

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

А.Б. Савинов

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебно-методическое пособие

Рекомендовано методической комиссией биологического факультета
для студентов ННГУ, обучающихся по направлениям 020200 «Биология» и
022000 «Экология и природопользование»

Нижний Новгород
2012

УДК 575
ББК Е 071.3
С 13

С 13 Савинов А.Б. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ: Учебно-методическое пособие
– Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет. – 2012. – 53 с.

Рецензенты: д.б.н., профессор **А.И. Дмитриев**
к.б.н., доцент **А.А. Лебединский**

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов дневного и вечернего отделения биологического факультета, обучающихся по направлениям 020200 «Биология», 022000 «Экология и природопользование», 020207 «Биофизика». Пособие разработано в соответствии с программой курса «Теория эволюции», включает теоретические пояснения, методические рекомендации для самостоятельного изучения литературы по эволюционной биологии, перечень вопросов, предлагаемых к обсуждению на семинарских занятиях по основным разделам курса, а также списки рекомендуемой литературы.

Ответственный за выпуск:
Председатель методической комиссии биологического факультета ННГУ
д.п.н., профессор **Швец И.М.**

УДК 575
ББК Е 071.3

© Нижегородский государственный
университет им. Н.И. Лобачевского, 2012

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Занятие 1. Тема: Методология познания биологической эволюции	5
Занятие 2. Тема: Проблема происхождения жизни	8
Занятие 3. Тема: Элементарные эволюционные единицы	12
Занятие 4. Тема: Движущие силы и элементарные факторы филогенеза ...	17
Занятие 5. Тема: Онтогенез и филогенез	19
Занятие 6. Тема: Проблема направленности и направлений филогенеза ...	23
Занятие 7. Тема: Филогенез органов и функций	25
Занятие 8. Тема: Правила и темпы эволюции филогенетических групп	28
Занятие 9. Тема: Эволюция биосистем видового ранга	29
Занятие 10. Тема: Антропогенез	34
Занятие 11. Тема: Проблемы эволюции экосистем	36
Занятие 12. Тема: Значение эволюционного учения	38

ВВЕДЕНИЕ

Эволюционная идея стоит в ряду фундаментальных оснований культуры, эта идея во многом определила характер развития человеческой цивилизации, привела к формированию концепции глобального (универсального) эволюционизма, т.е. концепции о последовательном и необратимом изменении во времени и пространстве всех тел, явлений и процессов Вселенной. В соответствии с этой концепцией имеются естественные механизмы и закономерности исторического развития абиотических, биологических, социальных систем, их коэволюционных изменений, познание которых необходимо для формирования долгосрочных, оптимальных взаимоотношений общества и природы, что является стратегическим условием прогрессивного развития человеческой цивилизации.

Одной из составляющих эволюционизма является эволюционная теория, которая имеет особое значение для биологии в целом. По мнению известного эволюциониста Ф.Г.Добржанского, ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции. Во-первых, только эволюционный подход позволяет глубоко понять, обобщить и сопоставить данные разных специальных биологических дисциплин. Во-вторых, без эволюционного подхода невозможно сознательное планирование и прогнозирование результатов антропогенной деятельности в масштабах биосферы. В-третьих, как показывает вся история формирования эволюционной идеи, сфокусированность ее непосредственно на Человеке помогает выработать и обосновать критерии исследования, наиболее адекватные с точки зрения познания его биосоциальной сущности: человек, со всеми присущими ему особенностями уже не может изучаться только как некий застывший результат многовекового эволюционного процесса, как вершина, определяющая всю его направленность.

Однако нынешнее состояние эволюционизма в нашей стране неоднозначно в силу ряда объективных причин. Сейчас в условиях полной свободы убеждений и научного творчества чрезвычайно обострились противоречия во взглядах на многие вопросы эволюционной теории. Эти вопросы накапливались десятилетиями, но до 1991 года не могли объективно рассматриваться и решаться российскими учеными, прежде всего вследствие господства односторонних эволюционно-биологических концепций. На этапе развития постнеклассического естествознания явно обозначилась необходимость новых парадигм. Например, как было показано автором, это касается формирования симбиотического подхода к исследованию организации, функционирования и эволюции биосистем организменного и популяционно-видового уровня. В соответствии с симбиотическим подходом земную жизнь в царствах эукариот, *реально представляют* не «стерильные» (т.е. лишённые симбионтов – мутуалистов, паразитов, комменсалов) «особи» (организмы), а аутоценозы (симбиотические системы «хозяин-симбионты»), не «популяции», а демоценозы – системы аутоценозов, не «виды», а специоценозы – системы демоценозов. В демоценозе

происходит естественный отбор аутоценозов, а не отдельных особей. Демоценоз, а не популяция реально является элементарной эволюционной единицей.

В предлагаемом учебно-методическом пособии для рассмотрения на семинарских занятиях студентам предложены различные эволюционные концепции, развиваемые современными отечественными и зарубежными исследователями. Пособие поможет студентам в изучении эволюционных концепций на семинарских занятиях. Для этого учебные вопросы семинаров предварены краткими теоретическими пояснениями и по каждой теме занятия имеются списки рекомендуемых литературных источников, как правило, снабженных ссылками на соответствующие электронные интернет-версии. При подготовке к обсуждению выбранных вопросов, студенты должны ознакомиться с изложением этих вопросов в учебниках, прочитать пояснения к темам занятий в данном пособии и использовать рекомендуемую научную литературу.

Занятие 1

Тема: МЕТОДОЛОГИЯ ПОЗНАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ. СПЕКТР ЭВОЛЮЦИОННЫХ КОНЦЕПЦИЙ

Биологическая эволюция (от лат. *evolutio* – развертывание, развитие) – это необратимое, в известной степени направленное историческое развитие биосистем различных уровней организации живой природы, которое, в частности, сопровождается генетическими и фенотипическими изменениями на популяционном уровне, формированием адаптаций, появлением и вымиранием видов, преобразованиями экосистем и биосферы.

Во все времена людей интересовали причины развития живой природы. Первоначально это проявлялось в мифологии, затем в религиях, что выразилось в *креационизме* (от лат. *creatio* – творение), т.е. в представлениях о божественном сотворении окружающего нас мира, Земли и жизни на ней. Наряду с такими представлениями формировались и материалистические концепции. Подробнее эти вопросы рассмотрены в различных литературных источниках по эволюционной биологии (Яблоков, Юсуфов, 2006; Чайковский, 2006, 2008; Савинов, 2009, 2012).

Познание исторического развития живой природы предполагает использование для этого методологических приемов и методов исследования. *Методология* представляет собой систему принципов и методов научного познания явлений окружающего мира, подходов к их рассмотрению и объяснению, философских оснований. В результате научных исследований формируются *теории*, дающие представление об исследуемых объектах и явлениях.

Научная теория, во-первых, есть система обобщенных достоверных знаний о материальных объектах и явлениях окружающего нас мира. Эта система включает: 1) *философские основания* (соответствующую *логику*) и *методологию* формирования понятий и оперирования ими; 2) *аксиомы* (исходные логические принципы), *постулаты* (исходные специально-научные принципы), дающие возможность описывать предмет исследования как внутренне расчлененную систему; 3) *фактологическую основу* (эмпирически и экспериментально установленные данные); 4) совокупность явных и неявных *следствий*. Во-вторых, теория описывает и объясняет характеристики данной совокупности объектов, а также позволяет предсказывать свойства аналогичных объектов и выявлять *законы* и *закономерности* их изменений. Формирование теории является целью фундаментальной науки. На основе теорий формируются прикладные, практические направления науки, позволяющие человеку решать все насущные задачи развития цивилизации.

Историческое развитие биосистем различных уровней организации и основные признаки этого развития – *предмет* теории эволюции. *Главная цель* теории эволюции – познание *причин, механизмов, законов и закономерностей эволюции биосистем для управления этим процессом*. Наряду с этими задачами теории эволюции являются также *описание, объяснение и прогнозирование эволюции биосистем*.

Причины биоэволюции, или эволюционные факторы – это любые явления, вызывающие случайные и закономерные необратимые изменения биосистем, а *механизмы биоэволюции* – способы действия и взаимодействия этих факторов.

Множество различных мировоззренческих позиций и методологий в среде биологов-эволюционистов обуславливает значительное количество эволюционных теорий, часто утверждающих альтернативные причины исторического развития живой природы. Признается и преувеличивается роль одних и одновременно отрицается реальность других эволюционных факторов. Это не только создает сложности исследований эволюции и практического использования их результатов, но и затрудняет процесс образования. Представляется, что разрешить эти проблемы можно только путем анализа разных эволюционных теорий, выявления в них рациональных элементов, их диалектического синтеза и формирования на этой основе общей, интегративной теории эволюции (Савинов, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011).

Среди всех эволюционных концепций в настоящее время только синтетическая теория эволюции (СТЭ) является наиболее разработанной и общепризнанной (используемой) в различных областях естествознания, в том числе в биологии, несмотря на очевидные недостатки указанной теории. Поэтому представляется необходимым указать основные положения (постулаты) СТЭ:

1. Направление эволюции определяется её движущими силами: борьбой за существование и естественным отбором.

2. Борьба за существование – это метафорическое выражение для обозначения всего многообразия отношений между организмами и средой их обитания. Этот термин отражает зависимость одного существа от другого, а также успех особи в оставлении после себя потомства.

3. Естественный отбор – это совокупность биологических процессов, в результате которых наблюдаются дифференциальная смертность и дифференциальный успех в размножении.

4. Объектом действия естественного отбора является фенотип особи на всех стадиях онтогенеза.

5. Естественный отбор идет по фенотипам, однако фенотип особи в известной мере определяется её генотипом. Поэтому в результате отбора происходит косвенный отбор и дифференциальное воспроизведение генотипов.

6. Первичная изменчивость в популяциях появляется за счет действия элементарных эволюционных факторов, к которым относятся: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и другие.

7. Элементарные эволюционные процессы включают движущие силы эволюции (борьбу за существование и естественный отбор) и элементарные эволюционные факторы.

8. Элементарным эволюционным материалом являются мутации.

9. Элементарной единицей эволюции является популяция. В ходе эволюции повышается средняя приспособленность особей в популяциях.

10. Элементарное адаптационное явление – это появление генетически обусловленного признака, повышающего приспособленность популяции.

11. Элементарное эволюционное явление – это устойчивое изменение генетической структуры популяции (например, изменение частоты аллеля).

12. Эволюция протекает в конкретных естественно-географических условиях; биогеоценоз (экосистема) – это арена первичных эволюционных преобразований.

13. Биологическая эволюция представляет собой необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.

В рамках учебного занятия наряду с СТЭ рекомендуется рассмотреть и другие эволюционные теории, их методологические и философские основания.

Основные учебные вопросы:

1. Понятия «историческое развитие», «эволюция», «глобальный (универсальный эволюционизм)». Основные черты биологической эволюции.

2. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка.
3. Эволюционная теория Ч. Дарвина.
4. Концепция номогенеза Л.С. Берга и её современные интерпретации (в работах С.В.Мейена, Ю.В. Чайковского)
5. Синтетическая теория эволюции (неодарвинизм).
6. Экосистемная теория эволюции В.А. Красилова.
7. Эпигенетическая теория эволюции М.А. Шишкина.
8. Новая теория эволюции В.В. Петрашова.
9. Основы интегративной (симбиотической) теории развития жизни (А.Б.Савинов).

