминантный аллель, определяющий карий цвет глаз, и рецессивный аллель, определяющий голубой цвет глаз, то глаза у него будут карие, а то, что он несёт в себе ген голубых глаз, никак не проявится.

Современные исследователи могут наблюдать и измерять изменения генофонда популяций с помощью специальных биохимических методов, например анализируя последовательности аминокислот в белках или последовательности азотных оснований в ДНК. Для этого изучают состав белков, первичные структуры которых определяются нуклеотидными последовательностями кодирующих их генов.

Изменчивость генофонда можно проиллюстрировать примером с группами крови у человека. Их разнообразие определяется действием разных генов. Установлено, что кроме четырёх основных групп крови у человека существует ещё по крайней мере 30 различных групп, также генетически закреплённых. Помимо этого выявлено более 45 генов, которые кодируют белки в клетках человеческой крови и плазмы. В популяциях человека, населяющих разные страны и континенты, соотношение носителей разных групп крови меняется. Выявлена, например, следующая закономерность: состав белков крови зависит от географического положения популяции. Американские индейцы, например, имеют в основном нулевую группу. Группа крови В отсутствовала в Америке и Австралии до появления там выходцев из Европы. Частота группы крови В возрастает от Европы к Центральной Азии.



Рис. 71. Сергей Сергеевич Четвериков (1880—1959)

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА. ГЕНОФОНД

Вопросы

1. Что изучает популяционная генетика?
2. Что такое генофонд?
3. Почему генофонд популяции постоянно изменяется?
4. Какое значение имеет изучение изменения генофонда популяций?
5. Какие факты могут служить доказательством приспособительного (адаптивного) характера изменений генофонда?
6. Какие изменения генофонда позволяют делать вывод о происходящих в популяции эволюционных изменениях?

Задания

1. Подумайте, какие выводы о причинах различия в генетическом составе разных популяций человека можно сделать, учитывая тот факт, что люди с разными группами крови обладают разной восприимчивостью к некоторым болезням (малярии, диабету, астме и т. д.).
2. Изучив основной текст параграфа и познакомившись с дополнительным текстом, обсудите с одноклассниками, какие свойства живого, процессы и явления могут рассматриваться в качестве главных движущих сил эволюции с позиций современной биологической науки.

Дополнительные сведения

Значительный вклад в становление популяционной генетики внёс русский учёный С. С. Четвериков. Его работы послужили основой нового взгляда на движущие силы эволюции и позволили рассматривать мутационную изменчивость организмов в популяциях как материал для естественного отбора. Кроме того, проводя свои исследования, С. С. Четвериков обратил внимание на колебание её численности, которое он назвал *волнами жизни* или *популяционными волнами*. Конкретные причины их возникновения могут быть очень разнообразны, но в результате происходит случайное уничтожение части особей популяции. При этом генотипический состав популяции может непредсказуемо меняться: редкий до падения численности генотип может сделаться обычным и быть подхваченным естественным отбором, а может и вовсе исчезнуть.

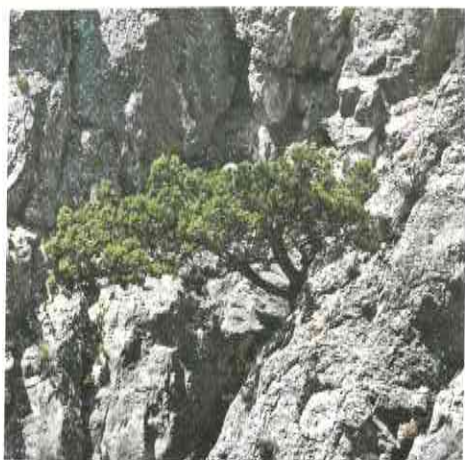
§ 39. Борьба за существование и естественный отбор

1. Что такое борьба за существование?
2. Что такое естественный отбор? Что понимают под искусственным отбором?
3. Каковы основные положения эволюционного учения Дарвина?

Борьба за существование. Несоответствие между численностью появляющихся в популяции особей и имеющимися в наличии жизненными ресурсами неизбежно приводит к *борьбе за существование*. Под этим выражением понимают не прямую схватку, а сложные и многообразные отношения организмов внутри одного вида, между разными видами и с неорганической природой. Наградой в такой борьбе являются жизнь и возможность её продолжения в череде последующих поколений. Победителями же оказываются обладатели таких свойств, которые делают их более приспособленными к данным условиям существования.

Формы борьбы за существование. Дарвин различал три формы борьбы за существование: внутривидовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными условиями неорганической природы (рис. 72). Наиболее напряжённая из них — *внутривидовая борьба*. Яркий пример внутривидовой борьбы — состязание между одновозрастными деревьями хвойного леса. Самые высокие деревья своими широко раскинутыми кронами перехватывают основную массу солнечных лучей, а их мощная корневая система поглощает из почвы растворённые в воде минеральные вещества в ущерб более слабым соседям. Внутривидовая борьба особенно обостряется при повышении плотности популяции, например при обилии птенцов у некоторых видов птиц (многие виды чаек, буревестники): более сильные выталкивают из гнёзд слабых, обрекая их на гибель от хищников или голода.