ЛИТЕРАТУРА

1. Берг Л.С. Труды по теории эволюции. – Л.: Наука, 1977. – 387 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/berg1922.djvu>
2. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: КМК, 2004. – 432 с.
3. Голубовский М.Д. Неканонические наследственные изменения // Природа. – 2001. – № 9. – С. 3–9. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://vivovoco.rsl.ru/VV/JOURNAL/NATURE/08_01/GOLUB.HTM
4. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. – Саратов: Научная книга, 2002. – 160с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/grodnitsky2002.pdf>
5. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М.: Academia, 2001. – 432 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/iordansky/evzhcont.htm>
6. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 140 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/kr.htm>
7. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 404 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/paperlist.htm#textbook>
8. Петрашов В. В. Глаза и мозг эволюции. Новая теория эволюции организмов. – М.: Прометей, 2006. – 458 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://vasilisa1210.narod.ru/1.html>
9. Поздняков А.А. Критика эпигенетической теории эволюции // Журнал общей биологии. –2009. – № 5. – С. 383–395.
10. Савинов А. Б. Развитие интегративной (симбиотической) теории эволюции // XXIII Любимцевские чтения. – Ульяновск: УлГПУ, 2009. – С. 113–124. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/43/>
11. Савинов А. Б. Диалектический эволюционизм в теории развития жизни // XXIV Любимцевские чтения. – Ульяновск: УлГПУ, 2010. – С. 179–189. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/37/>

12. Савинов А. Б. Материалистический эволюционизм и религия: вечная проблема сосуществования // Эволюция: космическая, биологическая, социальная. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2009. – С. 129–153. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/47/>
13. Савинов А. Б. Современное состояние эволюционизма в России (спустя 150 лет после выхода книги Ч. Дарвина «Происхождение видов») // Идея эволюции в биологии и культуре. – М.: Канон+, 2011. – С. 61–83. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/58/>
14. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. – 2011. – № 3. – С. 163–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/59/>
15. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 281–298.
16. Савинов А.Б. Метаморфозы эволюционной идеи в России (на фоне проблем естествознания, философии и социума) // XXVI Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. – Ульяновск: УлГПУ, 2012. – С. 34–42. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.lawinrussia.ru/node/98655>
17. Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. Что, если Ламарк прав? Иммунология и эволюция. – М.: Мир, 2002. – 235 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/lamarck.htm>
18. Чайковский Ю. В. Эволюция. – М.: ИИЕТ РАН, 2003. – 472 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/chaikovsky2003.pdf>
19. Чайковский Ю. В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. – 712 с. [Электронный ресурс]: <http://www.evolbiol.ru/paperlist.htm#filosof>
20. Чайковский Ю. В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. – М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. – 726 с.
21. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. – М.: Недра, 1988. Т.2. – С.142–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/shishkin.htm>
22. Шишкин М.А. Два альтернативных подхода к пониманию эволюционного процесса. // XI Международное совещание по филогении растений. – М.: Изд-во Центра охраны дик. природы, 2003. – С. 112–114. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/shishkin01.htm>
23. Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. – 2006. – Т. 37. – № 3. – С. 179–198. [Электронный ресурс]: <http://www.evolbiol.ru/shishkin.pdf>

24. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 2

Тема: ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ

Происхождение жизни на Земле – проблема чрезвычайной естественно-научной и философской важности, она занимает человечество уже много веков. Наибольшей известностью и признанием многих ученых пользуется теория академика А. И. Опарина (1968), выдвинутая им более 80 лет назад, согласно которой жизнь на Земле появилась как результат закономерной эволюции материи. В последние годы стали возможны уже экспериментальные подтверждения основ этой теории – модельные опыты по абиогенному синтезу простейших органических соединений. Альтернативная гипотеза направленной панспермии Ф. Крика и Л. Оргела (1974) выглядит на этом фоне, может быть, несколько фантастической. Ее нельзя ни подтвердить, ни экспериментально опровергнуть. Однако знакомство с ней небесполезно, ибо в ней отражается своеобразный путь мысли людей, ищущих ответы на самые сложные вопросы нашего существования.

Возникновение и эволюция биополимеров и их систем. Существуют разные представления об этом. Например, согласно классической концепции А.И. Опарина (1968), биополимеры возникали вследствие полимеризации органических мономеров, а затем интегрировались в коацерватные капли. В последних биополимеры (полипептиды, полинуклеотиды и др.) эволюционировали, подвергаясь естественному отбору, формировали комплексы, позволявшие осуществлять коацерватам усложняющийся обмен веществ с окружающим «первичным бульоном». Так постепенно возникала клеточная организация жизни.

По мнению В.А. Ратнера (2002), непосредственно в процессе возникновения и расширения ранней Вселенной сложные формы материи, очевидно, были невозможны и относительно простые объекты реального мира свойствами управления не обладали: для формирования систем управления нужны определенные особенности составляющих их компонентов и минимальная сложность организации. Поэтому, полагает В.А. Ратнер, системы управления могли возникнуть только в процессе эволюции природы. Как он считает, наиболее ранними системами управления явились молекулярно-генетические системы управления (МГСУ), составившие основу биологической организации. Базисными компонентами МГСУ явились кодирующие биополимеры – ДНК, РНК, белки, обладающие фундаментальным свойством: их функции определяются порядком входящих в них мономеров.

Таким образом, МГСУ стали наиболее ранними по происхождению системами управления в природе: их появление ознаменовало возникновение земной жизни (протоклеток) примерно 3,5–4 млрд лет назад (Ратнер, 2002). Принципиально важным является утверждение В.А. Ратнера (2002) о том, что появление МГСУ и их виртуального мира произошло самопроизвольно, без внешнего «архитектора и строителя».

В 70-х годах прошлого века М. Эйген (1973) также представил модель возникновения на Земле первичных молекулярно-генетических систем: *квазивидов* – небольших последовательностей нуклеотидов (малых цепочек РНК), способных к саморепликации. По предположению М. Эйгена, в совокупностях («популяциях») квазивидов (среди которых должны были быть и мутанты) естественный отбор сохранял полинуклеотидные цепочки, обладавшие наибольшей скоростью репликации. Развивая эту гипотезу, М. Эйген и П. Шустер (1982) полагали, что точность копирования первых РНК была невелика, что обуславливало малую длину их цепочек и, соответственно, небольшой объем сохраняемой генетической информации. По мнению указанных исследователей (Эйген, Шустер, 1982), в процессе эволюции первичных полинуклеотидов могли возникнуть *гиперциклы* – своеобразные объединения цепочек РНК и полипептидов, выполнявших в этих системах каталитические функции. Это должно было повысить точность копирования полинуклеотидов и существенно увеличить объем генетической информации в системе, а ее циклическая организация могла обеспечить структурную стабильность кооперации полинуклеотидов и полипептидов.

Математическое моделирование эволюции гиперциклов (Редько, 1999) показало, что для эффективной конкуренции между собой различные гиперциклы должны были быть достаточно надежно обособлены, т.е. размещены в особых компартментах, в частности аналогичных коацерватам А.И. Опарина (1968). Это условие обеспечивает отбор гиперциклов с более эффективными полипептидами-катализаторами («ферментами»), позволяющими быстрее осуществлять самовоспроизведение гиперциклов. При этом коацерваты, содержащие гиперциклы, должны иметь внешнюю мембрану с избирательной проницаемостью, обеспечивающей проникновение в коацерват сравнительно небольших молекул (например, АТФ) и предотвращающей поступление в него макромолекул (полинуклеотидов и полипептидов). Несмотря на определенную кооперацию, матрицы и ферменты в гиперциклах значительно структурно-функционально разобщены, и это не могло способствовать дальнейшему совершенствованию гиперциклов как предбиологических систем. Поэтому, видимо, в процессе предбиологической эволюции должны были сформироваться молекулярно-генетические системы, организованные по типу сайзера. В.Г. Редько (1999) математически моделировал две эволюционные ситуации, предполагающие конкуренцию сайзеров 1) в гомогенной среде, без обособления в компартментах, и 2) внутри коацерватов. В первом случае моделирование показало эволюционный

«застой» организации сайзеров, во втором случае наблюдался их прогресс. Обобщая данные по моделированию эволюции предбиологических систем, В.Г. Редько (1999) дал схему эволюции их этапов: квазивиды – гиперциклы – сайзеры – протоклетки – простейшие организмы (прокариоты).

При этом МГСУ обусловила самовоспроизведение базиса молекулярно-генетической организации клеток, всех других типов систем управления и их виртуальных миров. Дальнейшая эволюция МГСУ и биологической организации обуславливалась блочно-модульным принципом и естественным отбором и приводила к формированию иерархической организации разнообразных биосистем с все возрастающими и усложняющимися функциями, а вершиной этой иерархии стал мозг Metazoa – специализированная и быстродействующая система управления многоклеточной организацией, накопления опыта и анализа условий существования (Ратнер, 2002).

Основные учебные вопросы:

1. Развитие представлений о происхождении и природе жизни. Современные определения понятия «жизнь».
2. Химическая эволюция Земли. Происхождение земной коры, гидросферы и атмосферы, их дальнейшее развитие. Земля в период зарождения жизни. Возникновение органических соединений, предшественников биополимеров.
3. Гипотезы процессов перехода от неживого к живому на Земле. Возникновение первичных организмов (формирование ДНК, РНК, ферментов, аппарата белкового синтеза и т.д.).
4. Возникновение фотосинтеза. Насыщение атмосферы кислородом. Роль продуцентов, консументов и редуцентов в становлении биотического круговорота веществ.
5. Симбиогенез как один из важнейших факторов развития жизни (концепции происхождения эукариотических форм, их митохондрий, пластид). Формирование ауто- и демоценозов (симбиотическая парадигма). Проблема соотношения моно- и полифилии в развитии форм жизни.
6. Гипотезы происхождения жизни, альтернативные концепциям возникновения живого на Земле естественным путем (стихийная и направленная панспермия, креационизм). Гипотезы существования форм внеземной жизни (или её аналогов), оценка работ их поиска.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астафьева М.М. Архей Карелии и бактериальная палеонтология // Эволюция биосферы и биоразнообразия. – М.: КМК, 2006. – С. 120–128. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/08astafieva.pdf>
2. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. Энциклопедия, 1986. – 831 с.
3. Галимов Э.М. Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. – М.: Едиториал УРСС, 2006. – 256 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/galimov2006.doc>
4. Гонтарева Н., Кузичева Е. Кометы и возникновение жизни // Наука в России. – 2007. – № 6. – С. 26–31.
5. Заварзин Г. А. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. – 2003. № 6. С.16–24 [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/zavarzin2003.htm>
6. Зарождение жизни. Прокариотная биосфера. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/paleobac.htm>
7. Захаров И.А., Марков А.В. Внутриклеточный паразит Wolbachia и происхождение эукариот // Успехи соврем. биологии. – 2005. – Т. 125. – № 4. – С. 323–336.
9. Крик Ф., Оргел Л. Направленная панспермия // Химия и жизнь. – 1974. – № 9. – С. 75–79.
10. Манагадзе Г.Г. Плазма метеоритного удара и добиологическая эволюция. М.: Физматлит, 2009. 352 с.
11. Марков А.В. Проблема происхождения эукариот // Палеонтол. журн. – 2005. – № 2. – С. 3–12. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/eucar2.htm>
12. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
13. Опарин А.И. Жизнь, её природа, происхождение и развитие. – М.: Наука, 1968. – 173 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/oparin.htm>
14. Проворов Н.А. Молекулярные основы симбиогенной эволюции: от свободноживущих бактерий к органеллам // Журн. общ. биологии. – 2005. – Т. 66. – № 5. – С. 371–388.
15. Происхождение эукариот. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/eucaryots.htm>
16. Ратнер В.А. Генетика, молекулярная кибернетика: личности и проблемы. – Новосибирск: Наука, 2002. – 272 с.
17. Редько В.Г. Лекции по эволюционной кибернетике. М., 1999. – [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.keldysh.ru/pages/BioCyber/Lecture1.html>
18. Руттен М. Происхождение жизни (естественным путем). – М.: Мир, 1973. – 228 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/rutten1973.djvu>

19. Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). – Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/savinov.doc>
20. Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 181–196. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/44/>
21. Савинов А.Б. Материалистический эволюционизм и религия: вечная проблема сосуществования // Эволюция: космическая, биологическая, социальная. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2009. – С. 129–153. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/47/>
22. Савинов А.Б. Диалектический эволюционизм в теории развития жизни // XXIV Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск, 2010. – С. 179–189. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/37/>
23. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. – 2011. – № 3. – С. 163–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/59/>
24. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 281–298.
25. Свиточ А.А., Сорохтин О.Г., Ушаков С.А. Палеогеография. – М.: Академия, 2004. – 448 с.
26. Серых М.М., Фролов Ю.П. Эволюционная биохимия. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 2007. – 240 с.
27. Скулачев В.П. Эволюция биологических механизмов запасаения энергии // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 5. – С. 11–19.
28. Снытников В. Н. Астрокатализ как стартовый этап геобиологических процессов. Жизнь создает планеты? // Эволюция биосферы и биоразнообразия. – М.: КМК, 2006. – С. 49–59. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://www.evolbiol.ru/r_snytnikov.htm
29. Спирин А. С. Когда, где и в каких условиях мог возникнуть и эволюционировать мир РНК? // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 11–19.
30. Стратиграфия и геохронология. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/stratigraphy.htm>
31. Струминский В.В. Как и зачем возникла жизнь на Земле и других планетах космоса // Вестн. РАН. – 1995. – Т. 65. – № 1. – С. 38–51.
32. Штеренберг М.И. Биоэволюция. – М.: Волшебный фонарь, 2009. – 416 с.
33. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. – М.: Мир, 1973. – 214 с.

34. Эйген М., Шустер П. Гиперцикл. Принципы самоорганизации макромолекул. – М.: Мир, 1982. – 268 с.
35. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа:
<http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>
36. Freeman Dyson. Origins of life. – Cambridge: Cambridge University Press, 2004. – 112 р. [Электронный ресурс] Режим доступа:
<http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/dyson.pdf>

Занятие 3

Тема: ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ЕДИНИЦЫ, СТРУКТУРЫ И ЯВЛЕНИЯ

В синтетической теории эволюции выделены наиболее общие понятия, отражающие основные явления и результаты исторического развития живой природы: 1) *элементарный эволюционный материал* – совокупность мутаций разных типов в генофонде популяции; 2) *элементарная эволюционная единица* – популяция, в которой осуществляется микроэволюция; 3) *элементарное эволюционное явление* – возникновение генетически обусловленного признака, повышающего приспособленность популяции (устойчивое изменение генетической структуры популяции, например, изменение частоты аллеля); 4) *элементарные эволюционные процессы* – движущие силы эволюции (борьба за существование и естественный отбор); 5) *элементарные эволюционные факторы* – генотипическая и фенотипическая изменчивость, изоляция популяций, популяционные волны).

Однако необходимо учитывать следующее. Более столетия биологические науки развиваются с использованием традиционных категорий «организм» и «популяция». Но эти категории были созданы без учета *облигатности симбиоза (симбиогенеза)*, несмотря на соответствующие доказательства этого явления и указания на его эволюционную значимость в классических работах выдающихся биологов XIX–XX веков (А.С. Фаминцына, К.С.Мережковского, Б.М. Козо-Полянского, Л. Маргелис). Сейчас положения о важной роли симбиоза в формировании и историческом развитии царств эукариот не только подтверждены, но и развиты благодаря современным исследованиям (см. Проворов, 2001, 2009; Проворов, Долгих, 2006; Савинов, 2005, 2006, 2009, 2011, 2012).