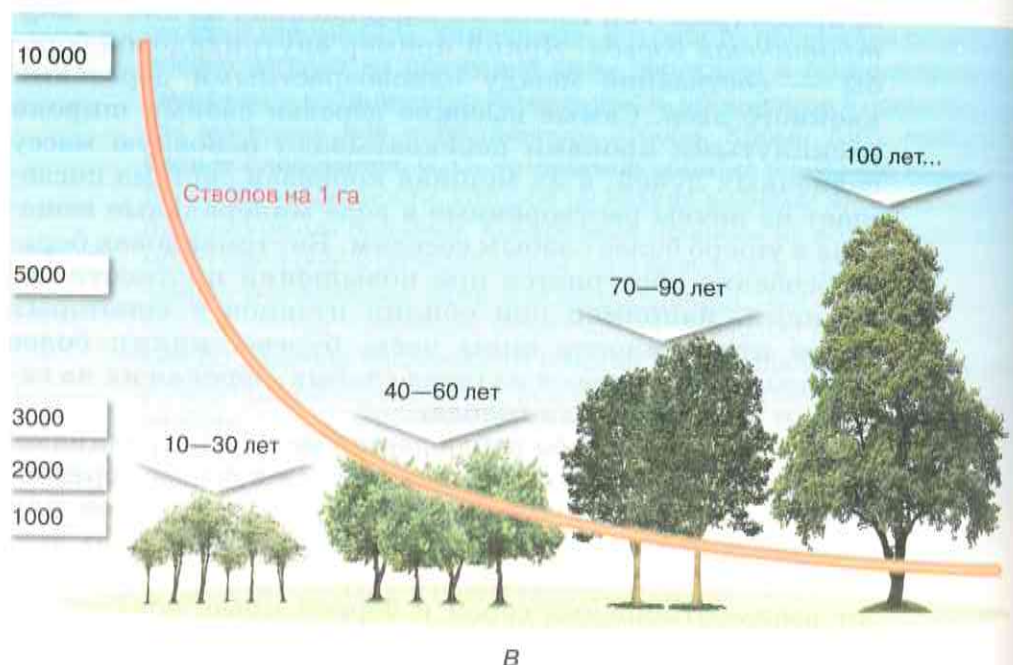
Межвидовая борьба наблюдается между популяциями разных видов. Она может проявляться в форме соревнования за одни и те же виды природных ресурсов или в форме одностороннего использования одного вида другим. Пример соревнования за сходные виды ресурсов дают взаимоотношения серой и чёрной крыс, борющихся за место в поселениях человека. Серая крыса, более сильная и агрессивная, со временем вытеснила чёрную, которая в настоящее время встречается лишь в лесных районах или в пустынях. В Австралии обыкновенная пчела, которую привезли из Европы, вытеснила маленькую туземную, не имеющую жала.



А



Б



В

Рис. 72. Формы борьбы за существование:

А — борьба с неблагоприятными условиями среды; Б — межвидовая борьба; В — внутривидовая борьба

Пример борьбы другого рода — взаимоотношения между хищником и жертвой: птицами и насекомыми, рыбами и мелкими рачками, львами и антилопами и т. д. Лишь в этих случаях борьба за существование выражается в непосредственной схватке: хищники грызутся из-за добычи или хищник сражается с жертвой. Наглядным результатом таких отношений являются согласованные эволюционные изменения как хищника, так и жертвы: у хищника появляются изощренные средства нападения — клыки, когти, быстрые движения, подстерегающее поведение; у жертв — не менее изощренные формы защиты: разнообразные шипы и панцири, маскировочная окраска, выставление охраны и другие виды приспособительного поведения.

Третья форма борьбы за существование — *борьба с неблагоприятными условиями среды* — также играет большую роль в эволюционных изменениях организмов. Особенности строения некоторых растений, например стлаников, растений-подушек, ясно указывают на жизнь в суровых условиях севера или высокогорий.

Абиотические факторы оказывают значительное влияние на эволюцию организмов не только сами по себе: их влияние может усиливать или ослаблять внутри- и межвидовые взаимоотношения. При недостатке территории, тепла или света внутривидовая борьба может обостряться или, наоборот, ослабевать при избытке необходимых для жизни ресурсов. В тёплые годы при обильном развитии зоопланктона окунь активно поедает рачков, парящих в толще воды; в холодные, малопродуктивные годы нехватка пищи заставляет рыб переходить на питание собственной молодью.

Естественный отбор. Следствием борьбы за существование является *естественный отбор*. Эти понятия неразрывно связаны. С другой стороны, естественный отбор происходит лишь тогда, когда особи в популяции различаются эффективностью размножения, т. е. способностью выжить и оставить после себя потомство. Таким образом, естественный отбор также тесно связан и с изменчивостью организмов.



Рис. 73. Арктический заяц

Естественный отбор влияет на состав популяции: «убирая» из неё менее приспособленные генотипы, он делает её более адаптированной к условиям внешней среды. При этом особи, обладающие передовыми свойствами, начинают оказывать всё большее и большее влияние на генетический состав следующих поколений — генофонд популяции в целом.

Так, чисто-белый цвет меха арктического зайца на фоне снега делает его почти незаметным для лисы, песца или другого хищника (рис. 73). Подобная окраска помогает зверьку выжить и размножиться. Аллели генов, контролирующих цвет меха и определяющих его белый цвет, повышают приспособленность популяции в целом, поэтому их доля в генофонде должна возрастать.

Важно понять, что естественный отбор не создаёт новых фенотипов или генотипов, он служит лишь механизмом отсева наименее приспособленных и выживания наиболее приспособленных в бесконечной борьбе за существование.

Формы естественного отбора. В случаях, когда естественный отбор направлен на поддержание уже существующих признаков (фенотипов), говорят о *стабилизирующем отборе*. Биологам известны хорошие подтверждения существования стабилизирующего отбора. Например, ок-

раска водяного ужа, живущего на островах некоторых озёр, делает его незаметным в зарослях растительности. Однако время от времени в результате мутаций появляются особи, имеющие другую окраску. Эта новая окраска наследуется. Тем не менее численность мутантов не растёт: их быстро уничтожают хищные птицы, хорошо различающие их на фоне водной растительности. Следовательно, им редко удаётся дожить до половой зрелости и оставить потомство.

Стабилизирующий отбор обычен там, где условия жизни остаются постоянными в течение длительного периода, например в северных широтах и на океанском дне. Здесь десятки и сотни миллионов лет не происходит никаких заметных изменений, а организмы уже достаточно хорошо приспособились к жизни в этой среде. Стабилизирующий отбор действует и в более изменчивых местах — на горных лугах, на безводных песчаных дюнах: здесь условия меняются быстрее, чем на дне океана, но тем не менее остаются постоянными достаточно длительное время по сравнению с продолжительностью жизни отдельных поколений.

Другая форма естественного отбора — *движущий отбор*. В противоположность стабилизирующему эта форма отбора способствует изменениям фенотипов. Действие движущего отбора может проявляться очень быстро в ответ на неожиданные и сильные изменения внешних условий. Классический пример — случай с одним из видов бабочек, берёзовой пяденицей.

В XVIII столетии английские коллекционеры бабочек очень редко находили тёмных представителей этого вида. Обычно берёзовые пяденицы имеют светлую окраску, что позволяет им хорошо маскироваться на стволах деревьев, густо покрытых лишайниками, где они обычно проводят время в светлое время суток. Птицы и другие охотники за бабочками с трудом различают светлых бабочек, когда они сидят на стволах деревьев. Темнокрылые бабочки — это особи с высоким содержанием пигмента меланина. Они не имеют естественной маскировки и по этой причине более уязвимы для птиц. В результате коллекционерам найти её было непросто.

Однако в середине XIX столетия в Англии происходила промышленная революция. Фабричные районы были сильно загрязнены продуктами горения угля с повышенным содержанием серы (сернистый газ). В результате лишайники на коре деревьев начали гибнуть. Кроме того, кора многих деревьев покрылась сажей, особенно вблизи фабрик и заводов. В результате именно в этих районах начала расти численность тёмных пядениц, тогда как численность светлых бабочек заметно сократилась (рис. 74). Учёные высказали предположение, что изменения в составе популяции пядениц есть не что иное, как следствие естественного отбора, связанного с изменениями в окружающей среде.

Другой пример связан с изменением под действием движущего отбора восприимчивости насекомых к действию инсектицидов (ядов). Отбор помог многим видам насекомых противостоять ядам. Например, у некоторых видов комаров имеется ген, кодирующий образование фермента, который блокирует действие малых доз яда.