Согласно им жизнедеятельность и эволюция *всех многоклеточных* и огромного большинства одноклеточных организмов происходит только на основе *интеграции* с другими живыми существами (преимущественно прокариотической

организации) с образованием симбиотических систем с эмерджентными (качественно новыми) свойствами.

Данная интеграция осуществляется путем симбиоза, т.е. отношений, традиционно трактуемых как мутуализм, паразитизм, комменсализм, складывающихся между видом-хозяином и его сожителями – видами-симбионтами. А эволюция этих отношений представляет собой симбиогенез – один из основных факторов филогенеза всех живых существ (Маргелис, 1983; Проворов, 2001; Проворов, Долгих, 2006).

Популяционная парадигма, основывающаяся на представлениях о *популяции как группировке отдельных организмов одного вида*, позволяет относительно просто вести демэкологические, паразитологические и микроэволюционные исследования. Несомненно, эта парадигма и далее будет широко использоваться без учета симбиоза (по разным причинам: например, из-за отсутствия у исследователей профессиональной подготовки для симбиотических исследований, возможностей кооперации со специалистами в данной области или вследствие «методологической инерции»). Однако при этом исследователь должен сознавать, что он пользуется весьма упрощенными моделями. Такие модели не дают возможности *всегда рационально объяснять и прогнозировать явления*, если упускать из вида эффекты симбиотических взаимодействий. Уже имеются многочисленные данные о том, что учет симбиотического фактора в демэкологических исследованиях необходим, в том числе и в отношении аут- и демэкологии человека.

Появившиеся в последнее время данные и концепции о роли симбиогенеза в организации, функционировании и эволюции биосистем организменного и надорганизменного уровней позволяют говорить о формировании симбиотического подхода к решению теоретических и прикладных вопросов биологии.

В симбиотических системах происходят сложные процессы самоуправления, основанные на прямых и обратных связях между членами симбиоза (см. Проворов, 2001). В связи с этим рационально использовать кибернетические положения об организации, функционировании и эволюции самоуправляемых систем, к которым относятся биосистемы организменного и надорганизменного уровней (Савинов, 2006).

Все вышесказанное позволяет исследовать организацию, функционирование и эволюцию систем организменного, популяционного и видового уровней в аспекте *симбиотического подхода* к этим системам. В частности, автором предложены новые категории «аутоценоз», «демоценоз» и «специоценоз» (Савинов, 2005–2012), характеризующие *симбиотические системы* указанных уровней. Параллельно в других работах предложены близкие по смыслу понятия (суперорганизм, компликатобионт, холобионт) в отношении систем организменного уровня (Беэр, 2004; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008).

Согласно концепции автора (Савинов, 2005, 2006, 2009, 2011, 2012), единицей организменного уровня среди многоклеточных и огромного большинства одноклеточных эукариот реально является не особь (индивидуум), а *аутоценоз* (от *auto* – сам, *cenos* – сообщество), т.е. интегральное объединение особи-хозяина с его симбионтами про- и эукариотической организации. Совокупность всех симбионтов у хозяина можно назвать **симбиомом** (Савинов, 2011). Принципиально отличаясь от консорции (см. раздел 1), аутоценоз представляет собой типичный *симбиоз*, характеризующийся: 1) совокупностью общих для хозяина и симбионтов, коэволюционно сформированных и скоординированных метаболических процессов; 2) взаимной генной (сигнальной) регуляцией и нередко взаимными изменениями организации генов и геномов; 3) коэволюцией в направлении усиления функционально-структурной интегрированности и взаимозависимости партнеров (см. Проворов, Долгих, 2006). А с позиций системно-кибернетического подхода аутоценоз – это самоуправляемая система «хозяин–симбионты», включающая *эндоценоз* (сообщество внутри хозяина) и *эктоценоз* (сообщество на поверхности тела хозяина) (Савинов, 2005, 2006). Организация, функционирование и эволюция этой системы осуществляются по кибернетическим принципам (Савинов, 2006), на основе прямых (от симбионтов к хозяину) и обратных (от хозяина к симбионтам) информационных связей. При этом блок симбионтов аутоценоза является дополнительным управляющим блоком среди управляющих подсистем хозяина (генетической, нервной и др.) (Савинов, 2006). Воздействия симбионтов обуславливают фенотипические и генотипические изменения у хозяина: в метаболизме, поведении и эволюции таксона, к которому он принадлежит (см. Савинов, 2005; Проворов, Долгих, 2006).

Генотип организма-хозяина не изолирован абсолютно от генотипов симбионтов про- и эукариотической организации (паразитов, мутуалистов, комменсалов): все эти генотипы взаимодействуют между собой и образуют динамичную, симбиогенную, *функциональную* подсистему аутоценоза – **аутогеном** (Савинов, 2009). В аутогеноме связи между элементами (генотипами хозяина и симбионтов) могут осуществляться непосредственно и косвенно.

Непосредственные генетические связи обусловлены горизонтальным переносом генов симбионтов в геном хозяина либо самими симбионтами (посредством их плазмид), либо вирусами. Так, между клетками бактерий разных видов и родов, заселяющих растительных и животных хозяев, происходит широкий горизонтальный перенос структурных и регуляторных генов с участием плазмид и мигрирующих генетических элементов. Известно, что симбиотические бактерии рода *Agrobacterium* внедряют Т-ДНК своей плазмиды в геномы растений и грибов (см. Проворов, 2009). Взаимодействие гомологичных участков ДНК (и ее мобильных элементов) паразитических микоплазм и клеток эукариот (растительных и животных) приводит у последних к разнообразным хромосомным абберациям.

Многоклеточные симбионты и хозяин тоже способны обмениваться генами. Такие процессы горизонтального переноса генов (ГПГ) нередки у растений, особенно при паразитизме. Причем покрытосеменные растения могут быть и донорами, и реципиентами генов. Так, отмечен перенос митохондриального гена из паразитических растений (рода *Cuscuta*) в группу сорных видов-хозяев рода *Plantago*. Напротив, растение-паразит раффлезия, как установлено, получило митохондриальные гены от своего хозяина – лианы. Поскольку известно более 4 тысяч видов растений-паразитов (среди которых есть и многолетние), то предполагается, что у продуцентов в системах «паразит-хозяин» (в ауто- и деоценозах) ГПГ играет важную эволюционную роль (Шестаков, 2009).

У многоклеточных животных (в отличие от простейших и растений) достоверных фактов ГПГ отмечено немного, и они касаются передачи генов от симбиотических бактерий (в основном кишечных) к хозяевам (например, круглым червям) (см. Шестаков, 2009).

Косвенные генетические связи в аутогеноме проявляются в форме коэволюционного развития как в геноме хозяев, так и в геномах их симбионтов особых генных комплексов, участвующих со стороны хозяев в адаптивной регуляции жизнедеятельности симбионтов, а со стороны последних – в приспособлении к обитанию в теле хозяев и получении от них необходимых вещественных и энергетических ресурсов (Проворов, Долгих, 2006; Проворов, 2009). При этом, например, известно, что паразитирующие у членистоногих и нематод бактерии рода *Wolbachia* и бактерии-мутуалисты (в частности, *Buchnera aphidicola*), развивающиеся в бактериоцитах ряда насекомых, передаются потомкам трансовариально. Это обуславливает особую форму коэволюции партнеров по симбиозу, в том числе на генетическом уровне. У млекопитающих передача симбионтов потомкам происходит путем груминга или поедания фекалий, а у растений, размножающихся вегетативно – через клоны. В результате в таких деоценозах происходит вертикальная передача симбионтов, а с ними – и генетических элементов, приобретаемых партнерами под влиянием симбиогенеза.

Фенотипы хозяина и симбионтов интегрированы в **аутофеном** (Савинов, 2009), то есть образуют динамичную, симбиогенную *структурно-функциональную* подсистему аутоценоза, обуславливающую все его эмерджентные (новые) фенотипические признаки: морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и этологические. Причем во многих случаях аутофеномы формируются не только с участием симбиотических прокариот и Protozoa, но и Metazoa, которые часто являются экто- и эндосимбионтами беспозвоночных (губок, кишечнополостных, червей, моллюсков, иглокожих, членистоногих), асцидий, всех позвоночных, в том числе людей. Аутофеномы, развивающиеся при этом, обнаруживают биохимическую, физиологическую, анатомо-морфологическую и этологическую эмерджентность. Например, у моллюсков как хозяев трематод, меняется экспрессия генов, обеспечивающих синтез белков, участвующих в иммунных реакциях, модифицируется кислородный, углеводный,

белковый и липидный обмен, меняется величина среднесуточного рациона и элективность питания, развивается тахикардия, вакуолизируются гепатоциты, угнетается репродуктивная способность (уменьшаются количество и размеры яиц, происходит паразитарная кастрация – атрофия гонад, уменьшение размеров и редукция копулятивного аппарата самцов), увеличиваются размеры тела (стимулируется «гигантизм»), меняется форма раковины, модифицируется поведение (например, утрачивается потребность зарываться в ил), способствующее потреблению зараженных моллюсков хищниками – следующими хозяевами трематод.

В соответствии с симбиотическим подходом земную жизнь в царствах эукариот, *реально представляют* не «стерильные» (т.е. лишённые симбионтов – мутуалистов, паразитов, комменсалов) «особи» (организмы), а аутоценозы (симбиотические системы «хозяин-симбионты»), не «популяции», а демоценозы – системы аутоценозов, не «виды», а специоценозы – системы демоценозов. В демоценозе происходит естественный отбор аутоценозов, а не отдельных особей.

Учитывая вышесказанное, в отличие от канонических представлений, в отношении эукариот корректнее считать реальной единицей естественного отбора не особь, а *аутоценоз* (Савинов, 2005, 2009, 2011). Тогда *элементарной эволюционной единицей реально является демоценоз, а не популяция* (Савинов, 2009, 2011, 2012), а *элементарным эволюционным событием – появление нового специоценоза*.

Однако симбиотический подход не исключает популяционной парадигмы и будет развиваться параллельно с ней, постепенно превращаясь в новую парадигму – симбиотическую. Об этом свидетельствуют новейшие концепции в области симбиологии.

Наряду с рассмотренными концепциями предлагается обсудить в процессе занятия и другие взгляды на элементарные эволюционные единицы, структуры и явления.

Основные учебные вопросы:

1. Представления об *элементарных эволюционных единицах* в свете разных парадигм:
 - **популяция** как элементарная эволюционная единица в свете неodarвинизма (синтетической теории эволюции) (А.В.Яблоков, А.Г.Юсуфов; А.С. Северцов);
 - **демоценоз** как элементарная эволюционная единица в свете симбиотической парадигмы (А.Б. Савинов);
 - **биологический вид** как элементарная эволюционная единица в контексте развития эпигенетической теории эволюции (А.А. Поздняков).
 - **элементарная эволюционная единица по В.В. Петрашову.**

2. Представления об *элементарном эволюционном явлении (событии)*:

- *изменение генотипического состава популяции* как элементарное эволюционное явление в рамках синтетической теории эволюции (см. А.В.Яблоков, А.Г.Юсуфов);
- *возникновение нового биологического вида* как элементарное эволюционное явление в контексте эпигенетической теории эволюции (А.А. Поздняков);
- *наследственное изменение фенотипического признака* как элементарное эволюционное событие в рамках новой теории эволюции В.В. Петрашова;
- *необратимое изменение системы «демогеном-демофеном»* как элементарное эволюционное явление в контексте симбиотической парадигмы (А.Б. Савинов).

3. Представления об *элементарном эволюционном материале*:

- *генотипическая (мутационная) изменчивость* как элементарный эволюционный материал в рамках синтетической теории эволюции (см. А.В.Яблоков, А.Г.Юсуфов);
- *разнообразие систем «аутогеном–аутофеном»* в демоценозе как элементарный эволюционный материал в рамках симбиотической парадигмы (А.Б.Савинов). Эволюционная роль мутаций и эпимутаций (ДНК-адаптаций).

ЛИТЕРАТУРА

1. Беэр С.А. Роль фактора патогенности паразитов в эволюции органического мира // Успехи общ. паразитологии. – М.: Наука, 2004. – С. 65–80.
2. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. – Саратов: Научная книга, 2002. – 160с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/grodnitsky2002.pdf>
3. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М.: Academia, 2001. – 432 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/iordansky/evzhcont.htm>
4. Петрашов В. В. Глаза и мозг эволюции. Новая теория эволюции организмов. – М.: Прометей, 2006. – 458 с. [Электронный ресурс]: <http://vasilisa1210.narod.ru/1.html>
5. Поздняков А.А. Критика эпигенетической теории эволюции // Журнал общей биологии. – 2009. – № 5. – С. 383–395.
6. Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биологии. – 2001. – Т. 62. – № 6. – С. 472–495.
7. Проворов Н.А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журн. общ. биологии. – 2009. – Т. 70. – № 1. – С. 10–34.

8. Проворов Н.А. Долгих Е.А. Метаболическая интеграция организмов в системах симбиоза // Журн. общ. биологии. – 2006. – Т. 67. – 6. – С. 403–422.
9. Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 181–196. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/44/>
10. Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). – Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/savinov.doc>
11. Савинов А.Б. Материалистический эволюционизм и религия: вечная проблема сосуществования // Эволюция: космическая, биологическая, социальная. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2009. – С. 129–153. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/47/>
12. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. – 2011. – № 3. – С. 163–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/59/>
13. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 281–298.
14. Северцов А.С. Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/severcov2005.djvu>
15. Шестаков С.В. Горизонтальный перенос генов у эукариот // Вестн. ВОГиС. – 2009. – Т. 13. – № 2. – С. 345–354. [Электронный ресурс] Режим доступа: www.bionet.nsc.ru/vogis/pict_pdf/2009/2009_2/9.pdf
16. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. – М.: Недра, 1988. – Т.2. – С.142–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/shishkin.htm>
17. Шишкин М.А. Два альтернативных подхода к пониманию эволюционного процесса. // XI Международное совещание по филогении растений. – М.: Изд-во Центра охраны дик. природы, 2003. – С. 112–114. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/shishkin01.htm>
18. Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. – 2006. – Т. 37. – № 3. – С. 179–198. [Электронный ресурс]: <http://www.evolbiol.ru/shishkin.pdf>
19. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

20. Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // FEMS Microbiol. Rev. – 2008. – V. 32.– P. 723–735.

Занятие 4

Тема: ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ И ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ФИЛОГЕНЕЗА (ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ)

В синтетической теории эволюции движущими силами эволюции признаны *борьба за существование* и *естественный отбор*, а к элементарным эволюционным факторам отнесены *генотипическая* и *фенотипическая изменчивость*, *изоляция популяций*, *популяционные волны*.

Однако возможны и иные точки зрения. В частности, в материалах 3-го занятия уже отмечено, что при симбиотическом подходе к организации, функционировании и эволюции биосистем организменного и популяционного уровней в качестве единицы естественного отбора рассматривается не особь, а соответствующая симбиотическая система – аутоценоз, вследствие чего в качестве элементарной единицы эволюции принимается не популяция, а система аутоценозов – демоценоз.

Было также отмечено, что генотип организма-хозяина в аутоценозе не изолирован абсолютно от генотипов симбионтов про- и эукариотической организации (паразитов, мутуалистов, комменсалов): все эти генотипы взаимодействуют между собой и образуют динамичную, симбиогенную, функциональную подсистему аутоценоза – *аутогеном* (Савинов, 2009, 2012). А фенотипы хозяина и симбионтов интегрированы в *аутофеном* (Савинов, 2009, 2012), то есть образуют динамичную, симбиогенную *структурно-функциональную* подсистему аутоценоза, обуславливающую все его эмерджентные (новые) фенотипические признаки: морфологические, анатомические, физиологические, биохимические и этологические. Следовательно, естественный отбор происходит в демоценозах не по фенотипам, а по аутофеномам, что косвенно приводит к отбору не просто генотипов, а аутогеномов. Соответственно, мы должны рассматривать не популяционные, а демоценозотические волны, а также не процессы изоляции популяций, а процессы изоляции демоценозов, приводящие к появлению качественно новых систем видового уровня – специоценозов (Савинов, 2011, 2012).

С учетом этого представляется, что эволюционные процессы (борьбу за существование, естественный отбор, проявления элементарных эволюционных факторов – генотипическую и фенотипическую изменчивость, изоляцию

демоценозов и др.) можно исследовать объективнее, если оперировать понятиями, созданными в рамках симбиотического подхода (см. занятие 3).

Основные учебные вопросы:

1. Различные точки зрения на природу движущих сил и элементарных факторов филогенеза в синтетической теории эволюции (СТЭ) и новой теории эволюции В.В.Петрашова:
 - признание борьбы за существование и естественного отбора движущими силами филогенеза в СТЭ;
 - положения об *элементарном механизме движения материи* (ЭМД) и *функционировании организмов* как движущих силах филогенеза в новой теории эволюции В.В.Петрашова.
2. Мутационная (генотипическая) изменчивость организмов как тихогенетический фактор филогенеза. Альтернативная точка зрения В.В.Петрашова – его концепция о ДНК-адаптации, отрицающая понятие «мутация».
3. Фенотипическая изменчивость как элементарный фактор филогенеза. Эпигенетические процессы. Эпимутации.
4. Активность (функционирование) аутоценозов как результат взаимодействия их гено- и фенотипов и как важнейший номогенетический эволюционный фактор.
5. Колебания численности аутоценозов (популяционные волны) как следствие их естественного отбора и элементарный фактор филогенеза.
6. Изоляция демоценозов как элементарный фактор филогенеза.
7. Естественный отбор аутоценозов как фактор филогенеза.
8. Правило гомологических рядов:
 - в классическом виде (Н.И. Вавилов);
 - в контексте симбиотической парадигмы (А.Б.Савинов).
9. Эволюция факторов (движущих сил) эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Голубовский М.Д. Неканонические наследственные изменения // Природа. – 2001. – № 9. – С. 3–9. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://vivovoco.rsl.ru/VV/JOURNAL/NATURE/08_01/GOLUB.HTM
2. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. – Саратов: Научная книга, 2002. – 160с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/grodnitsky2002.pdf>
3. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М.: Academia, 2001. – 432 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/iordansky/evzhcont.htm>

4. Колчинский Э.И., Полянский Ю.И. Эволюция движущих сил эволюции // Развитие эволюционной теории в СССР. – Л.: Наука, 1983. – С. 277–295.
5. Петрашов В. В. Глаза и мозг эволюции. Новая теория эволюции организмов. – М.: Прометей, 2006. – 458 с. [Электронный ресурс]: <http://vasilisa1210.narod.ru/1.html>
6. Поздняков А.А. Критика эпигенетической теории эволюции // Журнал общей биологии. – 2009. – № 5. – С. 383–395.
7. Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 181–196. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/44/>
8. Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). – Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/savinov.doc>
9. Савинов А.Б. Материалистический эволюционизм и религия: вечная проблема сосуществования // Эволюция: космическая, биологическая, социальная. – М.: URSS, ЛИБРОКОМ, 2009. – С. 129–153. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/47/>
10. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. – 2011. – № 3. – С. 163–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/59/>
11. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 281–298.
12. Савинов А. Б. Современное состояние эволюционизма в России (спустя 150 лет после выхода книги Ч. Дарвина «Происхождение видов») // Идея эволюции в биологии и культуре. – М.: Канон+, 2011. – С. 61–83. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/58/>
13. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 281–298.
14. Северцов А.С. Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/severcov2005.djvu>
15. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. – М.: Недра, 1988. – Т. 2. – С.142–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/shishkin.htm>
16. Шишкин М.А. Два альтернативных подхода к пониманию эволюционного процесса. // XI Международное совещание по филогении растений. – М.: Изд-во Центра охраны дик. природы, 2003. – С. 112–114. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/shishkin01.htm>

17. Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. – 2006. – Т. 37. – № 3. – С. 179–198. [Электронный ресурс]: <http://www.evolbiol.ru/shishkin.pdf>
18. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа:
<http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 5

Тема: ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ

Онтогенез – это индивидуальное развитие организма, в ходе которого происходит преобразование его морфофизиологических, физиолого-биохимических, цитогенетических и этологических (у животных) признаков. Онтогенез включает две группы процессов: морфогенез и воспроизведение (репродукцию). В результате морфогенеза формируется зрелая особь. В эволюционном аспекте рассматриваются следующие явления онтогенеза: эмбриональные адаптации; филэмбриогенезы; эмбрионизация онтогенеза, автономизация онтогенеза.

Термин «филогенез», или «филогения» используют для обозначения исторического развития живых организмов: как всего органического мира Земли, так и отдельных таксонов (от царств до видов). Термин «филогенез» ввел Э. Геккель в 1866 г.

Раздел биологии, изучающий филогенез и его закономерности, называется филогенетикой. Исследование филогенеза и его реконструкция необходимы для развития теории эволюции и построения естественной системы организмов. Достижения филогенетики важны также для исторической геологии и стратиграфии.

Часто термин «филогенетический» используется как синоним термина «эволюционный», но следует иметь в виду, что филогенетика изучает не механизмы эволюции, а родственные связи между таксонами.

Э. Геккель предложил использовать для исследования филогенеза метод тройного параллелизма – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии. Сейчас в филогенетике широко используются данные генетики, биохимии, молекулярной биологии, этологии, биогеографии, физиологии, паразитологии.

Филогенез обычно проявляется в виде адаптивной радиации, т.е. дивергенции (расхождения) дочерних (новых) групп вследствие их приспособления (адаптации) к частным условиям обитания. Графическое изображение филогенеза – это родословное (филогенетическое) древо.

Направления филогенеза обусловлены исторически сложившимися особенностями генетической системы, морфогенеза и фенотипа представителей каждой филогенетической группы организмов. Эволюционные изменения происходят путем преобразования онтогенезов. Таким образом, филогенез представляет собой ряд онтогенезов в череде поколений.

Филогенез различных групп организмов изучен неравномерно, что обусловлено разной степенью сохранности ископаемых остатков (фоссилий), древностью данной группы и т. д. Наиболее исследован филогенез позвоночных, у беспозвоночных – филогенез моллюсков, иглокожих, членистоногих, плеченогих. Слабо изучен филогенез прокариот и низших растений. Дискуссионной остается проблема происхождения различных типов организмов и взаимоотношений между ними.

Понятия онтогенеза и филогенеза, как и сами эти явления, взаимосвязаны. Впервые взаимосвязь онтогенеза и филогенеза была выявлена в начале XIX века. Причем Ч. Дарвин предвосхитил формулировку закона зародышевого сходства К. Бэра, отметив, что на ранних стадиях эмбриогенеза зародыши разных видов сходны между собой. Ф. Мюллер (1866) сформулировал принцип рекапитуляции, который гласит, что признаки взрослых предков в той или иной степени повторяются в эмбриогенезе их потомков. Э.Геккель (1866) сформулировал сам биогенетический закон: онтогенез есть быстрое и краткое (сжатое) повторение филогенеза. Э. Геккель считал, что филогенез усложняется за счет удлинения онтогенеза путем добавления новых стадий: уже имеющиеся стадии развития не изменяются, а лишь сокращаются по длительности. В XX веке вопросы эволюции онтогенеза разрабатывали: А.Н. Северцов, И.И.Шмальгаузен, А. Сэджвик и другие исследователи. В настоящее время принята следующая формулировка биогенетического закона: в онтогенезе возможно частичное повторение отдельных признаков и процессов, существовавших в индивидуальном развитии предковых форм. Биогенетический закон Геккеля-Мюллера, несмотря на его недостатки, сыграл и играет важную роль в развитии эволюционной биологии.

Эволюционные преобразования процессов онтогенеза происходят в форме филэмбриогенезов, т.е. изменений, связанных с адаптациями взрослых (половозрелых) организмов. Филэмбриогенезы – это такие изменения онтогенеза, которые в ходе эволюции приводят к изменению признаков взрослых особей.

Наиболее универсальными способами эволюционных изменений органов можно считать гетерохронии, гетеротопии и выпадение стадий онтогенеза (термины «гетеротопия» и «гетерохрония» ввел Э. Геккель).

Гетерохрония – это смещение времени закладки органа. Например, головной мозг позвоночных развивается быстрее, чем пищеварительная система; срастание тазовых костей у человека происходит позже, чем формирование головного мозга. Гетеротопия – это смещение места закладки органа. Так, половые железы у трехслойных животных закладываются в мезодерме (у кишечнополостных – в

эктодерме или в энтодерме); целом у первичноротых закладывается телобластическим путем, а у вторичноротых – энтероцельным.

Выпадение стадий онтогенеза связано с утратой личиночных стадий, стадий взрослого организма, промежуточных стадий онтогенеза. Например, у пресноводной гидры исчезли стадии планулы и стадии медузы, а у олигохет и пиявок – стадии трохофоры. При выпадении стадий онтогенеза (например, при утрате личиночных стадий) биогенетический закон нарушается.

А.Н. Северцов выделил несколько модусов (способов) филэмбриогенеза. К основным модусам филэмбриогенеза он отнес архаллаксисты, девиации и анаболии.

Архаллаксисты – это изменения органов и структур на ранних стадиях онтогенеза. Архаллаксисты проявляются как изменения массы зачатков органов, начальных процессов дифференцировки этих зачатков, как гетеротопии (сдвиги мест закладки органов) и гетерохронии (сдвиги времени закладки органов). Путем архаллаксистов могут возникать ароморфозы (например, зародышевые листки, хорда, нервная трубка и головной мозг у позвоночных, шерстный покров у млекопитающих), идиоадаптации (изменение числа зубов, числа позвонков), рудименты.

Девиации – это изменения органов и структур на средних этапах онтогенеза. Девиации встречаются чаще архаллаксистов. Путем девиаций также могут возникать ароморфозы, идиоадаптации и редуцированные органы. Путем девиаций сформировались, например, роговые щитки у рептилий, перья птиц, сложные зубы млекопитающих; клубни и луковицы растений.

Анаболии – это изменения органов и структур на поздних стадиях онтогенеза. Анаболии являются надставками к уже имеющимся стадиям. Анаболии встречаются еще чаще, чем девиации и биогенетический закон выполняется лишь при анаболиях. Путем анаболии могут возникать ароморфозы, идиоадаптации и редуцированные органы. Путем анаболии, например, сформировалось четырехкамерное сердце у теплокровных позвоночных, произошла редукция пальцев у копытных, хвоста у лягушек.