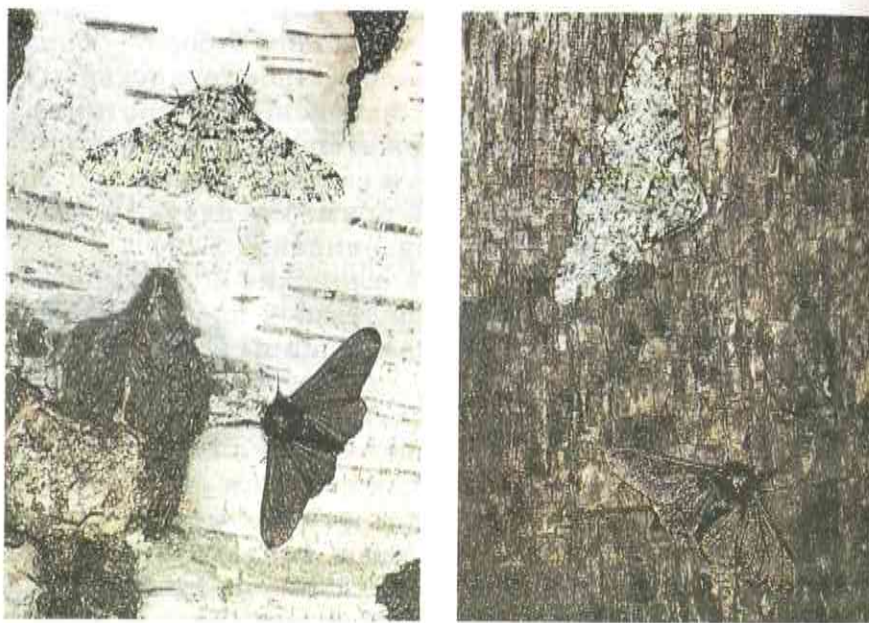


Рис. 74. Берёзовые пяденицы на стволах деревьев

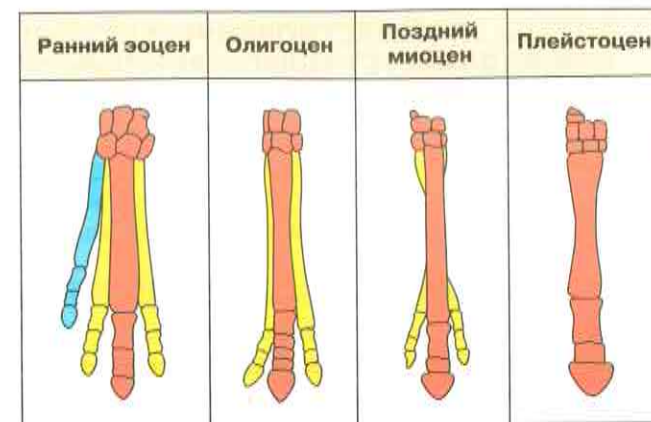


Рис. 75. Эволюция стопы лошади

Там, где используются инсектициды, большинство комаров погибает, выживают единицы, но способные вырабатывать соответствующий фермент с удвоенной скоростью. Они-то и дают начало новой популяции, особи которой практически невосприимчивы к яду.

Мы рассмотрели примеры, когда действие движущего отбора проявляется очень быстро — в течение всего нескольких десятилетий — в ответ на резкие изменения условий существования организмов. Однако в большинстве случаев процесс отбора идёт очень медленно. Столь же долго протекают и связанные с ним популяционные изменения. Таким образом, действие отбора может быть обнаружено лишь в форме постепенных и не всегда отчётливых изменений в процессе изучения ископаемых форм. Классический пример таких изменений даёт восстановленная картина эволюции стопы лошади (рис. 75).

Разные формы естественного отбора в процессе эволюции чередуются. Обычно эволюционные преобразования начинаются под действием движущего отбора в ответ на серьёзные изменения условий среды. В результате чего происходит появление новых подвидов, а затем и видов. Затем движущий отбор сменяется на стабилизирующий, и приобретённые особями вида изменения сохраняются — новый вид стабилизируется.

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ: ВНУТРИВИДОВАЯ, МЕЖВИДОВАЯ, С НЕБЛАГОПРИЯТНЫМИ УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР: СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ, ДВИЖУЩИЙ

Вопросы

1. Каковы основные причины возникновения борьбы за существование?
2. Какие формы борьбы за существование вам известны? Приведите соответствующие примеры.
3. В чём состоит действие естественного отбора?
4. Какие формы естественного отбора вам известны? В каких условиях они действуют? Приведите соответствующие примеры.
5. Можно ли получить экспериментальные подтверждения действия естественного отбора?

Задания

Изучив основной текст параграфа и познакомившись с дополнительным текстом, разработайте и проведите под руководством учителя биологические эксперименты по изучению действия отбора (естественного или искусственного). Результаты работы вы можете представить в виде учебно-исследовательского проекта.

Дополнительные сведения

Искусственный отбор. В своей работе «Изменение домашних животных и культурных растений» Ч. Дарвин отмечал, что различия между разными породами одного и того же вида одомашненных животных порой даже более значительны, чем между разными видами диких животных. Например, разные формы голубей (как, впрочем, и других животных, например собак) при разведении могут отбираться человеком по некоторым определённым признакам. Если селекционер заинтересован в сохранении и увеличении числа особей с длинными крыльями, то он отбирает таких птиц и поддерживает условия, способствующие их выживанию и размножению. Это отбор человека — *искусственный отбор*. Однако требования человека и условия природной среды, в которой нужно выжить, неравнозначны. Свойства, полезные с точки зрения

человека, могут оказаться бесполезными и даже вредными в борьбе за жизнь, происходящей в дикой природе. В природе действует другой вид отбора — естественный. Его требования сводятся лишь к одному — способности выжить.

§ 40. Видообразование

1. Дайте определение понятия «вид».
2. Какие критерии вида вам известны?

Понятие о микроэволюции. Эволюционные изменения, протекающие на популяционно-видовом уровне организации живого, называют *микроэволюцией*. Важнейшей формой проявления таких изменений является *видообразование*, которое происходит в тех случаях, когда биологический вид расщепляется на два или более новых вида. Именно этот процесс обеспечивает огромное разнообразие живых организмов в природе.