Другая тенденция эволюции индивидуального развития – автономизация онтогенеза, т.е. процесс повышения независимости онтогенеза от условий внешней среды, когда экзогенные факторы индивидуального развития замещаются эндогенными. Например, у хвостатых амфибий метаморфоз определяется, в значительной мере, факторами внешней среды (метаморфоз можно задержать понижением температуры), а у бесхвостых – изменением концентрации тироксина (гормона щитовидной железы), которая повышается под воздействием тиреотропного гормона гипофиза. Автономизация онтогенеза тесно связана с канализацией развития и совершенствованием механизмов гомеореза.

Автономизация онтогенеза базируется на системе корреляций и координаций. Учение о корреляциях и координациях разработал И.И. Шмальгаузен. Автономизация онтогенеза тесно связана с повышением уровня

организации группы организмов, а корреляции между органами в онтогенезе тесно связаны с координациями между органами в филогенезе. Наряду с этим процесс автономизации тесно связан с эмбрионизацией онтогенеза. Эмбрионизация онтогенеза – это возникновение в ходе эволюции способности проходить значительную часть зародышевого развития под защитой материнского организма или зародышевых оболочек.

Для специоценозов многоклеточных (и, возможно, ряда одноклеточных) характерен процесс, который можно назвать симбионизацией онтогенеза (Савинов, 2011). Это означает, что в процессе онтогенеза хозяина состав его симбионтов расширяется, морфо-функциональная интеграция с организмом хозяина усиливается, что и консолидирует аутоценозы.

Такая онтогенетическая симбионизация в ряде крупных таксономических групп приводит и к филогенетической симбионизации, т.е. ко всё большему участию некоторых симбионтов в существовании и дальнейшем историческом развитии группы, вплоть до облигатности этих симбионтов.

Основные учебные вопросы:

1. Сущность онтогенеза и его особенности в разных царствах живого.
2. Эволюционная целостность онтогенеза (книга И.И.Шмальгаузена «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии»).
- Типы корреляций (геномные, морфогенетические, эргонетические корреляции), их роль в онтогенезе организмов.
3. Направления эволюции онтогенеза.
 - Эмбрионизация онтогенеза. Неотения.
 - Автономизация онтогенеза.
 - Симбионизация онтогенеза многоклеточных (эволюционная интеграция организмов-хозяев с симбионтами на разных стадиях онтогенеза).
 - Диалектика процессов автономизации и симбионизации онтогенеза.
4. Взаимосвязь онто- и филогенеза.
 - Закон зародышевого сходства К. Бэра.
 - Ч. Дарвин – основоположник учения о взаимосвязи онто- и филогенеза.
 - Основной биогенетический закон (закон рекапитуляции) Э.Геккеля-Ф.Мюллера.
 - Теория филэмбриогенеза А.Н.Северцова. Способы (модусы) филэмбриогенеза (архаллаксис, девиация, анаболия).
 - Онтогенез и симбиогенез. Роль симбиоза в индивидуальном развитии представителей разных царств живого.
 - Филогенез как эволюционно длительная цепь онтогенезов в демоценозах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопед., 1986. – 831 с.
2. Зенова Г.М. Лишайники // Сорос. образоват. журн. – 1999. – № 8. – С. 30–34. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/lichens.pdf>
3. Иорданский Н. Н. Эволюция жизни. – М.: Academia, 2001. – 432 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/iordansky/evzhcont.htm>
4. Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. – Л.: Изд. ЛГУ, 1979. – 256 с.
5. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития (генетический аспект). – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 264 с.
6. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Особенности становления микоризного симбиоза в онтогенезе орхидных умеренной зоны // Экология. – 2001. – № 6. – С. 436–440.
7. Малахов В.В. Вестиментиферы – автотрофные животные // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 9. – С. 18–26. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://macroevolution.narod.ru/malahov1997.pdf>
8. Мирзоян Э.Н. Индивидуальное развитие и эволюция. Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 202 с.
9. Мирзоян Э.Н. Закономерности эволюции онтогенеза и отношений онтогенеза и филогенеза // Развитие эволюционной теории в СССР (1917-1970-е годы). – Л.: Наука, 1983. – С. 380–392.
10. Савинов А.Б. Симбиотическая парадигма как основа современной биологии и теории развития жизни. Некоторые методологические следствия // XXV Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. – Ульяновск: УлГПУ, 2011. – С. 76–84. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/57/>
11. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – 610 с. (или Собр. соч. – Т. 3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945. – 530 с.).
12. Северцов А. С. Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/severcov2005.djvu>
13. Токин Б.П. Общая эмбриология. – М.: Высш. шк., 1970. – 508 с. (Глава XIX. Онтогенез и эволюция. Биогенетический закон).
14. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука, 1982. – 144 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/org_kak_tsel.doc
15. Фурман А.Е. Диалектическая концепция развития в современной биологии. – М.: Высш. шк., 1974. – 272 с. (Глава 2. § 3. Законы взаимосвязи индивидуального и исторического развития организмов. С. 76–86).

16. Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. – М.: Высш. шк., 1996. – 255с. (Гл. 8. Эволюция онтогенеза растений. С. 196–239).
17. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
- [Электронный ресурс] Режим доступа:
<http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 6

Тема: ПРОБЛЕМА НАПРАВЛЕННОСТИ И НАПРАВЛЕНИЙ ФИЛОГЕНЕЗА. ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС В РАЗВИТИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ

Биологическая эволюция представляет собой необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы. По мнению А.С. Северцова (1990), эта направленность выражается прежде всего в том, что из многих действительно возникших или теоретически мыслимых путей преобразования строения организмов в ходе их дальнейшего филогенеза реализуются лишь немногие, часто два или одно. Кроме этого, несмотря на то что в любом поколении эволюционирующей группы существует возможность изменения направления эволюции, а видообразование, как правило, сопряжено с дифференциацией исходного вида на два или большее число дочерних видов, возникшее однажды направление филогенеза таксона имеет тенденцию сохраняться в течение неограниченного числа поколений. Дивергенция таксонов, которая начинается на внутривидовом уровне и приводит к формированию типов и царств, так же характеризует направленность филогенеза, как и сохранение направления эволюции параллельных филумов или их конвергенция.

Причины, определяющие направленность филогенеза вообще и направление филогенеза каждого таксона в частности, многообразны. Среди них можно выделить как минимум четыре группы факторов, действующих на индивидуальном (онтогенетическом) и надвидовом уровнях.

К первой группе факторов А.С. Северцов (1990) отнес физические и химические законы, определяющих ограничения, в которых может варьировать организация биосистем. Во вторую группу входят ограничения, которые обусловлены организацией особи: от особенностей функционирования частей организма до организации генома, а так же координационные связи, определяющие взаимосвязанные преобразования частей организма в процессе филогенеза. Третью группу факторов составляют ограничения, накладываемые на организм типом его онтогенеза. Этот тип, система морфогенетических корреляций, определяющая план строения и главные особенности функционирования организма, а тем самым и направление его дальнейшего

филогенеза. В четвертую группу входят экологические ограничения, обусловленные особенностями экосистемы, в которой эволюционирует данная группа организмов.

Проблему главных направлений эволюции сформулировал А.Н. Северцов в своей работе «Главные направления эволюционного процесса». Представления А.Н. Северцова развил И.И.Шмальгаузен в работе «Пути и закономерности эволюционного процесса».

К главным направлениям эволюции относятся биологический прогресс, биологический регресс и биологическая стабилизация.

Биологический прогресс является основным, магистральным направлением эволюции. Критериями этой формы прогресса являются: 1) увеличение численности особей рассматриваемой группы; 2) расширение ареала группы; 3) интенсивное формо- и видообразование в пределах рассматриваемой группы. В результате такого развития наблюдается *выход группы в новую адаптивную зону с последующей адаптивной радиацией*, то есть распространение в различных условиях обитания в этой адаптивной зоне. Если развитие группы характеризуется явлениями, противоположными указанным критериям, то данная группа идет по пути биологического регресса.

В настоящее время в состоянии биологического прогресса, безусловно, находятся покрытосеменные растения, насекомые, многие группы птиц и млекопитающих.

Есть три основных способа достижения биологического прогресса: арогенез, аллогенез и катагенез, которые закономерно сменяют друг друга.

Наиболее общую форму биологического прогресса называют *неограниченным прогрессом*. Он выражается в векторе развития от простейших (одноклеточных) живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи. Выделяют следующие критерии неограниченного прогресса: 1) увеличение относительной независимости представителей группы от прежних условий существования; 2) освоение группой более разнообразных условий обитания; 3) повышение выживаемости особей группы; 5) автономизация онтогенеза представителей группы.

Представляется, что в свете развития симбиотической парадигмы можно говорить о наличии в ряде царств живой природы генеральных направлений исторического развития и их результатах, определяемых явлениями симбиогенеза: *сим-арогенез* – формирование сим-ароморфозов как адаптаций общего характера и *сим-аллогенез* как процесс формирования сим-алломорфозов как адаптаций частного характера (идиоадаптаций) на основе мутуалистических симбиозов (в обоих случаях).

Основные учебные вопросы:

1. Направленность и главные направления филогенеза

(по работам А.Н.Северцова, И.И.Шмальгаузена, А.С. Северцова и др. авторов).

- 1.1. Морфофизиологический прогресс (арогенез) и его следствия – ароморфозы – адаптации общего значения.
- 1.2. Аллогенез как развитие частных приспособлений (идиоадаптаций = алломорфозов). Специализация как частный случай аллогенеза.
- 1.3. Морфофизиологический регресс (общая дегенерация, катагенез).
- 1.4. Биологический (экологический) прогресс и способы его достижения.
 - 1.4. 1. Признаки биологического прогресса.
 - 1.4. 2. Пути достижения биологического (экологического) прогресса:
 - арогенное развитие группы (формирование ароморфозов),
 - аллогенное развитие группы (формирование идиоадаптаций),
 - развитие эмбриональных адаптаций (=ценогенезов),
 - регрессивное развитие группы (морфофизиологическая дегенерация).
 - 1.4.3. Роль симбиогенеза в достижении биологического прогресса филогенетическими группами (формирование ароморфозов, идиоадаптаций, ценогенезов и дегенераций с участием симбионтов-мутуалистов).
- 1.5. Биологический (экологический) регресс, его признаки и причины.
- 1.6. Неограниченный прогресс.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алёшин В. В., Петров Н. Б. Регресс в эволюции многоклеточных животных // Природа. – 2001. – № 7. – С. 62–70. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://vivovoco.rsl.ru/VV/JOURNAL/NATURE/07_01/REGRESS.HTM
2. Биологический энциклопедический словарь. – М., 1986. – 831 с.
3. Иорданский Н. Н. Эволюция жизни. – М.: Academia, 2001. – 432 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/iordansky/evzhcont.htm>
4. Марков А.В. Эволюционный прогресс. Конспект доклада. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/dokladprogress.htm>
5. Несис К.Н. Эволюционный прогресс (Что могут рассказать о нем головоногие моллюски и некоторые другие животные). – М.: Знание, 1990. – 64 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/nesis.htm>
6. Попов И.Ю. Идея направленной эволюции: история и современность // Вестник СПбГУ. Сер. 7. – 2006. – Вып. 4. – С. 13–19. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/popov.htm>
7. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л., 1939. – 610 с. (или Собр. соч. – Т. 3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945. – 530 с.).
8. Северцов А. С. Направленность эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 272 с.

9. Северцов А. С. Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/severcov2005.djvu>
10. Татаринов Л.П. Параллелизмы и направленность эволюции // Эволюция и биоценотические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 124–144. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/paperlist.htm#textbook>
11. Татаринов Л.П. Параллелизмы и их эволюционное значение // Очерки по теории эволюции. – М.: Наука, 1987. – С. 124–144. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/tatparal.htm>
12. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 232 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/puti_i_zak.doc
13. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 7

Тема: ФИЛОГЕНЕЗ ОРГАНОВ И ФУНКЦИЙ

В онтогенезе каждый орган неразрывно связан с выполнением ряда функций. Поскольку филогенез есть цепь онтогенезов, то онто- и филогенетические преобразования органов и функций представляют собой единый процесс.

Функциональные изменения органов обусловлены их мультифункциональностью, т.е. множественностью функций. Например, крылья обеспечивают летучим мышам полет, улавливание добычи, участвуют в терморегуляции, осязании, синтезе витамина D и выполнении других (не столь явных) функций.

Различают следующие способы количественных и качественных преобразований органов и функций в филогенезе.

Расширение функций – появление у органов дополнительных функций в процессе филогенеза. Например, значительное увеличение размеров ушей у слонов в филогенезе позволило им быть не только органами слуха, но и участвовать в терморегуляции и отпугивании насекомых.

Сужение функций – уменьшение в процессе эволюции количества функций, выполняемых органами. Например, конечности лошадиных в филогенезе утратили лазающую и хватательные функции, что обусловило постепенную редукцию четырех пальцев, но позволило сильно развить бег.

Интенсификация функций – усиление функций, выполняемых органами, приводящее к их увеличению. Интенсификация функций часто связана с

преобразованием пассивного органа в активный. Это явление уже было отмечено в примере с лошадиными, а другими яркими иллюстрациями интенсификации функций являются, например, развившиеся в филогенезе втяжные когти кошачьих и подвижные челюсти змей.