Изоляция. Ключевым фактором видообразования является *изоляция*, т. е. генетическое разобщение популяций, существующих в пределах ареала исходного вида. Важней-



А



Б

Рис. 76. Представители семейства Розоцветные: А — роза; Б — вишня

шим изолирующим механизмом, который обеспечивает точный критерий для определения принадлежности данных организмов к одному виду, является *репродуктивная изоляция*. Особи одного вида могут скрещиваться друг с другом, но никогда — с организмами другого вида. Например, роза и вишня — оба вида из семейства розоцветных — никогда не скрещиваются (рис. 76).

Разумеется, в природе или в условиях, искусственно созданных человеком, встречаются случаи межвидовой гибридизации. Однако далее срабатывают изолирующие механизмы, которые препятствуют развитию организма из зиготы, образовавшейся в результате слияния гамет самца и самки разных видов. Гибриды, возникшие таким образом, обычно быстро погибают или остаются бесплодными. Например, мул — гибрид лошади и осла — стерилен, он не может произвести потомство из-за того, что при его наборе хромосом невозможен мейоз. Бесплодны гибриды зайца-беляка и зайца-русака, куницы и соболя, тигра и льва (рис. 77).

Географическое видообразование. Новый вид может появиться вследствие расчленения ареала популяции или груп-



А



Б

Рис. 77. Межвидовые гибриды: А — лигр; Б — зеброид

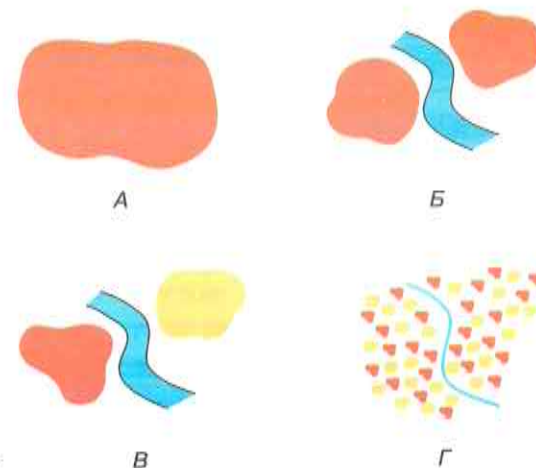


Рис. 78. Схема географического видообразования: А — единая исходная популяция; Б — географический барьер приводит к возникновению двух популяций; В — две популяции становятся генетически различными; Г — репродуктивная изоляция сохраняется после исчезновения барьера

пы популяций барьерами естественной, а в некоторых случаях искусственной (антропогенной) природы. Этот процесс может происходить на границе области распространения исходного вида, где условия жизни несколько отличаются от обычных и где активно протекают процессы естественного отбора. Такое видообразование, связанное с пространственной разобщённостью популяций, обычно называют *географическим*. Схематически процесс географического видообразования представлен на рисунке 78.

Предположим, что популяцию некоторого вида разделяет барьер. Это может быть физическая или географическая преграда — река, канал, карьер и т. д. Наличие барьера препятствует свободному скрещиванию особей, а значит — генному обмену. В результате естественного отбора в популяциях накапливается всё больше и больше генетических различий. Со временем эти различия становятся столь значительными, что включаются те или иные механизмы репродуктивной изоляции.

Географическое видообразование происходит медленно, для его завершения в популяциях должны смениться сотни тысяч поколений. Эта форма видообразования предполагает, что физически разделённые популяции расходятся генетически; со временем они становятся

полностью изолированными и отличными друг от друга вследствие естественного отбора.

Экологическое видообразование связано с расхождением групп особей одного вида, обитающих на одном ареале в результате различных форм экологической изоляции. Например, у некоторых видов осетровых одни популяции нерестятся весной, другие — осенью. Экологические расы рыб могут быть репродуктивно изолированы не только временем, но и местом нереста. Форель, живущая в озёрах, обычно чётко дефференцируется на две экологические формы: крупные проходные нерестятся в речках, а мелкие — непосредственно в озере.

Примером такого процесса может быть возникновение разных видов ландыша от исходного вида, обитавшего миллионы лет назад в широколиственных лесах Европы. Наступление ледника разорвало единый ареал ландыша на несколько частей. Он сохранился на лесных территориях, избежавших оледенения: на Дальнем Востоке, юге Европы, в Закавказье. Когда ледник отступил, ландыш вновь распространился по Европе, образовав новый вид — более крупное растение с широким венчиком, а на Дальнем Востоке — вид с красными черешками и восковым налётом на листьях.

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ. ИЗОЛЯЦИЯ. РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ. ВИДООБРАЗОВАНИЕ. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Вопросы

1. Что понимают под микроэволюцией?
2. Почему изоляцию считают ключевым фактором видообразования?
3. Какое значение имеет репродуктивная изоляция для процессов микроэволюции?
4. Почему гибриды различных видов организмов обычно не способны к воспроизведению потомства (стерильны)? Приведите примеры известных вам межвидовых гибридов.