Смена функций происходит при специализации органа, при которой одна из второстепенных функций становится главной, а главная – второстепенной. Например, передние конечности в некоторых группах позвоночных преобразуются в лапы или крылья. У цветковых растений лепестки преобразовались в тычинки, участвующих главным образом в осуществлении репродуктивной функции.

Разделение функций, обусловленное специализацией и дифференциацией органа. Например, конечности у ряда членистоногих в ходе эволюции специализировались и выполняют функции хождения, захвата и измельчения пищи, дыхания и др.; сплошной хвостовой плавник у водных позвоночных дифференцировался в филогенезе у рыб на рулевые спинной и анальный плавник и на двигательный хвостовой плавник.

Фиксация функций. Например, переход от стопоходения к пальцеходению в ходе естественного отбора и замещения ненаследственных изменений наследственными (это явление не иллюстрация ламарковского закона упражнения – неупражнения органов).

В ходе эволюции часто наблюдается субституция – замещение одного органа другим или передача функций от одного органа к другому (от лат. *substituo* – ставлю вместо). Субституция органов представляет собой замещение в ходе эволюции одного органа другим, занимающим сходное положение в организме и выполняющим биологически равноценную функцию. В этом случае происходит редукция замещаемого органа и прогрессивное развитие замещающего. Например, у хордовых осевой скелет – хорда – замещается сначала хрящевым, затем костным позвоночником. В ряде случаев субституция приводит к появлению *аналогичных органов*, например, у растений листья (фотосинтезирующие органы) замещаются филлодиями (уплощенными черешками) или филлокладами (уплощенными стеблями).

Субституция функций проявляется в форме эволюционной утраты одной из функций (при этом выполнявший её орган редуцируется) и замещение её другой, равноценной (выполняемой другим органом). Например, движение при помощи ног, исходно свойственное первым рептилиям, у змей сменилось ползанием при помощи изгибаний позвоночника, а дыхание с помощью жабр как первичное для водных позвоночных (рыб) замещено газообменом в лёгких у наземных позвоночных.

Наряду с редукцией органов субституция тесно связана и с явлением структурно-функциональной компенсации. Так, редукция зубов у птиц обусловила формирование у них мускулистого желудка, который стал выполнять функцию измельчения пищи наряду с функциями ее переваривания.

Сведения о других процессах и примерах эволюционных преобразований органов и функций можно найти в рекомендуемой литературе, а также найти самостоятельно, учитывая направления обучения на кафедрах и разрабатываемые темы студенческих научных работ.

Основные учебные вопросы:

1. Общие принципы эволюции органов и функций (см. работы А.Н. Северцова, В.А.Догеля, И.И. Шмальгаузена и др.):
 - усиление и ослабление главной функции;
 - уменьшение и расширение числа функций;
 - разделение функций и органов;
 - полимеризация и олигомеризация органов и структур;
 - коадаптация органов (топографические, динамические, биологические координации);
 - принцип адаптивного компромисса (А.П. Расницын)
2. Взаимосвязь морфофизиологических преобразований органов и систем органов в филогенезе (работы А.Л. Тахтаджяна, Н.Н. Воронцова, А.П.Расницына):
 - принцип гетеробатмии;
 - принцип компенсации органов и функций.
3. Симбиогенные органы и их эволюционная роль:
 - микориза и клубеньки растений (бобовые);
 - бактериоциты и мицетомы животных (мицетомы пищеварительного тракта насекомых, светящиеся органы кальмаров и др.);
 - преджелудок (рубец) копытных.
4. Концепции симбиогенного происхождения митохондрий и хлоропластов (работы Л.Маргулис, Н.А. Проворова и др.).
5. Темпы эволюции органов и признаков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопед., 1986. – 831 с.
2. Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. – Новосибирск: Наука, 1967. – 239 с.
3. Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. – 368 с.

4. Захаров И.А., Марков А.В. Внутриклеточный паразит *Wolbachia* и происхождение эукариот // Успехи соврем. биологии. – 2005. – Т. 125. – № 4. – С. 323–336.
5. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
6. Проворов Н. А. Молекулярные основы симбиогенной эволюции: от свободноживущих бактерий к органеллам // Журн. общ. биологии. – 2005. – Т. 66. – № 5. – С. 371–388.
7. Расницын А. П. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. – 1986. – № 1. – С. 3–7. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/inadaptation.htm>
8. Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 46–64. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/rasnitsyn.htm>
9. Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русского Энтомологического общества. – Т. 73. – СПб, 2002. – С. 1–108. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.palaeoentomolog.ru/Publ/Rasn/methodology.html>
10. Северцов А.С. Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/severcov2005.djvu>
11. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. – М.-Л.: Наука, 1964. – 236 с.
12. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
13. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука, 1982. – 383 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/org_kak_tsel.doc
14. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 8

Тема: ПРАВИЛА И ТЕМПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП

На основании исследований закономерностей эволюционного процесса были сформулированы основные *правила (принципы) эволюции*. Эти правила носят

ограниченный характер, т.е. не имеют универсального значения для всех групп организмов и не могут считаться законами.

Правило необратимости эволюции, или принцип Долло (Луи Долло, бельгийский палеонтолог, 1893): *исчезнувший признак не может вновь появиться в прежнем виде*. Например, вторично-водные моллюски и водные млекопитающие не восстановили жаберного дыхания.

Правило происхождения от неспециализированных предков, или принцип Копэ (Эдуард Коп, американский палеонтолог-зоолог, 1904): *новая группа организмов возникает от неспециализированных предковых форм*. Например, неспециализированные Насекомоядные (типа современных тенреков) дали начало всем современным плацентарным млекопитающим.

Правило прогрессирующей специализации, или принцип Депене (Ш. Депене, палеонтолог, 1876): *группа, вступившая на путь специализации, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации*. Современные специализированные млекопитающие (рукокрылые, ластоногие, китообразные), скорее всего, будут эволюционировать по пути дальнейшей специализации.

Правило адаптивной радиации, или принцип Ковалевского-Осборна (В.О. Ковалевский, Генри Осборн, американский палеонтолог): *группа, у которой появляется безусловно прогрессивный признак или совокупность таких признаков, дает начало множеству новых групп, формирующих множество новых экологических ниш и даже выходящих в иные среды обитания*. Например, примитивные плацентарные млекопитающие дали начало всем современным эволюционно-экологическим группам млекопитающих.

Правило интеграции биологических систем, или принцип Шмальгаузена (И.И. Шмальгаузен): *новые, эволюционно молодые группы организмов вбирают в себя все эволюционные достижения предковых групп*. Например, млекопитающие использовали все эволюционные достижения предковых форм: опорно-двигательный аппарат, челюсти, парные конечности, основные отделы центральной нервной системы, зародышевые оболочки, совершенные органы выделения (тазовые почки), разнообразные производные эпидермиса и т.д.

Правило смены фаз, или принцип А.Н. Северцова гласит, что *различные механизмы эволюции закономерно сменяют друг друга*. Например, алломорфозы рано или поздно становятся ароморфозами, а на основе ароморфозов возникают новые алломорфозы.

В дополнение к правилу смены фаз Дж. Симпсон ввел правило чередования темпов эволюции; по скорости эволюционных преобразований он различал три типа эволюции: *брадителлическую* (медленные темпы), *горотеллическую* (средние темпы) и *тахителлическую* (быстрые темпы).

Темпы эволюции можно определять либо по скорости изменения отдельных органов или структур у представителей данного таксона в ряду поколений, либо по частоте возникновения новых видов, родов, семейств и других

систематических групп. В первом случае темпы эволюции измеряются изменением средних характеристик признаков за единицу времени (один дарвин – изменение среднего значения признака на 1% за 1 тысячу лет); во втором — числом поколений, необходимым для возникновения новой формы, или числом лет (обычно в млн.), или числом новых систематических групп, возникших за единицу времени. Большее значение в эволюции имеет не абсолютное астрономическое время, а число поколений.

Темпы эволюции могут варьировать в разных группах организмов в широких пределах. В частности, выделяют брадителические роды (филогенетические реликты), время развития которых превышает 250 млн лет; горотелические роды (с продолжительностью филогенеза от нескольких миллионов до десятков миллионов лет); тахителические роды, развивающиеся менее миллиона лет.

С 60–70-х годов 20 века для изучения темпов эволюции используют биохимические методы, основанные, например, на сравнении наборов аминокислотных остатков в молекулах важнейших белков (цитохромов, гемоглобинов и др.) у современных форм организмов и позволяющие оценить их биохимическую дивергенцию.

Основные учебные вопросы:

1. Правила эволюции групп:

- правило необратимости эволюции,
- правило прогрессивной специализации,
- правило происхождения от неспециализированных предков,
- правило смены фаз в эволюции отдельных филогенетических ветвей.

2. Темпы эволюции групп:

- проблема выбора критериев скорости эволюции,
- темпы формообразования,
- вымирание групп и его причины,
- филогенетические реликты.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопед., 1986. – 831 с.
2. Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. – М.: Наука, 1987. – С. 46–64. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/rasnitsyn.htm>
3. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. – М.-Л., 1939. – 610 с. (или Собр. соч. – Т. 3. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945. – 530 с.).

4. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1940. – 232 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/puti_i_zak.doc
5. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 9

Тема: ЭВОЛЮЦИЯ БИОСИСТЕМ ВИДОВОГО РАНГА

В биологии существует несколько подходов к определению понятия «вид» в соответствии с разными концепциями вида.

Базовой категорией биологии вид стал благодаря работам К. Линнея, представления которого легли в основу *типологической концепции вида*. Согласно этой концепции виды дискретны, т.е. между группами особей разных видов существуют объективные *различия* по ряду существенных признаков, характерных для одного вида и отсутствующих у других видов. Вид – это нечто отличное, нечто иного сорта, поэтому не случайно русскому слову *вид* соответствует латинское *species*. Линнеевский вид – это вид совершенный и неизменный, т.е. не способный эволюционировать, это идеальный вид, которому соответствует понятие «эйдос» (идея).

Типологическая концепция основана на том, что принадлежность рассматриваемой особи к тому или иному виду определяется путем сравнения данной особи с типовым экземпляром вида – голотипом. *Голотип* – это особь, по которой вид был впервые описан. При этом сравнение проводят по внешним признакам, без расчленения и препарирования голотипа. Благодаря этому голотип долго сохраняется в музейных коллекциях и служит своеобразным «эталоном» данного вида.

Итак, с типологической точки зрения, вид – это совокупность особей, сходных между собой, населяющих определенный ареал, способных скрещиваться между собой, давать плодовитое потомство (сходное с родителями), отличных по ряду существенных признаков от других подобных совокупностей особей.

Типологическая концепция вида лежит в основе всей систематики, и вид – это ее основная единица, минимально возможный совершенный таксон. Систематика является наукой, которая описывает группы организмов, дает им названия и классифицирует их; иначе говоря, систематика изучает многообразие организмов. Таксономия – это раздел систематики, посвященный принципам, методам и правилам классификации.

Таксоном называется целостная (полная) группа реально существующих организмов. Таксонам соответствуют таксономические, или систематические категории, образующие иерархическую систему. Например, род, семейство, отряд, класс, тип – это систематические категории, а род Ното, семейство бобовые, класс рыбы, тип хордовые – таксоны.

На основе типологической концепции сформировалась *морфологическая концепция вида*. Эта концепция, как и типологическая, основана на представлении о дискретности (обособленности) видов. С позиций морфологической концепции видовой ранг придается системам популяций, обладающих специфическими морфологическими отличиями от других сходных систем популяций, т.е. других видов.

Наряду с указанными концепциями в 30–60-х годах XX века на базе синтетической теории эволюции и данных по структуре видов (главным образом, позвоночных и насекомых) сформировалась сходная с типологической *биологическая концепция вида*. С наибольшей полнотой эта концепция была разработана американским эволюционистом Э. Майром. Он сформулировал биологическую концепцию на основе трех положений: 1) виды определяются не различиями, а обособленностью; 2) виды состоят не из независимых особей, а из популяций; 3) виды определяются объективнее, исходя из их отношения к популяциям других видов (учитывая явление изоляции), чем на основании взаимоотношения между особями в пределах одного вида. Решающим критерием вида была названа не плодовитость при скрещивании, а репродуктивная изоляция.

Таким образом, с позиций биологической концепции вид рассматривается как генетически закрытое репродуктивное сообщество, которое в норме (в природе) не обменивается генами с другими видами. Это препятствует использованию биологической концепции в палеонтологии и в отношении рецентных организмов с бесполом размножением, самоопылением, партеногенезом, у которых потомство одной особи в каждом поколении репродуктивно изолировано от потомства любой другой особи. Кроме этого, биологическая концепция не согласуется с явлениями горизонтального переноса генов (от одних видов к другим, например, при разных формах симбиоза – см. материал занятия 3).

Принадлежность особей к тому или иному виду определяется на основании ряда критериев. Критерии вида – это таксономические признаки (морфологические, физиолого-биохимические, генетические), которые характерны для одного вида, но отсутствуют у других видов. При выделении видов с позиций типологической концепции в первую очередь учитываются морфологические особенности, и выделенные на основании морфологического критерия виды часто называются морфологическими видами. В этом случае подразумевается, что особи, принадлежащие к одному виду, относительно однородны по морфологическим признакам и анатомическому строению и по этим особенностям четко отличаются от особей других видов.

Концепция *монотипического вида* основана на представлении о существовании единого *типа вида*. Тип вида представляет собой коллекционный экземпляр (голотип), на основании которого выполнено первое описание вида, и который хранится в гербарии или зоологическом музее. Реально существующие организмы могут несколько отличаться от типового экземпляра, тогда отличия рассматриваются как отклонения от нормы, вариации. Монотипический вид – это идеальный вид для ученого-систематика. Примерами монотипических видов являются островные виды-эндемики или узкоспециализированные (стенобионтные) виды.

Концепция *политипического вида* основана на представлении о существовании нескольких типов вида. Все выделенные типы должны быть представлены соответствующими коллекционными экземплярами. Политипический вид неоднороден по всем критериям и представляет собой систему несовершенных таксонов. Виды с более или менее широким ареалом характеризуются сложной таксономической, экологической и хоровологической (пространственной) структурой.

Понятие вида у унипарентальных организмов. Унипарентальные организмы – это формы, у которых отсутствует регулярное половое размножение с перекрестным оплодотворением, т.е. для воспроизведения которых не требуется наличия двух родителей. К унипарентальным организмам относятся агамные формы (размножающиеся вегетативно или посредством спор), облигатно-партеногенетические и самооплодотворяющиеся формы. У таких форм вид определяется как система близких биотипов, населяющих определенное пространство, занимающих сходные экологические ниши и связанные общностью эволюционной истории. Такие виды характерны для всех прокариот, многих низших эукариот (например, для одноклеточных водорослей), лишайников, грибов (дейтеромицетов), растений-апомиктов (одуванчики, ястребинки, манжетки) и даже позвоночных (некоторые рыбы и амфибии).

Понятие вида у ископаемых форм. При изучении вымерших групп организмов выделение видов возможно только при обнаружении большого количества хорошо сохранившихся фоссилий (т.е. окаменелых остатков вымерших организмов), например, у фораминифер, плеченогих, трилобитов, динозавров. Для обозначения видов в палеонтологии часто используются термины «филум» или «фратрия». Этим терминам соответствуют определенные участки филогенетического ствола. При этом палеонтологические виды не всегда эквивалентны современным (неонтологическим) видам.

Видообразование – это качественный этап эволюционного процесса, поскольку образованием видов завершается микроэволюция и начинается макроэволюция.

Микроэволюцию рассматривают как эволюцию популяций, а макроэволюцию – как эволюцию таксонов надвидового ранга. Биологическим

видом считается генетически *устойчивая биосистема, эволюционирующая относительно независимо от других подобных систем.*

Видообразование как сложное эволюционное явление включает множество механизмов. Но в любом случае исходный набор аллелей вида-родоначальника должен быть замещен новым набором аллелей у вида-потомка. Видообразование происходит путем дивергенции и изоляции. Дивергенция (от лат. *divergo* – отклоняюсь, отхожу) – это расхождение признаков организмов в ходе эволюции разных групп (филетических линий), возникших от одного предка. Дивергенцией называют также разделение в процессе эволюции единого таксона на два или несколько. В зависимости от степени дивергенции первично изолированных популяций процесс видообразования может тормозиться вследствие гибридогенеза и образования гибридных зон.

Видообразование реальнее, когда исходная популяция разделяется на множество малочисленных изолированных популяций. Изоляция популяций происходит в разных формах.

Пространственная, или географическая изоляция возникает, когда имеются изолирующие барьеры в виде различных географических препятствий, например, в виде горных систем, рек, морей и океанов, перешейков, ледников, пустынь или аналогичных антропогенных барьеров: плотин на реках, каналов между ними, сельскохозяйственных полей и т.п. Пространственная изоляция приводит к *аллопатрическому* видообразованию (*алло* – разный, *патриа* – родина).

Экологическая изоляция наблюдается при освоении внутривидовыми группировками новых биотопов: в этом случае изолирующие барьеры возникают в виде разрывов между экологическими нишами. Этот тип изоляции характерен для малоподвижных, узкоспециализированных и для паразитических форм организмов. Экологическая изоляция обуславливает *симпатрическое* видообразование (*сим* – вместе, *патриа* – родина). Вновь образовавшиеся *симпатрические* виды нередко вступают в жесткие конкурентные отношения между собой (*принцип конкурентного исключения* Гаузе), поскольку они происходят непосредственно от одного предка (сестринские виды, виды-двойники), их экологические ниши сходны.

Генетическая изоляция обусловлена формированием изолирующих барьеров в виде хромосомных и геномных мутаций, препятствующих панмиксии. Такой тип изоляции характерен для растений (при полиплоидизации) и некоторых животных (при хромосомных перестройках).

В изолированных популяциях создаются условия для *прекопуляционной изоляции*. В частности, в разных популяциях, развивающихся в местностях с сезонным климатом, сроки размножения особей бывают смещены на начало, середину и конец того или иного сезона (например, летнего). Дивергенция в таких популяциях происходит под воздействием движущего отбора, в результате которого наблюдается фенологический полиморфизм.

В пределах каждой изолированной популяции также возможны условия для репродуктивной изоляции. В частности, в таких условиях наблюдаются ситуации *постпопуляционной изоляции*, обусловленной разными причинами (например, иммунологической несовместимостью гамет).

При неполной репродуктивной изоляции, при перекрывании географических ареалов (для аллопатрических популяций) или экологических ниш (для симпатрических популяций) возможно образование *гибридных зон*. Гибридная зона – область соприкосновения ареалов разных видов, в которой возможно образование межвидовых гибридов (например, гибридов разных видов елей, североамериканских дубов, разных видов лягушек, черной и серой ворон, соболя и куницы и др.). Такие межвидовые гибриды характеризуются пониженной жизнеспособностью и (или) пониженной плодовитостью.

Отмеченные выше положения о видообразовании являются широко известными, классическими. Однако с позиций симбиотического подхода (см. занятие 3) важно учитывать роль симбионтов (мутуалистов, паразитов, комменсалов) в процессах формирования биосистем видового уровня. В качестве иллюстрации этой роли можно привести следующий пример.

Е. Розенберг, И. Розенберг и их коллеги (Sharon et al., 2010) воспроизвели в новом аспекте эксперименты Д. Додд (Dodd, 1989), в которых линии мух-дрозофил одного вида при питании разным кормом (сильно различающимся по составу) через несколько десятков поколений начинали репродуктивно изолироваться друг от друга. В противовес традиционным представлениям популяционной генетики о том, что изоляция линий мух в данном случае начиналась вследствие накопления у них соответствующих мутаций в геномах, новыми исследованиями было показано (Sharon et al., 2010), что процессы изоляции первично были обусловлены резким изменением состава симбионтной кишечной микрофлоры в разных линиях мух под влиянием разных составов корма. Авторы установили, что изменившиеся микробные сообщества посредством своих метаболитов модифицировали метаболизм мух, поэтому у них синтезировались модифицированные половые феромоны. *Это инициировало репродуктивную изоляцию разных линий мух.*

Таким образом, налицо экспериментальное подтверждение теоретических положений о том, что реальными участниками филогенеза являются не просто организмы и популяции, а симбиотические системы, называемые по-разному (суперорганизмы, холобионты, компликатобионты, аутоценозы, демоценозы), но существующие реально. С позиций симбиотического подхода биосистемы видового уровня – специоценозы – зарождаются в пределах демоценозов (Савинов, 2006, 2011, 2012).

Основные учебные вопросы:

1. Представления о биосистемах видового ранга и их развитии с классических позиций.
 - 1.1. Представления об элементарных формах эволюции групп: филетическая эволюция, дивергенция, параллелизм, конвергенция.
 - 1.2. Традиционные представления о критериях вида:
 - морфологические различия;
 - физиолого-биохимические различия;
 - географические различия;
 - генетические различия
 - 1.3. Классические представления о структуре вида.
 - 1.4. Классические представления о способах видообразования:
 - аллопатрическое видообразование;
 - симпатрическое видообразование;
 - гибридогенное видообразование;
 - филетическое видообразование
2. Представления о специоценозах – биосистемах видового уровня – и их развитии с позиций симбиогенеза как особой и облигатной формы филогенеза.
 - 2.1. Симбиотический критерий (различия в составе симбионтов у хозяев) как дополнительный критерий биосистем видового уровня.
 - 2.2. Внесение изменений в традиционные схемы и представления о способах видообразования с учетом феномена облигатности симбиогенеза. Филогенез специоценозов в разных царствах живой природы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беньковский А.О. Виды-двойники жуков листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в фауне Европейской части России // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 2009. – Т. 114. – Вып. 3. – С. 11–16.
2. Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопед., 1986. – 831 с.
3. Завадский К. М. Вид и видообразование. – Л.: Наука. 1968. – 396 с.
4. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. – М.: Academia, 2001. – 432 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/iordansky/evzhcont.htm>
5. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
6. Наймарк Е. Параллелизмы – результат быстрой эволюции сенсорных рецепторов // Элементы большой науки. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://elementy.ru/news/431676>
7. Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). – Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. – 205 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/savinov.doc>
8. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного

- подхода // Экология. – 2011. – № 3. – С. 163–169. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/59/>
9. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 4. – С. 281–298.
10. Северцов А.С. Теория эволюции. М.: Владос, 2005. 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/severcov2005.djvu>
11. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>
12. Dodd D. M. B. Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura* // Evolution. – 1989. – V. 43. – № 6. – P. 1308–1311.
13. Sharon G., Segal D., Ringo J. M., Hefetz A., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Published online. – 2010. – № 1. – P. 1–6.

Занятие 10

Тема: АНТРОПОГЕНЕЗ

Проблема происхождения и дальнейшей эволюции человека сложна и на разных этапах ее исследования рассматривалась неоднозначно.

В 20 веке многим исследователям казалось, что сложилась довольно стройная картина линейной эволюции гоминин: от австралопитеков произошел человек умелый, от него – архантропы, от них – палеоантропы, или неандертальцы, а от них – современные люди.

Однако в последние годы произошел настоящий «прорыв» в палеоантропологии. Был открыт ряд новых ветвей эволюционного древа гоминин, которое оказалось гораздо более разветвленным, чем считалось ранее. В результате число описанных видов гоминин увеличилось вдвое, и новые данные во многих случаях заставили отказаться от прежних взглядов (Марков, 2009).

Во-первых, стало ясно, что эволюция гоминин вовсе не была линейной, она была скорее кустообразной. Во многих случаях одновременно существовало по три, четыре вида гоминин и может быть даже больше, в том числе на одной и той же территории. Нынешняя ситуация, когда существует только один вид *Homo sapiens* не является типичной. Она сложилась сравнительно недавно. Например, еще 40-50 тысяч лет назад на земле одновременно существовало, по-видимому, целых четыре вида людей: современный человек, неандерталец, реликтовые эректусы в Восточной Азии и карликовые люди с острова Flores. Есть основания

полагать, что сокращение разнообразия гоминин было связано с конкурентным вытеснением архаичных видов более продвинутыми, и в первую очередь современным человеком.

В целом данные палеоантропологии показывают, что в период примерно от 6 до 1 млн назад (то есть в течение пяти миллионов лет) в Африке жила и процветала довольно большая и разнообразная группа двуногих человекообразных обезьян, которые своей манерой передвижения на двух ногах сильно отличались от всех других обезьян (Марков, 2009). Но по размеру мозга эти двуногие обезьяны не отличались от современного шимпанзе, причем нет оснований предполагать, что они превосходили шимпанзе по своим интеллектуальным способностям.

Как протекала эволюция в направлении формирования человека помогут разобраться новейшие данные и их научные интерпретации, содержащиеся в рекомендуемой литературе.

Основные учебные вопросы:

1. Достижения палеоантропологии в изучении эволюции человека (см. Марков, 2011)
 - 1.1. Австралопитеки. Протантропы.
 - 1.2. Сахелантропы (*Sahelanthropus tchadensis*).
 - 1.3. Оrrorин (*Orrorin tugenensis*).
 - 1.4. *Homo habilis*. *Homo georgicus*.
 - 1.5. *Homo erectus*. Архантропы.
 - 1.6. Неандертальцы. Палеоантропы.
 - 1.7. Кроманьонцы. Неоантропы.
2. Достижения сравнительной генетики в изучении эволюции человека. Представления о процессе расселения *Homo sapiens* в разные области биосферы.
3. Достижения эволюционной психологии в изучении эволюции человека. Возникновение человеческого разума и языка.
4. Особенности и единство современных рас человека:
 - доказательства единства рас;
 - история формирования рас
5. Особенности современного этапа филогенеза человека (роль элементарных факторов филогенеза и естественного отбора).

ЛИТЕРАТУРА

1. Амосова А.Л., Комков А.Ю., Устюгова С.В. Ретропозоны в эволюции генома современного человека // Биоорганическая химия. – 2009. – Т. 35. – № 6. – С. 779–788.
2. Баскаев К.К., Буздин А.А. Эволюционно недавние вставки мобильных элементов и их вклад в структуру генома человека // Журн. общей биологии. – 2012. – Т. 73. – № 1. – С. 3–20.