Задания

1. Используя рисунок 78, охарактеризуйте основные этапы географического видообразования.
2. Изучив основной текст параграфа и ознакомившись с дополнительным текстом, сделайте предположение о том, какие ещё формы видообразования могут иметь место в природе. На каких изолирующих механизмах они могут быть основаны?

Дополнительные сведения

Ч. Дарвин обнаружил, что различия между популяциями одного вида проявляются в форме адаптаций к различным условиям жизни. В свете современных знаний это означает, что у особей в популяциях формируются некоторые генетически закреплённые свойства, отличающие их друг от друга и обеспечивающие наилучшую приспособленность организмов к условиям той или иной местности. Вот пример. Популяции атлантической сельди в разных районах океана размножаются в разное время года. Необходимым условием выживания молоди сельди является совпадение в сроках вылупления из икры личинок и развития мелкого фитопланктона — их основной пищи. В зависимости от широты местности пик развития фитопланктона происходит весной, летом, осенью или зимой. Соответственно различают весенне-, летне-, осенне- и зимненерестящихся сельдей, популяции которых живут обособленно, имеют небольшие внешние различия, но относятся к одному виду и могут скрещиваться, давая плодовитое потомство.

§ 41. Макроэволюция

1. В каком направлении происходит эволюция растений и животных?
2. Что такое таксономические группы? Какие таксоны вы знаете?

Понятие о макроэволюции. Обычно слово «эволюция» вызывает в воображении образы динозавров, мамонтов, вмёрзших в глыбы льда, и другие подобные картины. Эти следы древних форм жизни, давно вымерших и сохранившихся

лишь в виде ископаемых останков, в совокупности дают нам некоторое представление об отдельных фрагментах эволюционной истории. Говоря об эволюции с этих позиций, мы обычно подразумеваем изменения состава жизненных форм на Земле в течение очень длительных промежутков времени, когда старые формы сменили новые. Этот процесс называется *макроэволюцией*. Под макроэволюцией также понимают процесс образования из видов новых родов, из родов — новых семейств и т. д. в восходящем порядке.

Принципиальных различий между процессами образования новых видов, т. е. микроэволюцией, и процессами формирования более высоких таксономических групп не существует. В макроэволюции действуют те же процессы: образование фенотипических изменений, борьба за существование, естественный отбор, вымирание наименее приспособленных форм.

Результатом макроэволюционных процессов становятся существенные изменения внешнего строения и физиологии организмов — такие, например, как формирование замкнутой системы кровообращения у животных или появление устьиц и эпителиальных клеток у растений. К фундаментальным эволюционным приобретениям такого рода относится образование соцветий или превращение передних конечностей рептилий в крылья и ряд других.

Направления макроэволюции. Проблему главных направлений эволюции сформулировал в 20-х гг. XX в. А. Н. Северцов, российский биолог, основоположник эволюционной морфологии животных (рис. 79). В дальнейшем его идеи были развиты другими биологами-эволюционистами. Остановимся на двух главных направлениях макроэволюции.

Как вам уже известно из предыдущих разделов биологии, развитие живой природы шло от низших форм к высшим, от простого к сложному и имело прогрессивный характер. *Биологический прогресс* — успешное эволюционное развитие систематической группы, связанное с увеличением числа входящих в неё видов, подвидов и других таксонов, расширение ареала, повышение численности особей и т. д. Наряду с этим происходит

приспособление видов к конкретным условиям жизни, осуществляется их специализация. Результатом макроэволюционных процессов становятся существенные изменения внешнего строения и физиологии организмов. В настоящее время в состоянии биологического прогресса находятся цветковые растения, насекомые, брюхоногие моллюски, костные рыбы, птицы и плацентарные млекопитающие.

В природе, однако, наблюдается и *биологический регресс*. Он характеризуется чертами, противоположными биологическому прогрессу: сужением ареала, уменьшением числа видов, популяций, численности особей. В итоге он часто ведёт к вымиранию видов. Например, из многочисленных ветвей древнейших земноводных остались только те, которые привели к образованию современных классов земноводных и пресмыкающихся, в то время как некогда процветавшие динозавры практически полностью вымерли. В настоящее время в состоянии регресса находятся почти все реликтовые группы организмов — древовидные папоротники, двоякодышащие рыбы, яйцекладущие млекопитающие и др.



Рис. 79. Алексей Николаевич Северцов (1866—1936)

Пути достижения биологического прогресса. В процессе макроэволюционных изменений биологический прогресс может быть достигнут группой организмов несколькими путями, имеющими различный масштаб и характер. Выделяют три основных пути.

1. *Ароморфоз* (от греч. *aiomorphosis* — поднимаю форму) — крупное, принципиально новое, существенное макроэволюционное изменение, повышающее общий уровень организации группы организмов, вследствие чего жизнедеятельность организмов усиливается. Ароморфозы не носят приспособительного значения, но дают

значительные преимущества в борьбе за существование, например, делают возможным переход в новую среду обитания. К ароморфозам у животных можно отнести появление живорождения, способности к поддержанию постоянной температуры тела, возникновение замкнутой системы кровообращения, а у растений — появление цветка, сосудистой системы, способности к поддержанию и регулированию газообмена в листьях.