3. Буздин А.А. Функциональный анализ вставок эндогенных ретровирусов в контексте эволюции генома человека // Биоорганическая химия. – 2010. – Т. 36. – № 1. – С. 38–46.
4. Бурлак С. А. Происхождение языка: новые материалы и исследования. – М.: ИНИОН РАН, 2007. – 80 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.philology.ru/linguistics1/burlak-07.htm>
5. Вишняцкий Л.Б. Неандертальцы: история несостоявшегося человечества. – СПб.: Нестор-История, 2010. – 312 с.
6. Вонг К. Первый из нашего племени // В мире науки. – 2012. – № 6. – С. 5–15.
7. Деревянко А., Шуньков М. Новый взгляд на заселение человеком Евразии // Наука в России. – 2012. – № 2. – С. 20–28.
8. Зосим В.Д. Эволюция предков человека. – М.: Бослен, 2008. – 128 с.
9. Зубов А.А. Становление и первоначальное расселение рода *Номо*. – СПб.: Алетейя, 2011. – 224с.
10. Малярчук Б.А. Адаптивная эволюция митохондриального генома *Номо* // Молек. биология. – 2011. – Т. 45. – № 5. – С. 845–850.
11. Марков А.В. Происхождение и эволюция человека. Обзор достижений палеонтологии, сравнительной генетики и эволюционной психологии // Журн. общ. биологии. – 2009. – Т. 70. – № 5. – С. 359–371.
12. Марков А.В. Происхождение и эволюция человека. Обзор достижений палеонтологии, сравнительной генетики и эволюционной психологии. Доклад с иллюстрациями. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://www.evolbiol.ru/markov_anthropogenes.htm
13. Марков А. Влияние климата на эволюцию человека подтверждается // Элементы большой науки. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://elementy.ru/news/431510>
14. Марков А. Найдено новое подтверждение раннего выхода сапиенсов из Африки «южным путем» // Элементы большой науки. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://elementy.ru/news/431505>
15. Марков А.В. Эволюция человека. – Кн. 1. – Обезьяны, кости и гены. – М.: Астрель, Corpus, 2011. – 464 с.
16. Марков А.В. Эволюция человека. – Кн. 2. – Обезьяны, нейроны и душа. – М.: Астрель, Corpus, 2011. – 512 с.
17. Оруджев З.М. К вопросу о возникновении человеческого разума // Вопросы философии. – 2009. – № 12. – С. 68–79.
18. Панов Е.Н. Язык человека и сигнальные системы животных // Успехи соврем. биологии. – 2009. – Т. 129. – № 5. – С. 492–510.
19. Сеньков О. Гены, которые мы меняем // В мире науки. – 2008. – № 11. – С. 50–59.
20. Стикс Г. Следы далекого прошлого // В мире науки. – 2009. – № 1. – С. 35–41. (Анализ ДНК позволяет построить карту расселения человека из Африки).

21. Тётушкин Е.Я. Хронология эволюционной истории человека // Успехи соврем. биологии. – 2000. – Т. 120. – № 3. – С. 227–239.
22. Наймарк Е. Человек современного типа появился в Восточной Азии 100 тысяч лет назад // Элементы большой науки. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://elementy.ru/news/431442>
23. Френч М. Происхождение языка: позиция креационистов. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.answersingenesis.org/ru/articles/tj/v18/n3/language>
24. Хаузер М. Возникновение разума // В мире науки. – 2009. – № 11. – С. 34–41.
25. Цицерошин М.Н., Шеповальников А.Н. Становление интегративной функции мозга. – СПб.: Наука, 2009. – 249 с.
26. Черниговская Т.В. От коммуникационных сигналов к языку и мышлению человека: эволюция или революция? // Российск. физиологич. журн. им. И.М. Сеченова. – 2008. – Т. 94. – № 9. – С. 1017–1028.
27. Яблонски Н. Голая правда // В мире науки. – 2010. – № 4. – С. 28–35. (Появление безволосой кожи у человека – важный эволюционный фактор).

Занятие 11

Тема: ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

Вопрос об эволюции многовидовых сообществ дискутируется почти целое столетие. Он был поставлен еще Ф. Клементсом и В. Н. Сукачевым в начале прошлого века. Однако представления о том, что считать эволюцией сообществ и экосистем, каковы ее механизмы, существует ли она, до сих пор являются дискуссионными (Северцов, 2001). С одной стороны, эволюция экосистем – палеонтологический факт: мезозойские фитоценозы голосеменных и кайнозойские сообщества покрытосеменных существенно отличаются друг от друга. Однако какую долю в этих отличиях составляла дарвиновская эволюция видов, составлявших и составляющих экосистемы, а какую – эволюция экосистемы, как многовидовой системы, не ясно. В.Н. Сукачев считал, что эволюция сообществ происходит по мере эволюции видов, составляющих экосистемы, что и выражено в предложенном им термине «филоценогенез».

С другой стороны, хорошо известно, что биоценозы формируются из уже существующих, «готовых» видов. Известно, что три основных компонента любого сообщества (продуценты, редуценты и деструкторы) существуют с самых ранних этапов эволюции биосферы. Формирование сообществ – это результат компоновки популяций уже существующих видов, а сама эта компоновка происходит по неизменным правилам, таким, например, как полный круговорот вещества и энергии, пирамида биомасс трофических уровней и т.п. Однако многие

сторонники существования эволюции экосистем признают, что теория этого процесса до сих пор отсутствует (Северцов, 2001).

В.В. Жерихин (1997) предложил считать элементарным событием эволюции экосистем изменение набора реализованных экологических ниш, что равносильно изменению видового состава сообщества.

Сложности анализа эволюции экосистем на конкретном материале породили неоднократные попытки механически экстраполировать факторы микроэволюции, действующие на популяционном уровне на эволюцию многовидовых сообществ. Предлагалось, например, считать материалом филогенеза сумму генофондов всех популяций, составляющих биоценоз. Некоторые исследователи рассматривали в качестве движущей силы биоценотической эволюции отбор популяций и целых экосистем, т.е. вымирание одних популяций и выживание других, или процессы необратимой сукцессии типа заболачивания озера. При этом вымирание или переживание популяций, групповая элиминация, по И.И. Шмальгаузену, не ведет к прогрессивной эволюции даже на популяционно-видовом уровне.

Наиболее распространенным представлением о механизме эволюции сообществ является концепция филогенеза, согласно которой эволюционная перестройка сообществ представляет собой результат микроэволюции разных видов, образующих сообщество.

С другой стороны, многие авторы, например, В.В. Жерихин (1997, 2003), рассматривают в качестве эволюции экосистем их перестройку в результате вхождения в них или выпадения из них тех или иных компонентов. Поэтому В.В. Жерихин подчеркнул, что эволюцией сообществ следует считать такие процессы, которые приводят к фиксированным, стабильно воспроизводящимся изменениям структуры экосистем. Если в результате перестройки состава сообщества возникает новая, ранее не существовавшая структура экологических связей внутри него и эта структура в дальнейшем сохраняется, – это эволюция.

Данная концепция отличается от концепции филогенеза. Филогенез непосредственно основан на микроэволюционных изменениях популяций, составляющих сообщество. Перекомпоновка состава сообществ, создающая их новую структуру, связана с микроэволюцией лишь опосредованно. По В.В. Жерихину, эволюция экосистем представляет собой процесс новообразования, а не адаптации. Однако обе концепции нельзя считать взаимно исключающими друг друга, что, в свою очередь, предполагает сосуществование двух различных механизмов эволюции экосистем.

Приходится признать, что попытка анализа эволюции экосистем может опираться, главным образом, на две категории данных: данные о структуре и динамике рецептных сообществ и данные по механизму микроэволюции. В дополнение к ним должны привлекаться любые как палеонтологические, так и неонтологические сведения, относящиеся к обсуждаемой проблеме.

Основные учебные вопросы:

1. Структура и устойчивость экосистем.
2. Изменения экосистем во времени и пространстве. Кoeволюция видов в биоценозах. Симбиогенез. Типы сукцессий. Филогенез. Роль антропогенных факторов в эволюции экосистем.
3. Эволюция островных экосистем.
4. Отбор экосистем.
5. Методы изучения эволюции экосистем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жерихин В.В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – С. 13–20. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://evolbiol.ru/ecozherikhin.htm>
2. Жерихин В.В. Основные закономерности филогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореф. дисс. докт. биол. наук. – М., 1997. – 80с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/zherihindiss.htm>
3. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. – 542 с.
4. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 140 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/kr.htm>
5. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. – 1990. – Т. 51. – № 5. – С. 619–631. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://biospace.nw.ru/evoeco/lit/levchenko.htm>
6. Северцов А.С. Микроэволюция и филогенез // Эволюционная биология. – Томск, 2001. – Т. 1. – С. 89–105. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.evolbiol.ru/severtzov2001.htm>
7. Северцов А.С. Теория эволюции. – М.: Владос, 2005. – 380 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/severtcov2005.djvu>
8. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/jablokov2006.djvu>

Занятие 12

Тема: ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Эволюционная теория прежде всего имеет особое значение для биологии в целом. По мнению известного эволюциониста Ф. Г. Добржанского, ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции. Во-первых, только эволюционный подход позволяет глубоко понять, обобщить и сопоставить данные разных специальных биологических дисциплин; во-вторых, без эволюционного подхода невозможно сознательное планирование и прогнозирование результатов антропогенной деятельности в масштабах биосферы (Яблоков, Юсуфов, 2006). В-третьих, как показывает вся история формирования эволюционной идеи, сфокусированность ее непосредственно на Человеке помогает выработать и обосновать критерии исследования, наиболее адекватные с точки зрения познания его биосоциальной сущности: человек, со всеми присущими ему биогенетическими, психическими и культурно-познавательными особенностями уже не может изучаться только как некий застывший результат многовекового эволюционного процесса, как вершина, определяющая всю ее направленность (Шульга, 1997).

Как считает доктор философских наук Е.Н. Шульга (1997), признание эволюции как факта, обусловило в среде прогрессивно мыслящих ученых эволюционный стиль мышления, который позволил успешно решать задачи теоретические и прикладные задачи в области естествознания. Благодаря этому в недрах эволюционной парадигмы по-новому истолковывался смысл глобально-эволюционных проблем, таких, как проблема обоснования и объяснения условий перехода от неживого к живому, проблема описания возникновения порядка из хаоса – также относящаяся к общенаучным задачам глобально-эволюционного, синергетического плана; проблема коэволюции, то есть согласованного совместного протекания развития некоей целостности (Шульга, 1997). На философском уровне идея коэволюции была впервые сформулирована как проблема соразвития (согласованного развития) природного и социального внутри биосферы. Наконец, благодаря эволюционному подходу стало возможным построение современной *концепции глобального эволюционизма*, внутри которой эволюция предстает как единый, необратимый глобально-эволюционный процесс, с единых позиций описываемый в макро- и микроветвях эволюции, и гипотетически приложимый к процессам, происходящим во Вселенной (Шульга, 1997).

Таким образом, значение эволюционного взгляда на мир и процессы в нем происходящие, просто неопределимы: общенаучный смысл проблем, решаемых на основании этого стиля мышления позволяет квалифицировать его как универсальный общенаучный подход (Шульга, 1997).

Основные учебные вопросы:

1. Значение эволюционного учения для охраны окружающей среды и стратегии экологически безопасного развития человеческой цивилизации.
2. Эволюционное учение и агроэкология (практика сельского хозяйства).
3. Эволюционное учение и медицина.
4. Эволюционное учение – теоретическая основа развития биологии и научного мировоззрения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Идея эволюции в биологии и культуре / Отв. ред. Баксанский О.Е., Лисеев И.К. – М.: Канон+, 2011. – 640 с.
2. Осипова Л. В. Влияние теории эволюции на формирование социологических концепций. Дис. канд. социол. наук. – СПб., 2003. – 153 с. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.dissercat.com/content/vliyanie-teorii-evolyutsii-na-formirovanie-sotsiologicheskikh-kontseptsii>
3. Палмер Д., Палмер Л. Эволюционная психология. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://www.gumer.info/bibliotek_Buks/Psihol/palmer/
4. Пузырев В.П., Кучер А.Н. Эволюционно-онтогенетические аспекты патогенетики хронических болезней человека // Генетика. – 2011. – Т. 47. – № 12. – С. 1573–1585.
5. Сопин В.С. Эволюционная теория в экономической науке: проблемы и перспективы // Проблемы современ. экономики. – 2009. – № 3 (31). – С. 68–73. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.m-economy.ru/art.php?nArtId=2687>
6. Шульга Е. Н. Генезис идеи коэволюции // Биофилософия. – М. : ИФ РАН, 1997. – С. 59-73. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://bibliofond.ru/view.aspx?id=115032>
7. Эволюционная психология // Википедия. [Электронный ресурс] Режим доступа: http://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%ED%E2%EE%EB%FE%F6%E8%EE%ED%ED%E0%FF_%EF%F1%E8%F5%EE%EB%EE%E3%E8%FF
8. Эволюционная физиология. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://bse.sci-lib.com/article125164.html>
9. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. шк., 2006. – 310 с.
[Электронный ресурс] Режим доступа: <http://rogov.zwz.ru/Macroevolution/jablokov2006.djvu>

Александр Борисович **Савинов**

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Учебно-методическое пособие

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»
603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

Подписано в печать 18.09.2012 Формат 60х84 1/16
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Гарнитура Таймс. Усл. печ. л. 2,5. Уч.-изд. л. 2,03
Заказ № 681 Тираж 300 экз.

Отпечатано в типографии Нижегородского госуниверситета
им. Н.И. Лобачевского.
603600, г. Нижний Новгород, ул. Большая Покровская, 37
Лицензия ПД № 18-0099 от 04.05.01.