2. *Идиоадаптация* (от греч. *idios* — своеобразный и лат. *adaptatio* — приспособление) — это прогрессивные, но мелкие эволюционные изменения, которые повышают приспособленность организмов к условиям среды обитания. Идиоадаптация не сопровождается изменением основных черт организации, общим подъёмом её уровня и повышением интенсивности жизнедеятельности организма. Примером идиоадаптаций является защитная окраска животных или приспособления некоторых рыб (камбала, сом) к жизни у дна — уплощение тела, окраска под цвет грунта, развитие усиков и пр. Другой пример — приспособления к полёту у некоторых видов млекопитающих (летучие мыши, белки-летяги).

Примеры идиоадаптации у растений — многообразные приспособления к перекрёстному опылению цветка насекомыми или ветром, приспособления к рассеиванию семян (рис. 80). Идиоадаптации приводят к возникновению низших таксономических групп (виды, роды, семейства).

3. *Дегенерация* (от лат. *degenero* — вырождение) ведёт к упрощению организации, утрате ряда систем и органов и часто связана с переходом к паразитическому образу жизни. Упрощение организации паразита затрагивает прежде всего системы, необходимые для жизни в открытой среде, но лишние внутри хозяина, — органы ориентации, пищеварения, движения и т. п.

При общем упрощении организации у паразитов возникают специфические приспособления (часто весьма изощрённые) к условиям жизни внутри хозяина. У паразитических червей появляются присоски, крючки, получают значительное развитие органы размножения.

Пути эволюции крупных систематических групп (например, типов и классов) очень сложны. Нередко в развитии этих групп происходит смена эволюционных линий.

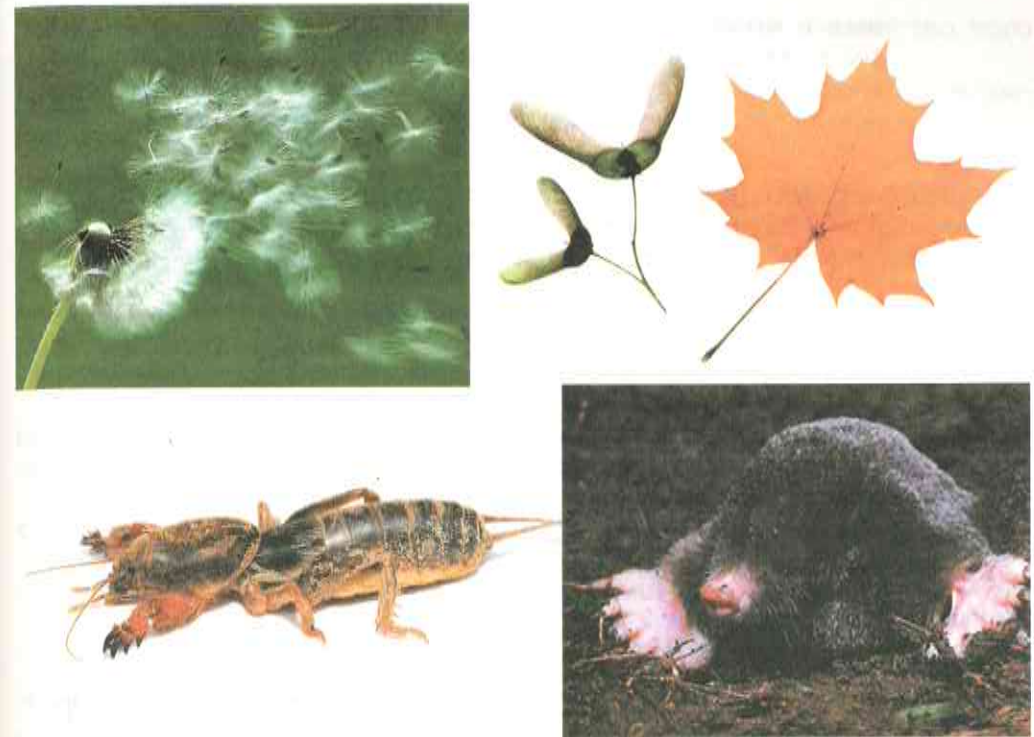


Рис. 80. Идиоадаптации

Ароморфозы случаются гораздо реже по сравнению с идиоадаптациями и знаменуют, как правило, новый этап развития органического мира. За каждым ароморфозом следует множество идиоадаптаций, которые обеспечивают более полное использование всех ресурсов среды и освоение новых местообитаний. У животных, например, крупным ароморфозом при переходе на сушу явилось развитие внутреннего оплодотворения, а также ряд приспособлений к развитию зародыша в яйце на суше (вспомните особенности размножения земноводных, пресмыкающихся).

Птицы и млекопитающие заняли господствующее положение среди наземных животных. Постоянная температура тела позволила им выжить в условиях оледене-

ния и проникнуть далеко в холодные страны. Успешному развитию этих групп способствовали и ароморфозы, и идиоадаптации, которые позволили млекопитающим освоить наземную, а птицам — воздушную среду.

**МАКРОЭВОЛЮЦИЯ. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ:
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС, БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС.
АРОМОРФОЗ. ИДИОАДАПТАЦИЯ. ДЕГЕНЕРАЦИЯ**

Вопросы

1. Что понимают под макроэволюцией?
2. Какие выделяют главные направления эволюции? Приведите примеры групп организмов, эволюционное развитие которых идёт по названным вами направлениям.
3. Каковы основные пути достижения биологического прогресса? Приведите соответствующие примеры.

Задания

1. Объясните, что общего и в чём состоит различие между макро- и микроэволюцией.
2. Подумайте, какой характер носят изменения, происходящие с организмами при различных направлениях биологического прогресса.
3. Обсудите с одноклассниками вопрос о том, какие направления биологического прогресса сопровождали эволюцию человека вплоть до появления человека разумного.
4. Подготовьте сообщения и/или мультимедийные презентации о доказательствах эволюции.

Для работы используйте <http://www.megabook.ru>
<http://evolution2.narod.ru>

Краткое содержание главы

Английский натуралист Джон Рей был первым, кто попытался определить критерии, или признаки, по которым можно судить о принадлежности организма к данному виду. Все особи одного вида, считал Рей, могут сво-

бодно скрещиваться в природе и давать потомство того же вида.

Карл Линней, создавший научную систематику, определял виды как целостные группы организмов, отличные от других жизненных форм по признакам строения.

Критериями вида называют характерные признаки и свойства, по которым одни виды отличаются от других. Существуют морфологический, физиологический, экологический, географический, генетический, исторический и другие критерии.

В природе виды распространены не равномерно, а отдельными группами — популяциями. Популяции — самовозобновляющиеся группы организмов, сохраняющие устойчивость во времени и пространстве. Они обладают собственными свойствами, которые присущи только группе особей в целом. Виды объединяются в роды, роды — в семейства, семейства — в отряды, отряды — в классы, классы — в типы, типы — в царства. Каждая из таксономических категорий отражает сходство всё более и более общих характеристик организмов.

Эволюционная идея состоит в утверждении того, что живые существа с течением времени постепенно изменяются. Заслуга Дарвина заключается в том, что он раскрыл главные движущие силы эволюции. Дарвин увидел разительную изменчивость жизненных форм и сделал вывод, что изменения организмов от популяции к популяции соответствуют изменениям условий их обитания.

Наличие передовых свойств позволяет организмам оказываться победителями в борьбе за существование. Выживая, они имеют преимущество в передаче этих передовых свойств своему потомству. Дарвин назвал этот процесс естественным отбором.

Естественный отбор уничтожает менее приспособленные генотипы, следствием чего является увеличение популяционной адаптации к условиям среды. Иногда проявления естественного отбора направлены на то, чтобы поддерживать уже существующие фенотипы. Это стабилизирующий отбор; он обычен там, где условия жизни остаются постоянными в течение длительного периода. Движущий отбор, в противоположность стабилизирующему, способствует изменениям фенотипов. Действие

его может проявляться очень быстро в ответ на неожиданные и сильные изменения внешних условий.

Установлено множество изолирующих механизмов, которые могут приводить к ограничениям генного обмена. Благодаря им происходит образование новых видов — видообразование.

Обычно новый вид может возникнуть вследствие расчленения ареала популяции барьерами. Этот процесс может происходить также на периферии ареала исходного вида, где условия жизни отличаются от обычных и где активизируются процессы естественного отбора. Это географическое видообразование.

Нет принципиальных различий между процессами образования новых видов (микроэволюцией) и процессами формирования более высоких таксономических групп (макроэволюцией). В макроэволюции действуют те же процессы: возникновение фенотипических изменений, борьба за существование, естественный отбор, вымирание наименее приспособленных форм.

Результатом макроэволюционных процессов становятся существенные изменения внешнего строения и физиологии организмов. Учёные выделяют следующие характерные направления эволюционных изменений: биологический прогресс и биологический регресс. Основные пути достижения биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптация и дегенерация.



Глава 5

Экосистемный уровень

Популяции не живут изолированно. Они взаимодействуют с популяциями других видов, образуя вместе с ними целостные системы ещё более высокого уровня организации — биотические сообщества, экосистемы. Эти образования развиваются по своим законам. Изучая экосистемный уровень организации живого, рассматривают взаимоотношения организма и среды, условия, определяющие продуктивность экосистем, их устойчивость, а также влияние на них деятельности человека.

Из этой главы вы узнаете

- о составе и основных свойствах экосистем;
- о том, как происходит перенос энергии в сообществах;
- о закономерностях продуцирования биологического вещества;
- о направлениях и темпах изменений природных экосистем.